

**UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR**

**Tesis de Doctor en Biología**

Ecofisiología de plantas del sotobosque de  
*Nothofagus pumilio*: efectos de la apertura  
del dosel

**Luciano Javier Selzer**

# Prefacio

Esta Tesis se presenta como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Doctor en Biología, de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el ámbito del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, durante el período comprendido entre el 16/9/2008 y el 18/11/2013, bajo la dirección del Dr. Carlos Alberto Busso y la codirección de la Dra. María Vanessa Lencinas.

Lic. Luciano Javier Selzer



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR  
Secretaría de Posgrado y Educación Continua

La presente tesis ha sido aprobada el ...../...../..... , mereciendo la calificación de .....(.....)

A mi familia y a Natalia.  
Por su constante apoyo.

# Agradecimientos

A mis directores, Carlos Busso y Vanessa Lencinas, por darme la oportunidad de hacer mi doctorado. Sin su ayuda no habría aprendido a desenvolverme por mi cuenta. Me han enseñado muchas técnicas y me han brindado herramientas, las cuales han sido fundamentales en el desarrollo de este trabajo. Sus aportes en esta tesis han sido invaluable y la han mejorado considerablemente. A Alicia, que me hizo sentir bienvenido en su laboratorio y con sus consejos me ha ayudado a terminar el proceso de escribir.

Al Centro Austral de Investigaciones Científicas, Centro de Recursos Naturales Renovables de la Zona Semiárida, a la Universidad Nacional del Sur y al CONICET por haberme brindado el ámbito para la realización de este trabajo. Por la financiación de mi Beca Doctoral y por brindarme la infraestructura y material necesario para el trabajo cotidiano.

Quiero agradecer a Natalia, por todo el amor que me ha dado. Ella me ha apoyado incondicionalmente, con su cariño, afecto y comprensión. Gracias por ayudarme a terminar esta etapa.

Tampoco habría llegado hasta acá sin el sostén de mis padres, Rosana y Mario. Ellos me han apoyado en esta decisión de irme a hacer el doctorado a un lugar tan lejos de Bahía Blanca como es Ushuaia. Y aunque estuviésemos separados por miles de kilómetros nunca los sentí lejos. También quisiera agradecer a mi Abuela, por su afecto, consejos y prepararme esa comidas que solo una abuela puede hacer. A mi hermana, por su cariño y los buenos momentos que pasamos juntos. A mis tíos, Ricardo y Sonia, por su ayuda cada vez que pasé por Buenos Aires, y a Gabriel por sus consejos y apoyo.

A mis amigos, Pablo, Guillermina, Juan, Emilia, por prestarme sus oídos, ayudarme a distraerme, y permitirme descargar las tensiones de la tesis. También quiero agradecerles los favores que me han hecho en cuanto a trámites en la Universidad que, sin duda, me han facilitado mucho las cosas. Y un especial agradecimiento a Juan que desinteresadamente leyó y corrigió esta tesis.

A Guillermo Martínez Pastur, por recibirme en su grupo de trabajo y enseñarme a usar el aparato para medir fotosíntesis. A Rosina Soler, Horacio Ivancich, y Julio Escobar, por su ayuda para instalar las jaulas en el bosque.

A Yanina Torres, por su apoyo, consejos y sus incontables favores. A Luciana de Dios y Florencia Acebal por su ayuda en el procesamiento de las raíces.

Al Sr. Fernández, dueño del aserradero Kareken, por brindarme su hospitalidad. Su apoyo desinteresado me ha facilitado mucho el muestreo en el campo.

Finalmente quisiera agradecer a mis compañeros de laboratorio, Romina, Verónica, Soledad, Noelia, Julio y Jazmín por la buena onda que le pusieron al trabajo.

# Resumen

La apertura del dosel del bosque generada por disturbios antrópicos o naturales provoca una alteración en las condiciones ambientales del sistema ecológico, modificando la cantidad y calidad de luz, las precipitaciones, y la temperatura. Los estudios realizados en este trabajo de tesis determinaron algunos de los cambios morfo-fisiológicos que permiten el crecimiento, desarrollo y reproducción de tres especies herbáceas, *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis*, en los ambientes boscosos modificados. Estas especies aumentan su cobertura luego de la cosecha forestal, y podrían evitar la erosión del suelo, y facilitar o competir con las plántulas que podrían contribuir a regenerar el bosque. En el bosque aprovechado forestalmente mediante la prescripción de retención variable se identificaron tres situaciones donde crecieron las plantas de las especies herbáceas: dentro de la retención agregada (RA), en el borde de la retención dispersa con influencia del agregado (BRA), y en la retención dispersa (RD). Además, se seleccionaron plantas del bosque primario (BP). Por otro lado, *P. alpinum* y *P. pratensis* fueron expuestas en el invernáculo a tres niveles de radiación incidente (I4: 4%; I26: 26%; I64: 64% de la luz solar incidente fuera del bosque en los diferentes ambientes), y dos niveles de contenido de humedad del suelo (M30: 30-50% y M60: 60-80% de capacidad de campo). Las intensidades lumínicas medidas siguieron el orden: RD > BRA > RA > BP. Las plantas de todas las especies modificaron su morfo-fisiología en los distintos ambientes. Estos cambios incluyeron modificaciones en el largo de las hojas, y por consiguiente su área foliar, aumentando en los ambientes con menor radiación (BP y RA). Asimismo, en estos ambientes disminuyeron el macollaje o la cantidad de tallos. Las plantas también incrementaron la densidad de longitud de raíces en respuesta al incremento en la disponibilidad de luz. Las diferencias entre especies se podrían deber a sus hábitos de crecimiento y a la proporción de raíces finas que producen. En *O. depauperata* el grado de infección por micorrizas vesículo-arbusculares fue mayor que en las especies de gramíneas *P. alpinum* y *P. pratensis*. Para todas las especies se encontró que el grado de infección tendió a incrementarse al aumentar la luz, aunque solo se encontró que fue significativamente menor en BP que en el resto de los ambientes. Todas las especies produjeron mayor cantidad de biomasa por unidad de superficie

a medida que aumentó la irradiación: el orden de las especies estuvo inversamente relacionado con el tamaño del área basal, fue mayor en *O. depauperata* que en *P. alpinum* y *P. pratensis*. La cantidad de inflorescencias por unidad de área basal siguió la misma tendencia que la biomasa, y no se encontraron cambios en la proporción de inflorescencias por unidad de biomasa excepto en *P. alpinum*. En esta especie, esta variable fue menor en BP que en el resto de los ambientes. En *P. pratensis* el esfuerzo reproductivo fue mayor que en *O. depauperata* y *P. alpinum*. En invernáculo se demostró que la variable más importante que modificó el crecimiento de estas plantas fue la luz. El crecimiento disminuyó considerablemente en I4. Al disminuir la irradiación aumentó la proporción de área foliar, mediante un aumento del área foliar específica y un aumento de la proporción de biomasa foliar. Al mismo tiempo, aumentó la proporción de biomasa de tallo, y disminuyó la proporción de biomasa radical. Como resultado de estos cambios, las plantas en I26 lograron mantener una tasa de crecimiento relativa similar o superior a la de I64; sin embargo, dichos cambios no fueron suficientes para mantener la tasa de crecimiento relativa en I4. Asimismo, las especies mostraron cambios típicos a nivel fisiológico: al aumentar la irradiación aumentaron la tasa máxima de fotosíntesis y el punto de compensación lumínico. Se encontraron variaciones temporales que afectaron estos valores. Al aumentar la irradiación disminuyó el contenido de clorofila tanto por unidad de área como de peso fresco, y aumentaron las relaciones clorofila a/b y carotenoides/clorofila. Todos estos resultados indican que *O. depauperata*, *P. alpinum* y *P. pratensis* son capaces de aclimatarse a varias situaciones ambientales. Sin embargo, *O. depauperata* mostró una mejor capacidad de aclimatación a niveles de irradiación muy bajos, mientras que las especies de gramíneas apenas lograron sobrevivir dado que su crecimiento fue muy lento.

*Palabras Claves:* luz-sombra, aclimatación, *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum*, *Poa pratensis*.

# Abstract

Canopy openings, whether they come from anthropic or natural disturbances, might change the environmental conditions of the ecological system, modifying light quantity and quality, precipitation and temperature. Some morpho-physiological changes that determine growth, development and reproduction of the three study herbaceous species, *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum*, *Poa pratensis*, were evaluated in the forest, modified environments. These species increase their coverage after forest harvesting, and could prevent soil erosion, and either facilitate or compete with seedlings that could contribute to regenerate the forest. Three environments where the herbaceous species often grow were identified in a forest previously harvested following the variable retention system. They were: within the aggregate retention (RA); on the edge of the dispersed retention under the influence of the aggregate (BRA), and dispersed retention (RD). Plants were also selected from a primary forest (BP). Furthermore, *P. alpinum* and *P. pratensis* were exposed to three levels of incident radiation (I4: 4%; I26: 26%, or I64: 64% of ambient sunlight outside the forest in the various environments) and two levels of soil moisture content (M30: 30-50% or M60: 60-80% of field capacity) under greenhouse conditions. Measured light intensities showed the following order: RD > BRA > RA > BP. Plants of all species modified their morpho-physiology in the different environments. These changes included variations in blade length, and subsequently in leaf area, increasing in the environments with lower radiation (BP and RA). Also, tillering and stem numbers decreased in these environments. Plant root length density increased as light availability also increased. Species differences could be due to their growth habits and the proportion of fine roots that they produce. Vesicular-arbuscular mycorrhizae colonization was greater in *O. depauperata* than in *P. alpinum* and *P. pratensis*. It also tended to decrease as light availability decreased for all species. However, it was only significantly lower in BP than in the remaining environments. Increased light availability determined a greater biomass production per unit surface area in all species: the species order was inversely related to size of the basal area. It was greater in *O. depauperata* than in *P. alpinum* and *P. pratensis*. The number of inflorescences per unit basal area followed the same trend as biomass and no changes were found in the proportion of

inflorescences per unit biomass, except in *P. alpinum*. In this species, this variable was lower in BP than in the other environments. Reproductive effort was greater in *P. pratensis* than in *O. depauperata* and *P. alpinum*. Greenhouse experiments showed that light was the major variable that modified growth of the study species. Growth decreased significantly in I4. Increases in specific leaf area and the proportion of leaf biomass determined an increased proportion of leaf area under lower light availability. At the same time, stem biomass proportion increased and that of root biomass decreased. As a result of these changes, plant relative growth rate was similar or greater in I26 than in I64; however, they were not enough to maintain plant relative growth rate in I4. Also, the species showed typical physiological changes: maximum photosynthetic rate and light compensation point increased as light availability also increased. Values for these variables varied with time. Chlorophyll content per unit surface and fresh weight decreased, and chlorophyll a/b and carotenoid/chlorophyll ratios increased, as light availability increased. The results obtained in this study indicate that *O. depauperata*, *P. alpinum* and *P. pratensis* are able to acclimate to various environmental situations. However, *O. depauperata* showed a better acclimation capacity than the other species to very low levels of light availability, while the grass species just were able to survive under these conditions because of their very slow growth.

*Keywords:* light-shade, acclimation, *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum*, *Poa pratensis*.

# Índice de Capítulos y Secciones

Prefacio .....	
Agradecimientos .....	ii
Resumen .....	iv
Abstract.....	vi
Índice de Capítulos y Secciones .....	viii
Índice de Tablas.....	x
Índice de Figuras.....	xv
Capítulo 1: Introducción General .....	1
1.1. Descripción del Problema.....	1
1.2. Antecedentes Generales sobre el tema.....	1
Adaptaciones y aclimataciones de las plantas a condiciones cambiantes del ambiente	1
Aprovechamiento forestal en Tierra del Fuego.....	6
Objetivos General .....	9
Capítulo 2: Descripción del sitio y las especies estudiadas .....	10
2.1. Descripción del sitio de estudio.....	10
2.2. Descripción de las especies estudiadas.....	14
<i>Osmorhiza depauperata</i> .....	14
<i>Phleum alpinum</i> .....	15
<i>Poa pratensis</i> .....	16
Capítulo 3: Estudios bajo condiciones de campo.....	19
3.1. Morfología de <i>Osmorhiza depauperata</i> , <i>Phleum alpinum</i> y <i>Poa pratensis</i> .....	19
Introducción .....	19
Materiales y Métodos.....	21
Resultados.....	27
Discusión.....	33
Biomasa y reproducción de <i>Osmorhiza depauperata</i> , <i>Phleum alpinum</i> y <i>Poa pratensis</i> ...	37
Introducción .....	37
Materiales y Métodos.....	38
Resultados.....	39
Discusión.....	42
3.2. Densidad de Longitud de Raíces .....	45

Introducción.....	45
Materiales y Métodos.....	46
Resultados.....	47
Discusión.....	49
3.3. Micorrizas.....	53
Introducción.....	53
Materiales y Métodos.....	54
Resultados.....	55
Discusión.....	56
Capítulo 4: Estudios en plantas expuestas a condiciones controladas en el invernáculo ....	60
4.1. Crecimiento de <i>Poa Pratensis</i> y <i>Phleum alpinum</i> bajo distintas intensidades lumínicas y contenidos hídricos del suelo.....	60
Introducción.....	60
Materiales y Métodos.....	61
Muestreo.....	63
Resultados.....	64
Discusión.....	74
4.2. Fotosíntesis de <i>Poa pratensis</i> y <i>Phleum alpinum</i> bajo distintas intensidades lumínicas y contenidos hídricos del suelo.....	82
Introducción.....	82
Materiales y Métodos.....	83
Resultados.....	86
Discusión.....	88
4.3. Pigmentos de <i>Poa pratensis</i> y <i>Phleum alpinum</i> creciendo en invernáculo bajo distintas intensidades lumínicas y contenidos de humedad del suelo.....	92
Introducción.....	92
Materiales y Métodos.....	93
Resultados.....	95
Discusión.....	97
Capítulo 5: Síntesis.....	102
Implicancias para el manejo forestal .....	104
Implicancias para la conservación de las especies.....	105
Bibliografía.....	107
Anexo: Tablas de ANOVA.....	129
Anexo: Tablas de Capítulo 3.1 .....	140

# Índice de Tablas

Tabla 2.1.1 – Caracterización climática en el bosque primario (BP) y los rodales cosechados [retención agregada (RA) y dispersa (RD)] a través de la temperatura del aire (T°C), del suelo a 30 cm de profundidad (S°C), velocidad promedio del viento en los bosques (m/s) y precipitaciones (mm) (Extraída de Martínez Pastur <i>et al.</i> 2007a).....	11
Tabla 3.1.1 – Medias y desvíos estándar (DS) (n = 10) del área basal de plantas (cm <sup>2</sup> ) de <i>Osmorhiza depauperata</i> , <i>Phleum alpinum</i> , y <i>Poa pratensis</i> creciendo en cuatro ambientes del bosque: BP: Bosque primario, RA: Retención agregada, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RD: Retención dispersa. Las letras minúsculas representan diferencias entre tratamientos con el Test de Tukey p<0,05. F(p) valor de F y su probabilidad para ANOVA simple entre los tratamientos. ....	22
Tabla 3.2.1 – Coeficientes de la regresión lineal entre log(n Inflorescencias +1) vs log(biomasa aérea+1) de <i>Osmorhiza depauperata</i> , <i>Phleum alpinum</i> , y <i>Poa pratensis</i> al final de la temporada de crecimiento en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes en abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. BP: Bosque primario, RA: Retención agregada, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RD: Retención dispersa. Las letras minúsculas representan diferencias entre tratamientos, las letras mayúsculas diferentes representan diferencias significativas entre especies; ambos con el Test de Tukey p<0,05.....	41
Tabla 3.4.1 – Porcentajes de infección por micorrizas vesículo-arbusculares e intervalos de 95% de confianza de raíces de <i>Osmorhiza depauperata</i> , <i>Phleum alpinum</i> y <i>Poa pratensis</i> durante una temporada de crecimiento en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes entre octubre de 2008 a abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. Se realizaron cuatro muestreos, octubre 2008, diciembre 2008, febrero 2009, y abril 2009. BP: Bosque primario, RA: Retención agregada, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RD: Retención dispersa. Letras diferentes indican diferencias significativas según el Test de Tukey (p<0,05). Las medias están basadas en n = 40.....	55
Tabla 4.1.1 – Pendientes, errores estándar e intervalos de confianza del 95% de la pendiente del crecimiento del largo de hojas por macollas de plantas de <i>Phleum alpinum</i> y <i>Poa pratensis</i> creciendo en invernáculo bajo tres condiciones de irradiación y dos de humedad del suelo. I64 = 64% de la irradiación solar incidente; I26 = 26% de la irradiación solar incidente; I4 = 4% de la irradiación solar incidente; M60 = 80-60% de humedad de suelo, M30 = 50-30% de humedad de suelo. Las unidades son log(cm hoja)/mes. Letras diferentes indican diferencias significativas entre pendientes según el test de Tukey (p>0,05) .....	73
Tabla 4.1.2 – Pendientes, errores estándar e intervalos de confianza del 95% del crecimiento de la cantidad de hojas por macollas de plantas de <i>Phleum alpinum</i> y <i>Poa pratensis</i> creciendo en invernáculo bajo tres condiciones de irradiación y dos de humedad del suelo. I64 = 64% de la irradiación solar incidente; I26 = 26% de la irradiación solar incidente; I4 = 4% de la irradiación solar incidente; M60 = 80-60% de humedad de suelo, M30 = 50-30% de humedad de suelo. Las unidades son log(hoja)/mes. Letras diferentes indican diferencias significativas entre pendientes según el test de Tukey (p>0,05) .....	74

Tabla 4.2.1 – Medias de los parámetros fotosintéticos ( $\pm$  error estándar) de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* que crecieron en invernáculo bajo tres intensidades lumínicas: I64 = 64% de la irradiación solar, I26 = 26% de la irradiación solar, I4 = 4% de la irradiación solar.  $A_{max}$  = fotosíntesis máxima.  $A_{qe}$  = rendimiento cuántico aparente, LCP = punto de compensación lumínico. En  $A_{max}$  las letras diferentes indican diferencias significativas entre cada combinación de irradiación, fecha y especie según la prueba de Tukey. En  $A_{qe}$  y LCP las letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre fechas dentro de cada especie y las letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos de irradiación dentro de cada fecha y especie, ambas según la prueba de Tukey. Las medias están basadas en  $n = 6$ .....86

Tabla 4.3.1 – Medias  $\pm$  error estándar ( $n = 36$ ) de concentración de clorofila total por mes de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en invernáculo. Letras diferentes indican diferencias entre meses según la prueba de Tukey ( $p < 0,05$ ). .....95

Tabla A1 – Análisis de Modelo lineal con efectos mixtos para un diseño de ANOVA bifactorial con ambiente (BP, RA, BRA, RD), especie (Spp; *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis*), mes (noviembre, diciembre, enero, febrero, marzo, abril) como efectos fijos sobre la cantidad de macollas (MA,  $n/cm^2$ ), cantidad de hojas verdes (HV,  $n$ ), cantidad de hojas totales (HT;  $n$ ), largo de hoja verde (LHV;  $cm$ ), largo de hoja total (LHT;  $cm$ ). Para los factores Mes, Ambiente, Especie y sus interacciones, se indican entre paréntesis los grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; para cada factor en la misma fila, también se indican los valores de la prueba de Fisher, y entre paréntesis los de probabilidad. Para cada variable estudiada, cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n = 105-229$ . Dentro de cada factor y variable estudiada, letras distintas indican diferencias significativas ..... 129

Tabla A2 – ANOVA bifactorial para la biomasa aérea (g) y cantidad de inflorescencias estandarizados por área basal ( $cm^2$ ) de *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en cuatro ambientes del bosque (BP, RA, BRA, RD). Para los factores Mes, Ambiente, Especie y sus interacciones, se indican entre paréntesis los grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; para cada factor en la misma fila, también se indican los valores de la prueba de Fisher, y entre paréntesis los de probabilidad. Para cada variable estudiada, cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n = 30-120$ . Dentro de cada factor y variable estudiada, letras distintas indican diferencias significativas. .... 130

Tabla A3 – Análisis de Modelo lineal con efectos mixtos para un diseño de ANOVA trifactorial con Ambiente (BP, RA, BRA, RD), Especie (*Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis*) y Mes (octubre, diciembre, febrero, abril) como efectos fijos de la densidad de longitud de raíces ( $cm/cm^3$ ). Para los factores Mes, Ambiente, Especie y sus interacciones, se indican entre paréntesis los grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; para cada factor en la misma fila, también se indican los valores de la prueba de Fisher, y entre paréntesis los de probabilidad. Para cada variable estudiada, cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n = 67-120$ . Dentro de cada factor y variable estudiada, letras distintas indican diferencias significativas..... 131

Tabla A4 – Análisis de Modelo lineal con efectos mixtos para un diseño de ANOVA trifactorial con Ambiente (BP, RA, BRA, RD), Especie (*Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis*) y Mes (octubre, diciembre, enero, abril) como efectos fijos del

porcentaje de colonización por micorrizas vesículo-arbúsculares creciendo en cuatro ambientes del bosque. Para los factores Mes, Ambiente, Especie y sus interacciones, se indican entre paréntesis los grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; para cada factor en la misma fila, también se indican los valores de la prueba de Fisher, y entre paréntesis los de probabilidad. Para cada variable estudiada, cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n= 67-120$ . Dentro de cada factor y variable estudiada, letras distintas indican diferencias significativas. .... 132

Tabla A5 – ANOVA para la biomasa total y sus compartimientos ( $\text{g planta}^{-1}$ ) de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* (Spp) creciendo en invernáculo bajo tres niveles de disponibilidad de luz (Luz; I4, I26, I64), dos niveles de humedad del suelo (Hum; M30, M60) y tres fechas de cosecha (Mes; octubre, enero, abril). Para los factores Mes, Luz, Humedad, Especie y sus interacciones, se indican entre paréntesis los grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; para cada factor en la misma fila, también se indican los valores de la prueba de Fisher, y entre paréntesis los de probabilidad. Para cada variable estudiada, cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n= 111-185$ . Dentro de cada factor y variable estudiada, letras distintas indican diferencias significativas. .... 133

Tabla A6 – ANOVA de cuatro factores para la proporción de biomasa de hoja, tallo y raíz de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en invernáculo bajo tres niveles de disponibilidad de luz (Luz; I4, I26, I64), dos niveles de humedad del suelo (Hum; M30, M60) y tres fechas de cosecha (Mes; octubre, enero, abril). Para los factores Mes, Luz, Humedad, Especie y sus interacciones, se indican entre paréntesis los grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; para cada factor en la misma fila, también se indican los valores de la prueba de Fisher, y entre paréntesis los de probabilidad. Para cada variable estudiada, cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n= 111-185$ . Dentro de cada factor y variable estudiada, letras distintas indican diferencias significativas. .... 134

Tabla A7 – ANOVA de cuatro factores para las tasas de crecimiento relativas ( $\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ) de la biomasa de hoja, tallo, raíz y de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en invernáculo bajo tres niveles de disponibilidad de luz (Luz; I4, I26, I64), dos niveles de humedad del suelo (Hum; M30, M60) y dos periodos (Per; octubre- enero, enero-abril). Para los factores Mes, Luz, Humedad, Especie y sus interacciones, se indican entre paréntesis los grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; para cada factor en la misma fila, también se indican los valores de la prueba de Fisher, y entre paréntesis los de probabilidad. Para cada variable estudiada, cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n= 24-36$ . Dentro de cada factor y variable estudiada, letras distintas indican diferencias significativas. .... 135

Tabla A8 – ANOVA de cuatro factores para la proporción de área foliar y el área foliar específica de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* (Spp) creciendo en invernáculo bajo tres niveles de disponibilidad de luz (Luz; I4, I26, I64), dos niveles de humedad del suelo (Hum; M30, M60) y dos fechas de cosecha (Mes; enero, abril). Para los factores Mes, Luz, Humedad, Especie y sus interacciones, se indican entre paréntesis los grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; para cada factor en la misma fila, también se indican los valores de la prueba de Fisher, y entre paréntesis los de probabilidad. Para cada variable estudiada, cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar

de n= 74-118. Dentro de cada factor y variable estudiada, letras distintas indican diferencias significativas. ....	136
Tabla A9 – ANOVA de modelos mixtos de cuatro factores para la proporción el número de macollas, hojas y longitud de hojas por macollas de <i>Phleum alpinum</i> y <i>Poa pratensis</i> (Spp) creciendo en invernáculo bajo tres niveles de disponibilidad de luz (Luz), dos niveles de humedad del suelo (Hum) y 5 fechas (Mes; octubre- abril como variable continua). Para los factores Mes, Luz, Humedad, Especie y sus interacciones, se indican entre paréntesis los grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; para cada factor en la misma fila, también se indican los valores de la prueba de Fisher, y entre paréntesis los de probabilidad. Para cada variable estudiada, cada valor es el promedio $\pm$ 1 error estándar de n= 72-180. Dentro de cada factor y variable estudiada, letras distintas indican diferencias significativas. ....	137
Tabla A10 – ANOVA realizado con modelos mixtos no lineales de cuatro factores para los parámetros de la curva de fotosíntesis de <i>Phleum alpinum</i> y <i>Poa pratensis</i> (Spp) creciendo en invernáculo bajo tres niveles de disponibilidad de luz (Luz; I4, I26, I64), dos niveles de humedad del suelo (Hum, M30, M60) y tres fechas (Mes; diciembre, enero, marzo). F (p) F = Test de Fisher, p = probabilidad. Los valores de cada variable están dados en el capítulo correspondiente (4.2). ....	138
Tabla A11 – ANOVA de cuatro factores para la concentración de clorofila total por área y peso, la relación clorofila a/b, y carotenoides/clorofila de <i>Phleum alpinum</i> y <i>Poa pratensis</i> (Spp) creciendo en invernáculo bajo tres niveles de disponibilidad de luz (Luz), dos niveles de humedad del suelo (Hum) y tres fechas de cosecha (Mes; diciembre, enero, marzo). Para los factores Mes, Luz, Humedad, Especie y sus interacciones, se indican entre paréntesis los grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; para cada factor en la misma fila, también se indican los valores de la prueba de Fisher, y entre paréntesis los de probabilidad. Para cada variable estudiada, cada valor es el promedio $\pm$ 1 error estándar de n= 59-90. Dentro de cada factor y variable estudiada, letras distintas indican diferencias significativas. ....	139
Tabla A2.1 – Cantidad de tallos de <i>Osmorhiza depauperata</i> y de macollas de <i>Phleum alpinum</i> y <i>Poa pratensis</i> por unidad de área basal (cm <sup>2</sup> ) creciendo en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes desde noviembre de 2008 a abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. RD: Retención dispersa, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RA: Retención agregada, BP: Bosque primario. Cada media es el promedio de n = 8-10. Los intervalos de confianza asintóticos calculados mediante modelos mixtos, representan el 2,5% inferior y el 97,5% superior.....	140
Tabla A2.2 – Número de hojas totales de <i>Osmorhiza depauperata</i> , <i>Phleum alpinum</i> y <i>Poa pratensis</i> creciendo en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes desde noviembre de 2008 a abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. RD: Retención dispersa, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RA: Retención agregada, BP: Bosque primario. Cada media es el promedio de n = 8-10. Los intervalos de confianza asintóticos calculados mediante modelos mixtos, representan el 2,5% inferior y el 97,5% superior.	142

Tabla A2.3 – Número de hojas verdes de *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes desde noviembre de 2008 a abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. RD: Retención dispersa, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RA: Retención agregada, BP: Bosque primario. Cada media es el promedio de n = 8-10. Los intervalos de confianza asintóticos calculados mediante modelos mixtos, representan el 2,5% inferior y el 97,5% superior.144

Tabla A2.4 – Largo de hojas totales (cm) de *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes desde noviembre de 2008 a abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. RD: Retención dispersa, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RA: Retención agregada, BP: Bosque primario. Cada media es el promedio de n = 8-10. Los intervalos de confianza asintóticos calculados mediante modelos mixtos, representan el 2,5% inferior y el 97,5% superior.146

Tabla A2.5 – Largo de hojas verdes (cm) de *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes desde noviembre de 2008 a abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. RD: Retención dispersa, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RA: Retención agregada, BP: Bosque primario. Cada media es el promedio de n = 8-10. Los intervalos de confianza asintóticos calculados mediante modelos mixtos, representan el 2,5% inferior y el 97,5% superior.148

# Índice de Figuras

Figura 1.2.1 - Implementación experimental del sistema de aprovechamiento de Retención Variable del bosque de lenga en la Ea. San Justo. ....	6
Figura 1.2.2 - Esquema y componentes de la Retención Variable. a) Porcentajes de árboles remanentes que quedan en pie en Retención Dispersa y Retención Agregada. b) Vista esquemática cenital de la Retención Variable. c) Perfil de la Retención Dispersa en la parte central del esquema y Retención Agregada en los bordes. ....	7
Figura 2.1.1 – Ubicación del Fuego.....	10
Figura 2.2.1 – <i>Osmorhiza depauperata</i> : planta y detalle de la umbela.....	14
Figura 2.2.2 – <i>Phleum alpinum</i> : planta y detalle de la espiga. ....	16
Figura 2.2.3 – <i>Poa pratensis</i> : planta y detalle de la panoja. ....	17
Figura 3.1.1 – Vista satelital de la Estancia Los Cerros. Se muestra el área cosechada (Retención Variable) y el bosque primario.....	21
Figura 3.1.2 – Esquema de un bosque cosechado según la prescripción de retención variable. RA: Retención agregada, BRA: Retención dispersa con influencia de la retención agregada, RD: Retención dispersa .....	22
Figura 3.1.3 – Fotos de los distintos ambientes donde se realizaron los estudios a campo. Arriba: Bosque Primario. Abajo: Retención Agregada. ....	24
Figura 3.1.4 – Fotos de los distintos ambientes donde se realizaron los estudios a campo. Arriba: Retención Dispersa con Borde de Retención Agregada. Abajo: Retención Dispersa. ....	25
Figura 3.1.5 – Porcentaje de irradiación lumínica durante un día despejado de febrero de 2009, con respecto a la irradiación fuera del bosque, en los distintos ambientes. BP: Bosque primario, RA: Retención agregada, RD: Retención dispersa, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada. Cada símbolo es el promedio de n = 30. Las barras representan el intervalo de confianza del 95%. Letras diferentes indican diferencias significativas según el test de Tukey (p<0,05).....	27
Figura 3.1.6 – Cantidad de tallos de <i>Osmorhiza depauperata</i> y de macollas de <i>Phleum alpinum</i> y <i>Poa pratensis</i> por unidad de área basal (cm <sup>2</sup> ) creciendo en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes desde noviembre de 2008 a abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. RD: Retención dispersa, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RA: Retención agregada, BP: Bosque primario. Cada símbolo es el promedio de n = 8-10. Las barras representan el intervalo de confianza del 95%.....	28
Figura 3.1.7 – Cantidad de hojas verdes y totales (verdes más secas) por tallo de <i>Osmorhiza depauperata</i> , y macolla de <i>Phleum alpinum</i> y <i>Poa pratensis</i> creciendo en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes desde noviembre de 2008 a abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. RD: Retención dispersa, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RA: Retención agregada, BP: Bosque primario. Cada símbolo es el promedio de n = 8-10. Las barras representan el intervalo de confianza del 95%.....	29

Figura 3.1.8 – Largo de láminas verdes y totales (verdes más secas) por tallo de *Osmorhiza depauperata*, y macolla de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes desde noviembre de 2008 a abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. RD: Retención dispersa, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RA: Retención agregada, BP: Bosque primario. Cada símbolo es el promedio de n = 8-10. Las barras representan el intervalo de confianza del 95%..... 31

Figura 3.1.9 – Fenología por tallo de *Osmorhiza depauperata*, y macolla de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes desde octubre de 2008 a abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. RD: Retención dispersa, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RA: Retención agregada, BP: Bosque primario. El tamaño del símbolo es proporcional al número de tallos o macollas en dicho estado fenológico. .... 32

Figura 0.1 – Biomasa aérea estandarizada (a) e inflorescencias estandarizadas (b) por área basal (cm<sup>2</sup>) de plantas de *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* al final de la temporada de crecimiento en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes en abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. BP: Bosque primario, RA: Retención agregada, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RD: Retención dispersa. Las letras minúsculas representan diferencias entre tratamientos, las letras mayúsculas diferentes representan diferencias significativas entre especies; ambos con el Test de Tukey p<0,05. Cada símbolo representa el promedio de n = 8-10. Las barras de error representan un error estándar. .... 39

Figura 0.2 – Regresión lineal de la cantidad de inflorescencias vs biomasa de plantas de *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* al final de la temporada de crecimiento en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes en abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal: Bosque primario = cruces y líneas con rayas y puntos, Retención Agregada = triángulos y líneas con rayas, Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada = puntos y líneas continuas, Retención Dispersa = cuadrados y líneas punteadas..... 40

Figura 3.2.1 – Densidad de longitud de raíces de plantas de *Osmorhiza depauperata* (círculos), *Phleum alpinum* (triángulos) y *Poa pratensis* (cuadrados) durante una temporada de crecimiento en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes entre octubre de 2008 y abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. BP: Bosque primario, RA: Retención agregada, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RD: Retención dispersa. Las letras minúsculas representan diferencias entre tratamientos, las letras mayúsculas diferentes representan diferencias significativas entre especies; ambos con el Test de Tukey (p<0,05). Cada símbolo representa el promedio de n = 8-10. Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95%..... 48

Figura 3.2.2 – Densidad de longitud de raíces de plantas de *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* durante una temporada de crecimiento en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes entre octubre de 2008 y abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal: Bosque

primario (cuadrados), Retención agregada (círculos), Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada (triángulos), Retención dispersa (rombos). Cada símbolo representa el promedio de n = 8-10. Las letras diferentes representan diferencias significativas entre meses dentro de cada especie y tratamiento según el test de Tukey; en los casos en donde no hubo diferencias se omitió las letras por claridad en el gráfico. Las barras de error representan un error estándar..... 49

Figura 3.3.1 – Sección de raíz de *Osmorhiza depauperata* colonizada por hongos micorrízicos arbusculares. A = arbusculos, V = vesículas, H = hifas..... 54

Figura 4.1.1- Plantas creciendo en el invernáculo. a, *Phleum alpinum* en I64. b, *Poa pratensis* en I64. c, *P. alpinum* en I26. d, *P. pratensis* en I4..... 63

Figura 4.1.2- Medias de las biomásas totales de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* que crecieron bajo diferentes condiciones de disponibilidad de luz y humedad del suelo en invernáculo. Luz: 64% de la radiación solar incidente (I64; cuadrado), 26% de la radiación solar incidente (I26; círculo), 4% de la radiación solar incidente (I4; triángulo). Humedad: 60-80% de humedad del suelo (M60; blanco), 30-50% de humedad del suelo (M30; negro). Las barras representan  $\pm$  un error estándar. Las medias están basadas en un n=20. .... 65

Figura 4.1.3 – Tasas de crecimiento relativas de plantas de *Phleum alpinum* (figuras blancas) y *Poa pratensis* (figuras negras) creciendo en invernáculo bajo diferentes condiciones de disponibilidad de luz y humedad del suelo. Luz: 64% de la radiación solar incidente (I64; cuadrado), 26% de la radiación solar incidente (I26; círculo), 4% de la radiación solar incidente (I4; triángulo). Humedad: 60-80% de humedad del suelo (M60; blanco), 30-50% de humedad del suelo (M30; negro). Las medias están basadas en n = 3. Las barras representan  $\pm$  un error estándar de la media. .... 66

Figura 4.1.4 – Proporción de biomasa de hojas, tallo y raíces en octubre, enero y abril de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* que crecieron en tres condiciones de disponibilidad de luz y dos de humedad del suelo. Luz: 64% de la radiación solar incidente (I64; cuadrado), 26% de la radiación solar incidente (I26; círculo), 4% de la radiación solar incidente (I4; triángulo). Humedad: (no mostrado). Las medias están basadas en n = 20. Las barras representan  $\pm$  un error estándar..... 67

Figura 4.1.5 – Área foliar de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en tres condiciones de disponibilidad de luz en enero y en abril. 64% de la radiación solar incidente (I64; cuadrado), 26% de la radiación solar incidente (I26; círculo), 4% de la radiación solar incidente (I4; triángulo) y dos niveles de humedad del suelo: 60-80% de humedad del suelo (M60; círculos), 30-50% de humedad del suelo (M30; triángulo). Las medias están basadas en n = 20. Las barras representan  $\pm$  un error estándar. .... 68

Figura 4.1.6 – a. Proporción de área foliar b. Área foliar específica de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en tres condiciones de disponibilidad de luz en enero y en abril. 64% de la radiación solar incidente (I64; cuadrado), 26% de la radiación solar incidente (I26; círculo), 4% de la radiación solar incidente (I4; triángulo) y dos niveles de humedad del suelo: 60-80% de humedad del suelo (M60; blanco), 30-50% de humedad del suelo (M30; negro). Las medias están basadas en n = 20. Las barras representan  $\pm$  un error estándar. .... 69

Figura 4.1.7 – Cantidad de macollas por planta de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en invernáculo bajo tres condiciones de irradiación y dos de humedad del suelo. I64-M60: 64% de la radiación solar incidente y 60-80% de humedad del suelo; I64-M30: 64% de la radiación solar incidente y 30-50% de humedad del suelo; I26-M60: 26% de la radiación solar incidente y 60-80% de humedad del suelo; I26-M30: 26% de la radiación solar incidente y 30-50% de humedad del suelo; I4-M60: 4% de la radiación solar incidente y 60-80% de humedad del suelo; I4-M30: 4% de la radiación solar incidente y 30-50% de humedad del suelo. Cada símbolo es el promedio de n = 10. Las barras representan ± un error estándar..... 70

Figura 4.1.8 – Cantidad de hojas totales por macolla de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en invernáculo bajo tres condiciones de irradiación y dos de humedad del suelo. I64-M60: 64% de la radiación solar incidente y 60-80% de humedad del suelo; I64-M30: 64% de la radiación solar incidente y 30-50% de humedad del suelo; I26-M60: 26% de la radiación solar incidente y 60-80% de humedad del suelo; I26-M30: 26% de la radiación solar incidente y 30-50% de humedad del suelo; I4-M60: 4% de la radiación solar incidente y 60-80% de humedad del suelo; I4-M30: 4% de la radiación solar incidente y 30-50% de humedad del suelo. Cada símbolo es el promedio de n = 10. Las barras representan ± un error estándar..... 71

Figura 4.1.9 – Longitud de hojas totales por macolla de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en invernáculo bajo tres condiciones de irradiación y dos de humedad del suelo. I64-M60: 64% de la radiación solar incidente y 60-80% de humedad del suelo; I64-M30: 64% de la radiación solar incidente y 30-50% de humedad del suelo; I26-M60: 26% de la radiación solar incidente y 60-80% de humedad del suelo; I26-M30: 26% de la radiación solar incidente y 30-50% de humedad del suelo; I4-M60: 4% de la radiación solar incidente y 60-80% de humedad del suelo; I4-M30: 4% de la radiación solar incidente y 30-50% de humedad del suelo. Cada símbolo es el promedio de n = 10. Las barras representan ± un error estándar..... 72

Figura 4.2.1 – Hoja de *P. alpinum* dentro de la cámara del aparato de medición de fotosíntesis y fuente lumínica..... 85

Figura 4.2.2 – Curvas de fotosíntesis de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* que crecieron en invernáculo bajo tres intensidades lumínicas. Cada símbolo es el promedio de n = 12. Las barras representan ± un error estándar. Las líneas se construyeron a partir de los parámetros estimados por el modelo. I64 = 64% de la irradiación solar, línea continua y círculos; I26 = 26% de la irradiación solar, líneas punteadas y triángulos; I4 = 4% de la irradiación solar, líneas continuas y cuadrados..... 87

Figura 4.3.2 – Relación de clorofilas a/b de plantas de *Phleum alpinum* (círculos) y *Poa pratensis* (triángulos) creciendo en invernáculo bajo tres condiciones de irradiación: I64 = 64% de la irradiación solar, I26 = 26% de la irradiación solar, I4 = 4% de la irradiación solar. Los símbolos representan el promedio de n = 36. Las barras de error representan un error estándar..... 96

Figura 4.3.1 – Concentración de clorofilas totales por: a) unidad de área, y b) unidad de peso fresco de plantas de *Phleum alpinum* (círculos) y *Poa pratensis* (triángulos) creciendo en invernáculo bajo tres condiciones de irradiación: I64 = 64% de la irradiación solar, I26

= 26% de la irradiación solar, I4 = 4% de la irradiación solar. Los símbolos representan el promedio de n = 12. Las barras indican un error estándar.....96

Figura 4.3.3 – Relación de carotenoides/clorofilas de plantas de *Phleum alpinum* (círculos) y *Poa pratensis* (triángulos) creciendo en invernáculo bajo tres condiciones de luz: I64 = 64% de la irradiación solar, I26 = 26% de la irradiación solar, I4 = 4% de la irradiación solar. Los símbolos representan el promedio de n = 12. Las barras de error representan un error estándar.....97

# Capítulo 1: Introducción General

## 1.1. Descripción del Problema

La apertura del dosel del bosque generada por disturbios antrópicos o naturales provoca una alteración en las condiciones ambientales del sistema, principalmente modificando cualitativa y cuantitativamente los siguientes factores: la luz (intensidad y calidad), precipitaciones y temperatura (Promis *et al.* 2010; Martínez-Pastur *et al.* 2011). Estos cambios provocan alteraciones en la composición de las comunidades vegetales del sotobosque, y también en la biomasa y cobertura de muchas especies herbáceas (Martínez Pastur *et al.* 2002). Los estudios realizados en este trabajo de tesis determinaron algunos de los cambios morfo-fisiológicos que permiten el crecimiento, desarrollo y reproducción de tres especies herbáceas, *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis*, en los ambientes boscosos modificados. La selección de estas especies se debe a que son las especies que más aumentan su cobertura luego de la cosecha forestal (Lencinas *et al.* 2011), y podrían evitar la erosión del suelo al aumentar la cobertura del mismo, facilitar (al proteger las plántulas de la alta irradiación solar, temperatura extremas, etc.) o competir (por luz, agua, o nutrientes) con las plántulas que luego van a regenerar el bosque. Por otro lado, *P. alpinum* y *P. pratensis* son especies palatables (Uchytel 1993; Dzyubenko y Dzyubenko 2008), y su aumento podría incrementar la presencia de guanacos dentro del bosque, especie que también ramonea renovales de lenga (Bonino y Pelliza Sbriller 1991; Cavieres y Fajardo 2005). Por lo que indirectamente podrían perjudicar la regeneración.

## 1.2. Antecedentes Generales Sobre el Tema

### **Adaptaciones y aclimataciones de las plantas a condiciones cambiantes del ambiente**

Los cambios fisiológicos (fotosíntesis, transpiración, etc.), y de partición de la biomasa pueden deberse a la aclimatación de las especies que les permite a las plantas utilizar eficientemente los recursos en un nuevo hábitat. Las plantas aclimatadas a lugares sombreados tienden a tener un menor punto de compensación lumínica, respiración y fotosíntesis máxima neta, y desarrollan una

mayor área foliar que las plantas de ambientes soleados. El desarrollo de una mayor área foliar es posible porque poseen área foliar específica baja e invierten una mayor parte de los recursos en partes aéreas (Givnish 1988; Bazzaz 1996). También aumenta la concentración de clorofila, como por ejemplo *Hedera helix* L., y otras plantas del sotobosque de selvas tropicales (Demig-Adams y Adams III 1992). Debido a esto, algunas plantas tienen un color verde oscuro. Otras especies del sotobosque que no toleran sombreados tan extremos (por ejemplo *Geum urbanum* L.) también aumentan la concentración de clorofila por unidad de peso fresco (Lambers *et al.* 2008). Sin embargo, debido a que también aumentan el área foliar específica, la concentración no se incrementa por unidad de área, e incluso a veces puede disminuir.

En cambio, la mayoría de las plantas intolerantes a la sombra incrementan la partición de biomasa hacia el tallo al encontrarse bajo la sombra, porque éste junto con los pecíolos incrementan en longitud (Lambers *et al.* 2008). Esta respuesta es adaptativa en el caso que la planta pueda rivalizar en altura con sus competidoras, pero en el caso de las plantas herbáceas del sotobosque esta adaptación es contraproducente. Esto se debe a que las hierbas solo pueden llegar a poco más de un metro de altura mientras que los árboles pueden alcanzar más de 10 metros (Gilliam y Roberts 2003). Las plantas tolerantes a la sombra aumentan la biomasa foliar, produciendo más hojas y más área foliar lo que les permite capturar más luz bajo condiciones de sombra (Lambers *et al.* 2008).

Otra adaptación de las plantas herbáceas de bosques caducifolios es que, generalmente, las hojas se desarrollan antes que se cierre la copa de los árboles, aprovechando una pequeña ventana de tiempo cuando la luz penetra en el piso forestal y la temperatura permite el crecimiento (Popovic *et al.* 2006).

Los cambios en las precipitaciones por la apertura del dosel pueden tener efectos diferentes según la relación entre la evapotranspiración y las precipitaciones. Cuando la suma de evapotranspiración, la percolación y escurrimiento es menor a las precipitaciones, el suelo puede llegar a anegarse propiciando condiciones anaeróbicas (Martínez Pastur *et al.* 2007a). Estas condiciones son adversas para el crecimiento de las raíces y la absorción de

nutrientes de la mayoría de las plantas debido a que la falta de oxígeno inhibe la fosforilación oxidativa produciendo una falta severa de energía (Colmer y Greenway 2005). Las plantas responden a estas modificaciones en su ambiente produciendo raíces superficiales, y en las especies que poseen adaptaciones a suelos inundados, aerénquima (Colmer y Greenway 2005). La formación del aerénquima, junto con la formación de una barrera impermeable a la pérdida radial de O<sub>2</sub> en la zona basal de las raíces, actúa sinérgicamente para mejorar la difusión de O<sub>2</sub> al ápice de las raíces principales de las especies de humedales (Colmer y Greenway 2005). También pueden desarrollar raíces adventicias superficiales, respuesta mediada por las citoquininas y el etileno (Lambers *et al.* 2008). En las plantas sensibles al anegamiento se produce un retardo en el incremento normal de la conductividad hidráulica de las raíces (Bradford y Hsiao 1982); esto se debe probablemente a una acidosis citoplasmática y el efecto inhibitorio del pH bajo en las aquaporinas (Colmer y Greenway 2005). La conductividad estomática y la tasa de expansión foliar se reduce debido a la disminuida conductividad hidráulica radical y también a que las raíces anegadas producen la hormona de ácido absísico (Lambers *et al.* 2008), lo que produce una disminución en la tasa de fotosíntesis neta (Sun *et al.* 1995; Peri *et al.* 2009).

Si la suma de la evapotranspiración y pérdida de agua por percolación y escurrimiento es mayor a la de las precipitaciones se puede producir sequía. En primer lugar, las plantas se aclimatan cerrando los estomas, lo que contribuye a reducir la pérdida de agua rápidamente (Schulze *et al.* 2005; Lambers *et al.* 2008). Además, las plantas pueden compensar la disminución del potencial mátrico del suelo aumentando la presión osmótica de sus células, manteniendo de esta forma un potencial hídrico que les permite seguir absorbiendo agua del suelo mientras éste se va secando (Flower y Ludlow 1986). Si la disminución de agua es permanente, éstas también pueden aclimatarse aumentando la proporción de biomasa radical, produciendo raíces en profundidad o una red de raíces superficiales que rápidamente absorbe el agua de las precipitaciones (Schulze *et al.* 1996; Chaves 2002).

Los cambios en la temperatura pueden afectar la relación entre el Q<sub>10</sub> (una medida de la relación que existe entre la tasa de reacción de una enzima debido a la

diferencia de 10 grados de temperatura) de las enzimas, lo que puede desequilibrar las reacciones que ocurren a nivel celular (Schulze *et al.* 2005). Además, las altas temperaturas pueden desnaturalizar las proteínas reduciendo su eficacia e inutilizarlas. Las membranas celulares se vuelven más fluidas, lo que puede tener consecuencias en su funcionamiento. Las plantas poseen varias aclimataciones y adaptaciones que les permiten sobrevivir a estos cambios. Por un lado están las respuestas que contribuyen a evitar el calor: reflexión de radiación, aislamiento del calor por medio tricomas tomentosos, enfriamiento por transpiración, división de hojas las cuales permiten una pérdida de calor más efectiva que aquella en hojas simples (Lambers *et al.* 2008), y posición vertical de las hojas las cuales absorben menos radiación (Schulze *et al.* 2005). Por otro lado, las plantas pueden poseer mecanismos de tolerancia al calor: por ejemplo, proteínas que resisten ante la presencia de altas temperaturas, producción de diferentes lípidos que contribuyen al mantenimiento de una fluidez de membrana celular óptima; solutos como glicerol, prolina y betaína, que contribuyen a estabilizan el plegamiento de las proteínas (Schulze *et al.* 2005).

El frío produce respuestas similares a las del calor en las plantas. También se desequilibran los procesos celulares pero la membrana se hace más viscosa, lo cual puede afectar la homeostasis iónica y también la fotosíntesis (Schulze *et al.* 2005). En combinación con altas intensidades de luz se puede producir foto-inhibición (Raven 2011). Actualmente, se piensa que la foto-inhibición se produce por estrés oxidativo que daña los fotosistemas (Raven 2011).

El congelamiento produce los mismos problemas que el enfriamiento a nivel de la membrana celular (Schulze *et al.* 2005). La formación de cristales de hielo dentro del protoplasto es muy peligrosa ya que puede destruir la célula. Esto se debe a la desestabilización de las membranas por la pérdida de las interacciones hidrofóbicas. (Schulze *et al.* 2005). La formación de cristales externos a la célula también es perjudicial ya que produce la deshidratación de la célula. Así, Las plantas se aclimatan mediante cambios en la composición de la membrana, reduciendo la cantidad de proteínas y la saturación de los ácidos grasos. Las membranas celulares de plantas aclimatadas al frío permiten la rápida salida del agua de protoplasto al espacio intercelular. También se producen proteínas anticongelantes las cuales

logran evitar la formación de grandes cristales de hielo (Griffith *et al.* 1992). Las llamadas proteínas protectoras del frío entre las cuales se encuentran proteínas estabilizadoras de membrana, enzimas con una temperatura óptima menor (Schulze *et al.* 2005). También hay otros procesos para evitar el congelamiento. Uno de ellos es el superenfriamiento del agua. Bajo ciertas condiciones el agua líquida a temperaturas por debajo del punto de congelamiento no se congela sino que permanece en estado líquido. Debido a la ausencia de núcleos de formación de hielo (Schulze *et al.* 2005). Otro mecanismo es el retardo del enfriamiento, se logra mediante la aislación por hojas y ramas muertas que quedan sobre la planta (Schulze *et al.* 2005).

Las especies del sotobosque pueden afectar de manera diferencial la regeneración natural del bosque (McPherson y Weltzin 1998; Martínez-Pastur *et al.* 2002). La competencia con los renovales de árboles puede ser por luz, agua y nutrientes (Messier y Kimmins 1990; Clinton y Vose 1996) o a través de la producción de sustancias alelopáticas por las plantas herbáceas (Bosy y Reader 1995; Mallik 2003). Sin embargo, en otros casos, dichas especies pueden facilitar la regeneración del bosque de varias formas: protegiéndola de temperaturas extremas, alta evapotranspiración o herbivoría (Ibáñez y Schupp 2001; Smit *et al.* 2006; 2007), y mejorando la disponibilidad de agua (Callaway 2007), luz (Connell y Slatyer 1977) y nutrientes (Kelly *et al.* 1998).

Existen pocos antecedentes sobre requerimientos, tolerancias y ecofisiología en las especies de plantas del sotobosque en Patagonia Sur (Martínez Pastur *et al.* 2007b). La modificación de las variables ambientales en los bosques de esta región permitiría determinar las condiciones óptimas para su crecimiento, y evaluar su capacidad competitiva respecto de la regeneración natural. Esto es especialmente importante para aquellas especies que reaccionan positivamente frente al corte del dosel, ya que pueden afectar tanto el establecimiento como el crecimiento de la regeneración de las especies arbóreas y por tanto la estructura de la comunidad y el funcionamiento del ecosistema.

Las especies que se ven favorecidas por la apertura del dosel del bosque son aquellas que fisiológicamente pueden aclimatarse a las nuevas condiciones de



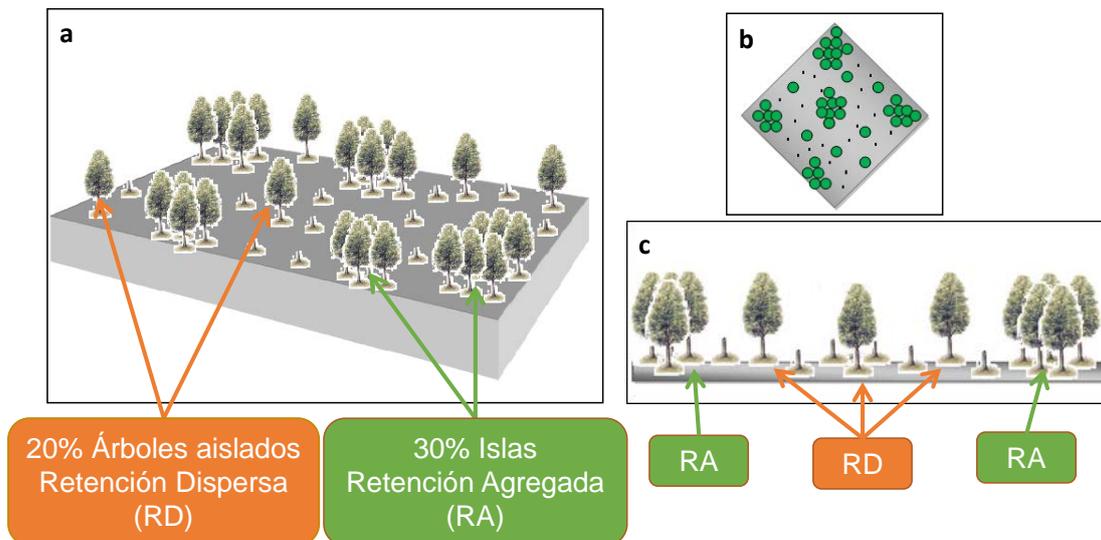
**Figura 1.2.1 - Implementación experimental del sistema de aprovechamiento de Retención Variable del bosque de lenga en la Ea. San Justo.**

mayor insolación y temperatura del aire, más disponibilidad de agua y nutrientes, y pueden competir efectivamente con otras plantas (Kursar y Coley 1999; Aussenac 2000). Entre las especies que aparecen durante todo el ciclo de manejo forestal se encuentran *Phleum alpinum* L., *Poa pratensis* L., y *Osmorhiza depuperata* Philippi (Martínez Pastur *et al.* 2002; Lencinas *et al.* 2011).

### **Aprovechamiento forestal en Tierra del Fuego**

En Tierra del Fuego existen extensos bosques de *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (lenga) que se aprovechan forestalmente. Históricamente se han practicado distintos sistemas de regeneración. Inicialmente se aplicaba la corta selectiva (floreo), la cual fue reemplazada por la corta de protección, y actualmente se ha comenzado a implementar la retención variable (Gea-Izquierdo *et al.* 2004; Martínez Pastur *et al.* 2009). En la corta selectiva se cortan los mejores ejemplares del bosque y se dejan en pie los que no se consideran no maderables. Esto produce una degradación del bosque ya que quedan como remanentes mayormente árboles mal formados, sobremaduros, enfermos. En la corta de protección, luego de la cosecha del bosque, se dejan aproximadamente 100 ejemplares bien formados por

## Sistema de regeneración: Retención Variable



**Figura 1.2.2 - Esquema y componentes de la Retención Variable. a) Porcentajes de árboles remanentes que quedan en pie en Retención Dispersa y Retención Agregada. b) Vista esquemática cenital de la Retención Variable. c) Perfil de la Retención Dispersa en la parte central del esquema y Retención Agregada en los bordes.**

hectárea, homogéneamente distribuidos, para que actúen de semillero y protejan la regeneración. Este último sistema de manejo ha sido diseñado para mejorar las condiciones de regeneración del bosque (Schmidt y Urzúa 1982; Gea-Izquierdo *et al.* 2004). Sin embargo, afecta significativamente la diversidad del bosque nativo (plantas, musgos, aves, insectos y mamíferos) (Martínez Pastur *et al.* 1999; Pulido *et al.* 2000; Deferrari *et al.* 2001; Spagarino *et al.* 2001; Martínez Pastur *et al.* 2002) (Martínez Pastur *et al.* 1999a; 2002; Pulido *et al.* 2000; Deferrari *et al.* 2001; Spagarino *et al.* 2001; Duccid *et al.* 2005).

El propósito de las prácticas forestales mediante retención variable (RV) es mantener la sustentabilidad y la biodiversidad del bosque primario (bosque en el cual no se aprecia acción apreciable del hombre, ni se sabe que haya sufrido daños importantes por acciones naturales; SECF 2005) (Martínez Pastur *et al.* 2007a). Para ello se tienen en cuenta varios objetivos: 1. Mantener especies y procesos que funcionen como “salvavidas” durante la fase de regeneración (es decir, especies que sobrevivan el aprovechamiento forestal y faciliten la sobrevivencia de otras especies) 2. Enriquecer la variabilidad estructural de los rodales (dejando áreas no cosechadas se aumenta la variabilidad de ambientes disponibles, al contrario de una corta de protección donde el ambiente es relativamente más homogéneo) y 3.

Mejorar la conectividad a nivel de paisaje del área aprovechada (por ejemplo, las islas de bosque de la retención agregada favorecen el movimiento de animales entre áreas de bosque no aprovechado) (Franklin *et al.* 1997).

La propuesta de retención variable para Tierra del Fuego deja parte del bosque primario intacto, mediante un 30% del área basal como retención agregada y un 20% como retención dispersa (Figura 1.2.1; Figura 1.2.2). El primer tipo de retención consiste en islas circulares de bosque primario de unos 30 m de radio, y el segundo son árboles aislados dispersos entre la retención agregada. El objetivo de este tipo de sistema de corta es mantener la estructura y diversidad del sistema original, y al mismo tiempo favorecer la regeneración del bosque. Estudios preliminares han mostrado que este sistema mejora la conservación de la biodiversidad y el mantenimiento de los ciclos ecológicos (Lencinas *et al.* 2008a; Martínez-Pastur *et al.* 2009; Lencinas *et al.* 2009a; 2009b; 2011; 2012a)

El aprovechamiento forestal, así como otros disturbios naturales (ej., volteos por el viento, avalanchas, cortes de castor), producen cambios en la apertura del dosel (Caldentey *et al.* 2008; Martínez Pastur *et al.* 2011). Estos cambios afectan a las plantas del sotobosque, a través de modificaciones en varios parámetros ambientales como la luz, la temperatura y las precipitaciones (Martínez Pastur *et al.* 2002). En la retención variable se producen una variedad de condiciones ambientales debido a la gran variabilidad de aperturas de copas, que es baja en la retención agregada y alta en la retención dispersa (Martínez Pastur *et al.* 2011).

La densidad y la diversidad de especies del sotobosque aumentan por la apertura del dosel. Se ven especialmente favorecidas algunas especies de dicotiledóneas y monocotiledóneas, mientras que los musgos, líquenes y pteridofitas se ven perjudicadas (Martínez Pastur *et al.* 2002; Lencinas *et al.* 2008b).

## **Objetivos General**

El objetivo general de esta tesis fue investigar el efecto de la apertura del dosel sobre algunas de las especies del sotobosque y cuáles son las estrategias que les permiten a estas especies aclimatarse a los distintos ambientes.

Los objetivos específicos fueron:

- Estudiar el ambiente cuál de los ambientes es el que más favorece a las diferentes especies.
- Comprender algunos de los cambios fisiológicos y morfológicos que les permiten a las plantas aclimatarse a estos ambientes y sobrevivir a pesar de no ser favorables.
- Comprender que factores abióticos son los que más modifican los aspectos fisiológicos y morfológicos en estas especies.

# Capítulo 2: Descripción del sitio y las especies estudiadas

## 2.1. Descripción del sitio de estudio

Los datos de campo fueron obtenidos de un bosque de lenga en estado avanzado de desarrollo (hasta 200 años) en la Isla Grande de Tierra del Fuego (Argentina). Estos bosques fueron cosechados usando la prescripción de retención variable (Martínez-Pastur *et al.* 2011), donde la retención agregada (un agregado de 30m de radio por hectárea) y la dispersa (10-15 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> de área basal de árboles homogéneamente distribuidos entre los agregados) fueron mantenidos como cobertura remanente. El sitio de estudio se encuentra en la Ea. Los Cerros (54°18' S, 67°49' O, Fig. 2.1.1).

### Clima

El clima está caracterizado por veranos cortos y frescos, y por inviernos largos y con nieve (Martínez-Pastur *et al.* 2009; Martínez-Pastur *et al.* 2011). Solo tres meses del año están libres de temperaturas bajo cero, y la estación de crecimiento es de aproximadamente cinco meses para la lenga (Barrera *et al.* 2000). Para caracterizar el efecto de los tratamientos forestales se instalaron estaciones



Figura 2.1.1 - Ubicación del Fuego

meteorológicas (Davis Weather Wizard III y accesorios, USA), dentro de un bosque primario, una retención agregada y en la retención dispersa (a 40 m del borde del agregado de bosque más cercano) (Martínez Pastur *et al.* 2007a). En base a los datos obtenidos se puede observar que durante los años 2005-2007 la temperatura mensual promedio fue mínima en junio y máxima en enero para todos los ambientes considerados (Tabla 2.1.1). Dentro del bosque primario, la temperatura fluctuó entre -2,6 y 9,3°C, en la retención agregada entre -2,5 y 9,3°C y en la retención dispersa entre -2,5 y 9,4°C (Tabla 2.1.1). El suelo nunca se congeló en los bosques primarios y en los agregados, pero el congelamiento del suelo sucedió en la retención dispersa durante julio (-0,1°C). La velocidad del viento se incrementó desde el bosque primario ( $1,2 \pm 0,77$  km h<sup>-1</sup>) a la retención dispersa ( $7,8$  km  $\pm$  2,10 km h<sup>-1</sup>) pasando por la retención agregada ( $4,32 \pm 2,01$  km h<sup>-1</sup>). Las precipitaciones que llegaron al piso forestal fueron de 440 mm año<sup>-1</sup> dentro del bosque primario, mientras que en los agregados llegaron de 444 mm año<sup>-1</sup> y en la retención dispersa fueron de 559 mm año<sup>-1</sup> (Martínez Pastur *et al.* 2007a).

En bosques similares, bajo manejo de corta la protección, el flujo de fotones fotosintéticamente activos durante la temporada de crecimiento varió entre 1900 (23) y 1429 (53,1) mmol/m<sup>2</sup> (Caldentey *et al.* 2008)

**Tabla 2.1.1 - Caracterización climática en el bosque primario (BP) y los rodales cosechados [retención agregada (RA) y dispersa (RD)] a través de la temperatura del aire (T°C), del suelo a 30 cm de profundidad (S°C), velocidad promedio del viento en los bosques (m/s) y precipitaciones (mm) (Extraída de Martínez Pastur *et al.* 2007a)**

Estación		JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN
BP	T°C	-1,2	0,5	2,7	5,2	7,1	8,1	9,3	8,8	7,5	4,3	1,6	-2,6
	S°C	0,3	0,5	1,4	4,0	5,6	6,6	8,0	8,0	7,3	5,3	3,3	1,0
	Viento	0,0	0,1	0,3	0,4	0,4	0,4	0,3	0,3	0,6	0,8	0,2	0,2
	Precipitaciones	33,0	37,4	36,8	30,9	36,9	25,8	33,8	40,6	13,9	50,9	38,0	62,3
RA	T°C	-1,0	0,8	2,7	5,9	7,2	8,2	9,3	9,2	7,7	4,3	1,7	-2,5
	S°C	0,1	0,4	1,3	3,9	5,6	7,0	8,2	8,5	7,8	5,6	3,5	0,8
	Viento	0,5	0,8	0,9	2,0	1,9	1,7	1,1	1,1	1,7	1,6	0,7	0,4
	Precipitaciones	30,8	36,8	37,2	31,8	36,5	27,2	32,7	39,5	16,1	48,9	42,0	64,3
RD	T°C	-1,0	0,9	2,7	6,1	7,5	8,7	9,4	9,3	7,9	4,2	1,8	-2,5
	S°C	-0,1	0,2	1,3	3,9	5,6	7,4	8,4	10,4	9,0	6,0	3,6	0,4
	Viento	1,9	2,2	2,3	3,4	3,2	2,2	1,5	1,6	1,9	2,2	1,7	2,0
	Precipitaciones	46,1	39,0	43,1	37,8	49,6	30,2	48,2	60,6	30,8	52,0	48,4	73,6

## **Vegetación**

El sitio de estudio se ubicó en la zona central de la Isla grande de Tierra del Fuego, denominada Ecotono Fueguino, con una superficie total de 466.400 ha. Esta zona se caracteriza por poseer lomas suaves, donde crecen los bosques de lenga, y depresiones donde se forman vegas o mallines de ciperáceas que se transforman en turbales en las zonas más deprimidas (Collado y Farina 2006). La lenga es una especie arbórea que presenta una altura media de alrededor de 20 metros, aunque excepcionalmente alcanza los 30 metros en los sitios de mejor calidad (Martínez Pastur *et al.* 1997). El dosel de copas presenta una alta cobertura, dejando pasar un 12% de la radiación fotosintéticamente activa al suelo del bosque, cuando éste posee hojas (Martínez Pastur *et al.* 2007b). El porte de sus individuos es esbelto, pudiendo desarrollar fustes rectos de hasta algo más de un metro de diámetro dependiendo de la edad y la competencia que haya experimentado. Dadas estas características, el sotobosque bajo el lengal es pobre en especies y cobertura. Algunas de las especies más comunes son las pertenecientes a los géneros *Adenocaulon*, *Blechnum*, *Dysospis*, *Galium*, *Ranunculus* y *Viola* en sitios con copas cerradas, y *Acaena*, *Cardamine*, *Cotula*, *Gunnera*, *Rubus*, *Schizeilema* y *Senecio* en lugares húmedos o con copas abiertas (Moore 1983; Collado y Farina 2006; Lencinas *et al.* 2008b). También se encuentran especies exóticas introducidas intencional o accidentalmente, típicas de pastizales del Viejo Mundo, como por ejemplo, *Cerastium fontanum* Baumg., *Poa pratensis* L., *Rumex acetosella* L., *Taraxacum officinale* L. y *Veronica serpyllifolia* L. (Moore y Goodall 1977; Collantes y Anchorena 1993).

En el área de estudio hay ramoneo por guanacos (*Lama guanicoe* Müller) (Martínez Pastur *et al.* 2010). Los sitios de estudio pueden considerarse de calidad media a alta según el índice de calidad de sitio propuesto por Martínez Pastur *et al.* (1997), presentando un volumen total con corteza de 700-900 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> y una altura dominante de entre 20,5 y 27 m (Martínez Pastur *et al.* 2011).

## **Suelo**

El suelo de los bosques de lenga presenta varios horizontes: un O generado por las hojas y ramas finas aportadas por los árboles; un A muy desarrollado, con alto contenido de materia orgánica bajo porcentaje de saturación en bases; un horizonte E, y un B, el último formado en proceso de podzolización (Bh o Bhs) y ocupando gran parte del perfil. Estos se desarrollan sobre un C o un 2C, de textura más gruesa y diferente mineralogía que el C suprayacente (Bravo *et al.* 2002). En estas zonas forestales, se encuentran suelos con propiedades ándicas en base a un elevado pH en fluoruro de sodio ( $>9,5$ ), altas retenciones de fósforo, una relación de  $Al^{+1}/2Fe$  extraídos en oxalato amónico-ácido oxálico próximas o superiores a 2 y una escasa presencia de sílice (Colmet-Daage *et al.* 1991). Esto sugiere la presencia de compuestos hidroxil-alumínicos y complejos Al-materia orgánica.

En la zona de la Ea. Los Cerros se determinó que en general los suelos son Cambisoles Dystricos poco profundos a partir de perfiles de suelo (Novoa-Muñoz *et al.* 2008). Los suelos en la parte baja de las pendientes tienen un perfil A más grueso (Umbrisoles), los cuales a veces muestran rasgos de podzolización; también son frecuentes los suelos policíclicos. En las áreas llanas que rodean los ríos son comunes los suelos hidromórficos (Geysoles, subunidades gleyicas de Cambisoles e Histosoles).

En los bosques de la zona los suelos tienen textura entre limosa y limo-arcillosa (Peña-Rodríguez *et al.* 2013). El pH es ácido (5-6) en los horizontes O y A, y la concentración de C es mayor en el horizonte O ( $170-295 \text{ g Kg}^{-1}$ ) que en el A (y  $50-75 \text{ g Kg}^{-1}$ ). De igual manera, la concentración de N es mayor en el O ( $6,6-11,4 \text{ g Kg}^{-1}$ ) que en el A ( $2,6-4,4 \text{ g Kg}^{-1}$ ). La concentración de P disponible es más alta en el horizonte O ( $214-404 \text{ mg Kg}^{-1}$ ) que en el horizonte A ( $126-192 \text{ mg Kg}^{-1}$ ) y en ambos es relativamente alto en comparación con otros suelos (Marschner 2012). La capacidad de intercambio catiónico en el horizonte O ( $47-58 \text{ cmol}_c \text{ Kg}^{-1}$ ) y en el horizonte A ( $14-24 \text{ cmol}_c \text{ Kg}^{-1}$ ) es moderada y está dentro de los valores de otros bosques de la región (Peña-Rodríguez *et al.* 2013).

## 2.2. Descripción de las especies estudiadas

### *Osmorhiza depauperata*

*Osmorhiza depauperata* Philippi (Apiaceae) es una hierba nativa perenne, geófito con rizomas. Tiene hojas bipinnadas; no tiene estípulas (Figura 2.2.1). La inflorescencia es una umbela compuesta que puede ser terminal o lateral, las brácteas y bractéolas son pequeñas o están ausentes. Se distribuye de forma antitropical entre el Norte (principalmente en el oeste y noreste de EE.UU.) y Sudamérica. En Sudamérica se puede encontrar desde Tierra del Fuego hasta su límite norte en la provincia de Ñuble (Chile), pasando por los Andes Patagónicos. Normalmente se la encuentra en bosques, como los de lenga, aunque también puede ser encontrada en espacios abiertos (Lowry y Jones 1984; Wen *et al.* 2002). Crece durante la primavera y el verano, florece desde mediados de primavera hasta el comienzo del verano, y produce frutos desde mediados hasta fines del verano. Entra en dormición durante el invierno (Moore 1983).



Figura 2.2.1 - *Osmorhiza depauperata*: planta y detalle de la umbela.

Existe escasa bibliografía sobre esta especie. Walck & Hidayati (2004) encontraron que las semillas de esta especie requieren estratificación a 0°C para germinar. Los porcentajes de germinación son altos, más del 82%, dependiendo del origen de la semilla y las condiciones luego de la estratificación en frío. Lencinas *et al.* (2012b) estudiaron el efecto de intensidad lumínica y la humedad del suelo en parámetros fotosintéticos. Encontraron que la tasa máxima de fotosíntesis, el punto de compensación lumínico, la respiración en oscuridad y el punto de saturación de la hoja aumentaban al aumentar la irradiación. En un estudio relacionado se encontró que la máxima producción de biomasa del rizoma se produjo a niveles intermedios de luminosidad (Selzer *et al.* 2013).

### ***Phleum alpinum***

*Phleum alpinum*, especie nativa de Tierra del Fuego, es una gramínea perenne laxamente cespitosa, muchas veces con rizomas cortos. Es de tamaño pequeño, glabra y glauca. Los tallos son erectos de 10-30 cm de alto, sin bulbo en la base. Las láminas están enrolladas cuando son jóvenes, cortas, 4-7 mm de ancho, glabras; las vainas de las hojas superiores son verde-lilas, tumefactas. La espiga tiene 10-30 mm de largo y 8-10 mm de ancho, compacta, corta y cilíndrica (Figura 2.2.2). Las espiguillas son unifloras. Tiene polinización cruzada por el viento. Esta especie está emparentada con *Phleum pratense*, muy utilizada en el hemisferio norte como forraje. Se cree que *P. alpinum* migró desde ese hemisferio hasta el sur por las cadenas montañosas (Heide y Solhaug 2001).

*Phleum alpinum* es una psicromesófito, adaptada a climas boreales, australes y de montaña. Según la clasificación de formas de vida de Raunkiaer es una hemicriptofita (Raunkiaer 1934). Crece en prados alpinos y sub-alpinos, en la tundra, las zonas boscosas y a lo largo de las costas marinas y riberas, y en pendientes rocosas cercanas al agua y en suelos pobres (Dzyubenko y Dzyubenko 2008).



**Figura 2.2.2 – *Phleum alpinum*: planta y detalle de la espiga.**

Esta especie requiere doble inducción para florecer. Para la inducción primaria son necesarios días cortos y 3-15°C, o días largos de 3-12°C por 9-12 semanas. La inducción secundaria se produce con días largos de 18°C, los cuales favorecen el número de inflorescencias y el largo del culmen (Heide y Solhaug 2001). Las semillas son relativamente pequeñas, cabiendo aproximadamente 2,42 millones de semillas por kilo. A pesar de su pequeño tamaño, el porcentaje de germinación luego de una estratificación fría por 7 días es muy alto (98%) (Flessner y Trindle 2003). Sin embargo esto tiene consecuencias en el vigor de las plántulas, el cual es bajo y su crecimiento es lento .

Es una de las mejores plantas para pasturas en prados de montañas ya que tiene buena palatabilidad para el ganado vacuno, ovejas, cabras y caballos (Dzyubenko y Dzyubenko 2008).

### ***Poa pratensis***

*Poa pratensis* también es una especie de gramínea perenne laxamente cespitosa, con largos rizomas; fue introducida desde Europa a Tierra del Fuego para

mejorar las pasturas (Moore 1983). Las hojas son primariamente basales y tienen entre 10 y 30 cm de largo. Los tallos son numerosos en una mata y crecen hasta los 30-90 cm de largo (Figura 2.2.3). La inflorescencia es una panoja abierta. *Poa pratensis* se enraíza superficialmente y es intolerante a la sequía. La mayoría de las raíces y rizomas se encuentran en los primeros 7,5 cm de profundidad (Gist y Smith 1948). Según la clasificación de formas de vida de Raunkiaer es una especie geófito (Uchytel 1993).

*Poa pratensis* es un competidor herbáceo muy vigoroso. No solo se expande por medio de los rizomas, sino que también produce abundante cantidad de semillas. Estas últimas producen una gran cantidad de reclutamiento de plantines y establecimientos en sitios con disturbios (Uchytel 1993). Además, la hojarasca de esta especie inhibe el crecimiento de varias especies de hierbas debido a que limita la germinación de las semillas por sustancias alelopáticas y limita la extensión del tallo (Bosy y Reader 1995).

Una planta juvenil de *P. pratensis* necesita de al menos dos semanas para crecer y poder responder a las señales ambientales que estimulan la diferenciación de los meristemas (inducción primaria) y consiguiente floración (inducción



Figura 2.2.3 - *Poa pratensis*: planta y detalle de la panoja.

secundaria). Para la inducción primaria son necesarios días cortos (menos de 12 horas de luz) y temperaturas de 3-18°C durante 6 a 10 semanas, o días largos (más de 16 horas de luz) y temperaturas de 3-12°C por 8 a 12 semanas. Sin embargo, los ecotipos de latitudes altas del hemisferio norte pueden diferenciarse en menos tiempo en días cortos y pueden desarrollar primordios florales en otoño. El desarrollo de la inflorescencia es estimulado por días largos y la temperatura, de hasta 25°C (Heide 1994).

Al igual que en *P. alpinum*, las semillas son pequeñas (entre 4,6 y 4,8 millones de semillas por kilo) La capacidad germinativa varía entre 75 y 94 por ciento y las semillas requieren luz para germinar (Uchytel 1993).

*Poa pratensis* crece mejor a pleno sol pero puede tolerar un sombreado leve si la humedad y los nutrientes son favorables. Crece en praderas y campos; pastizales, matorrales y prados de montaña; bosques ribereños y bosques abiertos. Es común a los costados de los caminos (Uchytel 1993).

*Phleum alpinum* y *P. pratensis* se encuentran ocasionalmente dentro del bosque y cuando se abre el dosel aumentan la cobertura como resultado de la nueva disponibilidad de recursos (Martínez Pastur *et al.* 2002; Lencinas *et al.* 2008a). En Tierra del Fuego florecen desde mediados de la primavera hasta mediados del verano y tienen metabolismo C3 (Moore 1983).

En ambas especies los días largos producen un aumento en la tasa relativa de crecimiento, principalmente por un aumento en la proporción de área foliar (Hay y Heide 1983; Heide *et al.* 1985; Heide y Solhaug 2001).

# Capítulo 3: Estudios bajo condiciones de campo

## 3.1. Morfología de *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis*

### Introducción

El desarrollo del área foliar, la tasa de crecimiento y la productividad de los forrajes varían directamente con la cantidad de luz solar interceptada por las hojas (Gifford *et al.* 1984; Lawlor y Al 1995). La luz regula el crecimiento y el desarrollo de la planta por señales detectadas por los fitocromos (Quail *et al.* 1995; Smith 1995). La cantidad de luz solar interceptada puede ser disminuida por el sistema de cultivo [por ejemplo, pasturas de bosques (Mordelet y Menaut 1995); sistemas silvopastoriles (Peri *et al.* 2007); mezclas de leguminosas y pastos (Beuselinck *et al.* 1994)]; estructura del canopeo; el ángulo de la hoja y la densidad de macollas (Rhodes 1973); la acumulación de hojarasca (Tilman y Wedin 1991), y el clima. Las respuestas a estrés por poca luz generalmente incluyen (1) un incremento en el área foliar lo que le permite a las plantas maximizar la interceptación de luz, y (2) cambios en los procesos fisiológicos que contribuyen a incrementar la eficiencia de utilización del carbono (Sanderson *et al.* 1997).

En las gramíneas perennes, el macollaje es el mecanismo principal que les permite perennidad a las mismas en pastizales semi-áridos y méxicos (Briske y Richards 1995). La persistencia de dichas plantas en la comunidad depende del equilibrio entre las tasas relativas de iniciación y de muerte de macollas. La calidad, es decir la relación rojo:rojo lejano de luz afecta el macollaje y el área foliar de las gramíneas. La disminución de la calidad y la cantidad de luz afectan negativamente al macollaje y positivamente al desarrollo del área foliar (Ryle 1967; Kays y Harper 1974; Kaseperbauer y Karlen 1986). Sin embargo, varios factores se han asociado a la producción de nuevas macollas en las gramíneas perennes (Murphy y Briske 1992). La información obtenida demuestra que se necesitan estudios adicionales antes que se puedan establecer conclusiones ecológicas o de manejo definitivas en relación a la significancia de la calidad de la

radiación como una señal ambiental capaz de regular el reclutamiento de macollas (Deregibus *et al.* 1983; Casal *et al.* 1987; Briske y Richards 1995). Deregibus *et al.* (1983) y Casal (1988) determinaron que una baja relación rojo/rojo lejano, asociada con el sombreado, produjo un cambio en la morfología de las plantas y un incremento en el área foliar. Este incremento estuvo asociado una mayor duración de la elongación, lo que compensó la menor interceptación de luz. Dodd y McGowan (2005) informaron que el determinante más importante en la disminución de la producción de biomasa en las pasturas es el nivel de sombreado, siendo la duración del mismo de menor importancia. Al mismo tiempo, la calidad de la luz (relación rojo:rojo lejano) no sería significativa.

En las especies herbáceas ocurre una respuesta análoga al macollaje al variar las condiciones de calidad y cantidad de luz. La ramificación es mayor cuanto más luz llega a la planta; al disminuir la luz la ramificación disminuye, el largo de los entrenudos es mayor, y las hojas tienen mayor área y son más delgadas (Larcher 2003).

Los árboles pueden modificar el ambiente debajo de ellos, cambiando las condiciones de luz (Lieffers *et al.* 1999), humedad y nutrientes (Martínez Pastur *et al.* 2011), estableciendo una competencia asimétrica con las plantas del sotobosque (Riegel *et al.* 1995). En el sistema de aprovechamiento forestal mediante retención variable se producen varias situaciones diferentes de densidad de árboles y de cobertura del dosel, las cuales producen distintas condiciones de luz incidente a nivel del sotobosque (Martínez Pastur *et al.* 2009; 2011).

El objetivo de este capítulo fue analizar cómo varios componentes del crecimiento de dos especies de gramíneas y una especie de *Apiaceae*, que crecen espontáneamente en los bosques de lenga de Tierra del Fuego, son afectados por las distintas condiciones de luz existentes en un aprovechamiento forestal mediante retención variable. Los componentes de crecimiento estudiados incluyen determinaciones demográficas, fenológicas y de crecimiento. La hipótesis fue que las plantas de *Poa pratensis* y *Phleum alpinum* producen más macollas en lugares con mayor luz incidente y más área foliar en lugares de menor luminosidad. De igual

forma, *Osmorhiza depauperata* produce más tallos y ramificaciones en lugares con más luz, y más área foliar en lugares con menor luminosidad.

## Materiales y Métodos

### Elección de las Plantas

En el verano de 2008 se eligieron cinco agregados de un área de bosque que había sido aprovechada mediante el sistema de retención variable 5 años atrás (Figura 3.1.1). En cada agregado se eligieron tres situaciones, (1) dentro del agregado (RA), (2) retención dispersa con influencia de la retención agregada (BRA), y (3) retención dispersa (RD; Figura 3.1.2; Figura 3.1.3; Figura 3.1.4). Además, (4) se eligieron 5 sitios al azar dentro de un bosque primario (BP), de características similares a las que presentaba el sitio donde se aplicó el tratamiento forestal. En cada una de las situaciones (1 a 4) se eligieron cuatro plantas de cada especie. Aun cuando se intentó que las plantas fueran de tamaño similar, estas fueron más pequeñas en BP y RA que en RDA y RD (Tabla 3.1.1). El área basal se calculó midiendo la circunferencia de las plantas en donde las plantas eran los



**Figura 3.1.1 – Vista satelital de la Estancia Los Cerros. Se muestra el área cosechada (Retención Variable) y el bosque primario**

suficientemente pequeñas como para ser medidas por este método y en el caso que fueran muy grandes, como las plantas de *P. pratensis* en RD, se calculó impendiendo el diámetro mayor y menor y asumiendo que el área basal puede aproximarse a un óvalo.

Tabla 3.1.1 - Medias y desvíos estándar (DS) (n = 10) del área basal de plantas (cm<sup>2</sup>) de *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum*, y *Poa pratensis* creciendo en cuatro ambientes del bosque: BP: Bosque primario, RA: Retención agregada, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RD: Retención dispersa. Las letras minúsculas representan diferencias entre tratamientos con el Test de Tukey p<0,05. F(p) valor de F y su probabilidad para ANOVA simple entre los tratamientos.

Tratamiento	<i>O. depauperata</i>		<i>P. alpinum</i>		<i>P. pratensis</i>	
	media	DS	media	DS	media	DS
BP	15,81 a	6,91	58,16 a	51,84	83,75 a	10,35
RA	14,48 a	8,50	95,06 ab	50,65	73,25 a	30,38
BRA	34,02 b	32,74	92,62 ab	76,77	173,73 b	62,47
RD	37,36 b	25,23	145,49 b	74,55	460,52 c	57,27
F(p)	3,12 (0,037)		3,10 (0,038)		158,8 (<0,0001)	

En total se eligieron 80 plantas de cada especie (4 tratamientos x 5 repeticiones/tratamiento x 4 plantas/especie). Cada planta se protegió con una jaula de alambre hexagonal (diámetro x altura: 40 x 60 cm para las plantas de *P. alpinum* y *P. pratensis*, 40 x 80 cm para *O. depauperata* en el bosque intervenido, 20 x 40 cm para *P. alpinum* y *P. pratensis* y 40 x 60 cm para *O. depauperata* en el bosque primario) para impedir la herbivoría, dada la presencia de guanacos y de ganado vacuno en la zona. Algunas plantas se perdieron durante diciembre de 2008 debido a la desafortunada caída de árboles por el viento.

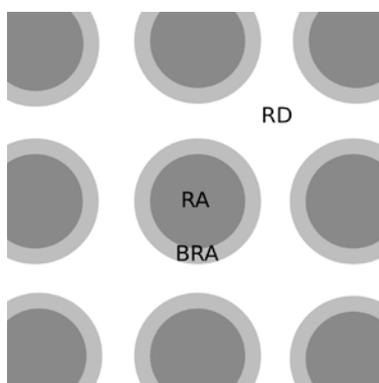


Figura 3.1.2 - Esquema de un bosque cosechado según la prescripción de retención variable. RA: Retención agregada, BRA: Retención dispersa con influencia de la retención agregada, RD: Retención dispersa

De cada grupo de cuatro plantas por sitio, dos plantas se eligieron al azar para las mediciones de biometría y las otras dos se destinaron al muestreo de micorrizas y de densidad de longitud de raíces.

### **Medición de la luz**

La luz incidente en cada situación (RA, BRA, RD, y BP) durante febrero de 2009 se midió en un día despejado en cada sitio, usando un ceptómetro (AccuPAR LP-80, Decagon Devices, Pullman, Michigan, USA) a la altura de cada planta. En dicho día se realizaron 30 determinaciones por tratamiento. Los resultados se expresaron como porcentaje de la luz total incidente fuera del bosque.

### **Demografía, crecimiento y fenología**

En las plantas de gramíneas ( $n = 10$ ) se midió la longitud de láminas verdes y secas, y de vainas verdes y secas, la altura y el área basal. Además, se contaron la cantidad de hojas, de macollas, y de inflorescencias. En *Osmorhiza depauperata* se contó la cantidad de tallos, de hojas, y de inflorescencias. Estos muestreos se hicieron mensualmente desde octubre 2008 hasta abril de 2009. Debido a que las plantas de cada lugar eran de distinto tamaño, se estandarizó el número de macollas/tallos por el área basal de la planta.

Para todas las especies se siguió su fenología en base a la macolla o el tallo elegido, es decir que consistió en un muestreo no destructivo. La fenología se dividió en la fases vegetativa, floración, fructificación y maduración.



**Figura 3.1.3 – Fotos de los distintos ambientes donde se realizaron los estudios a campo. Arriba: Bosque Primario. Abajo: Retención Agregada.**



**Figura 3.1.4 – Fotos de los distintos ambientes donde se realizaron los estudios a campo. Arriba: Retención Dispersa con Borde de Retención Agregada. Abajo: Retención Dispersa.**

## Análisis estadísticos

Los datos de porcentaje de irradiación se transformaron con  $w = \text{asin } \sqrt[2]{y}$  y se analizaron con ANOVA simple. Las medias se compararon con el test de Tukey ( $p < 0,05$ ) luego que el ANOVA resultase significativo. En todos los casos se reportan medias e intervalos retransformados.

La cantidad de hojas, y la longitud se transformaron con  $w = \ln(y + 1)$  (Zar 1996). Debido a que estos datos son medidas repetidas se utilizaron ANOVAS para medidas repetidas, mediante el uso de modelos lineales mixtos con el paquete nlme (Pinheiro y Bates 2000) del paquete estadístico R (R Core Team 2012). El mejor modelo se eligió usando el *Akaike Information Criteria* (AIC) de teoría de la información (Pinheiro y Bates 2000). El AIC se define por la siguiente fórmula:

$$\text{AIC} = n \log(\text{SC}_{\text{residual}}) + 2(p + 1) - n \log(n)$$

Siendo  $n$  el número de datos,  $\text{SC}_{\text{residual}}$  la suma de cuadrados residuales y  $p$  el número de parámetros. La primera parte de la definición de AIC es una medida de la bondad de ajuste. La segunda parte es una penalidad por el número de parámetros en el modelo. El AIC puede ser calculado para cada posible combinación de variables explicatorias, y el modelo con el menor AIC es elegido como el modelo más óptimo. El AIC solo sirve para comparar modelos que tienen la misma variable de respuesta.

Debido a que la varianza no fue homogénea entre los tratamientos y especies, la misma se modeló con la función *varIdent*. En esta clase de modelización de la varianza, a cada unidad de medición se le modela la varianza independientemente del resto. Para el número y longitud de hojas también se incluyó un componente cuadrático con respecto a la fecha, debido a que se encontró que la variable respuesta mostraba una curvatura con respecto a la fecha. En caso que se encontrase interacción entre especies y el resto de las variables, el ANOVA se descompuso en ANOVAs más simples.

## Resultados

### Intensidades lumínicas

Las intensidades lumínicas medidas fueron significativamente diferentes en cada situación ( $F_{3;189}=163,6$ ;  $p<0,0001$ ; Figura 3.1.5), y según el siguiente orden:  $RD>BRA>RA>BP$ .

### Demografía y Crecimiento de macollas y tallos

La cantidad de macollas por unidad de área basal varió según la especie, ambiente y mes ( $F_{30;494}=2,21$ ;  $p=0,0003$ ; Anexo Tabla A1). *Poa pratensis* produjo 94% más cantidad de macollos por área que *Phleum alpinum* en BP y RA y más tallos que *Osmorhiza depauperata* en todos los tratamientos (Figura 3.1.6). El número de macollas/cm<sup>2</sup> para *P. pratensis* y *P. alpinum* en BP y RA, de tallos/cm<sup>2</sup> por unidad de área basal para *O. depauperata* no cambió con el mes, al no ser significativamente diferente de 0 ( $F_{1;296}=2,16$ ;  $p=0,1427$ ; Anexo Tabla A1; Figura 3.1.6). El comportamiento de los macollos por área en RD y BRA fue diferente en *P. alpinum*;

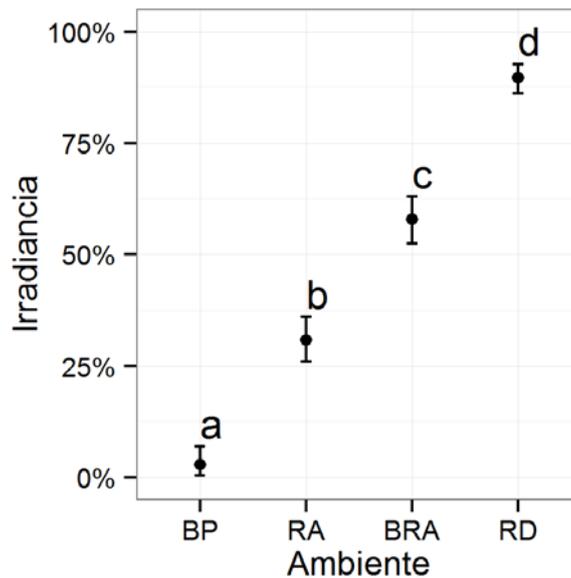


Figura 3.1.5 - Porcentaje de irradiación lumínica durante un día despejado de febrero de 2009, con respecto a la irradiación fuera del bosque, en los distintos ambientes. BP: Bosque primario, RA: Retención agregada, RD: Retención dispersa, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada. Cada símbolo es el promedio de  $n = 30$ . Las barras representan el intervalo de confianza del 95%. Letras diferentes indican diferencias significativas según el test de Tukey ( $p<0,05$ ).

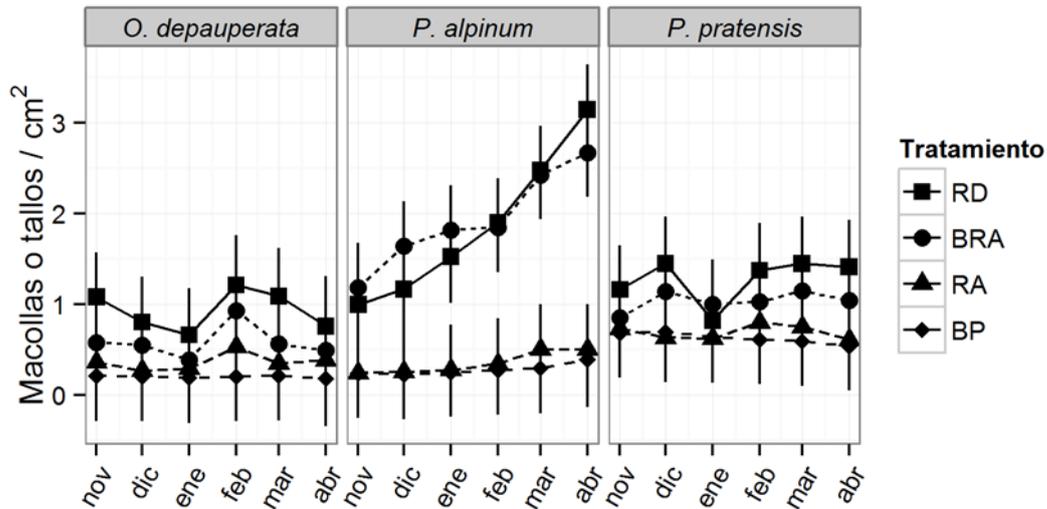


Figura 3.1.6 - Cantidad de tallos de *Osmorhiza depauperata* y de macollas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* por unidad de área basal ( $\text{cm}^2$ ) creciendo en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes desde noviembre de 2008 a abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. RD: Retención dispersa, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RA: Retención agregada, BP: Bosque primario. Cada símbolo es el promedio de  $n = 8-10$ . Las barras representan el intervalo de confianza del 95%.

en estos ambientes el número de macollos aumentó con la fecha a razón de  $0,01$  macollas  $\text{cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$  ( $F_{1;115}=23,84$ ;  $p < 0,0001$ ; Anexo Tabla A1; Anexo 2 Tabla A2.1).

### Cantidad de Hojas Verdes y Totales

La cantidad de hojas verdes varió según tratamiento y especie ( $F_{6;108}=2,48$ ;  $p=0,0277$ ; Anexo Tabla A1). En cada especie la cantidad de hojas verdes varió de forma diferente según el ambiente. Como resultado, se estudió la cantidad de hojas verdes para cada especie por separado. A pesar de estas diferencias todas las especies siguieron un mismo patrón temporal; la cantidad de hojas tuvo un pico entre diciembre y enero, y luego disminuyó hasta abril (Figura 3.1.7; Anexo 2 Tabla A2.2).

En *O. depauperata* la cantidad de hojas verdes no difirió significativamente entre tratamiento ( $F_{3;36}=0,606$ ;  $p=0,6154$ ; Anexo Tabla A1; Figura 3.1.7). En *P. alpinum* la cantidad de hojas verdes fue mayor ( $F_{3;36}=8,96$ ;  $p<0,0001$ ; Anexo Tabla A1) en promedio en RA y BP (4,02 y 4,21; respectivamente) que en RD y BRA (2,9 y 3,21; respectivamente; Figura 3.1.7). La cantidad de hojas verdes en *P. pratensis* fue mayor ( $F_{3;36}=4,35$ ;  $p=0,0102$ ; Anexo Tabla A1) en BP (2,80) que en BRA (2,50) y RD (2,24) y en estos dos ambientes fue mayor que en RA (2,17) (Figura 3.1.7).

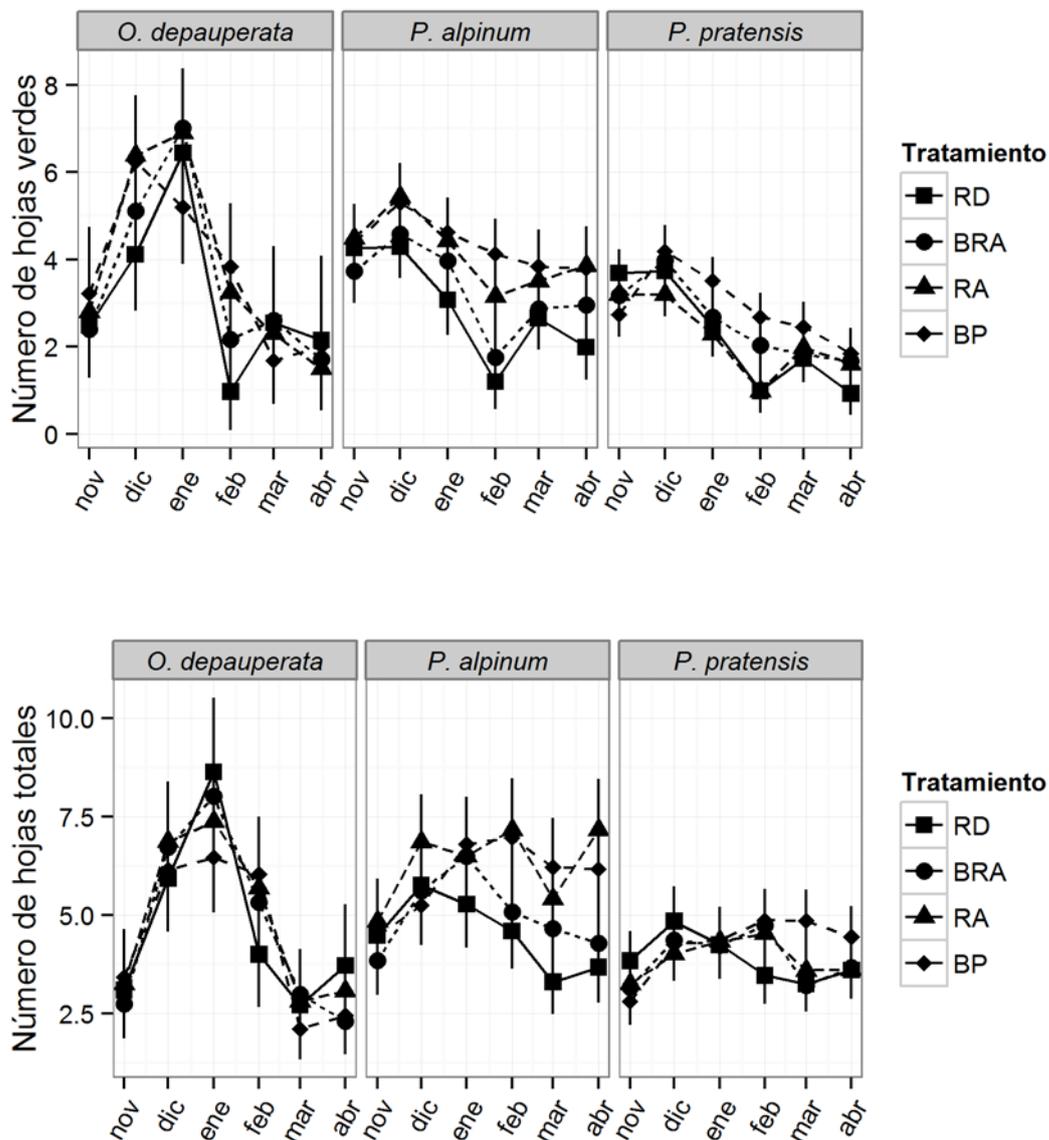


Figura 3.1.7 – Cantidad de hojas verdes y totales (verdes más secas) por tallo de *Osmorhiza depauperata*, y macolla de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes desde noviembre de 2008 a abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. RD: Retención dispersa, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RA: Retención agregada, BP: Bosque primario. Cada símbolo es el promedio de  $n = 8-10$ . Las barras representan el intervalo de confianza del 95%.

En la cantidad de hojas totales se encontró una interacción entre especie y tratamiento ( $F_{6,494}=2,21$ ;  $p=0,0473$ ; Anexo Tabla A1). En cada especie el efecto del ambiente fue diferente. Por esta razón se los analizó por separado.

En *O. depuperata* y en *P. pratensis* no se encontraron diferencias entre ambientes ( $F_{3,36}=0,13$ ;  $p=0,9359$  y  $F_{3,36}=0,777$ ;  $p=0,5145$  respectivamente). La cantidad de hojas totales aumentó con las fechas desde noviembre, llegó a su máximo en enero y luego disminuyó en los meses siguientes ( $F_{1,172}=73,935$ ;  $p<0,0001$ ; Figura 3.1.7). En *P. alpinum* el número de hojas totales difirió según el ambiente ( $F_{3,36}=6,85$ ;  $p=0,0009$ ). Dicho número fue significativamente mayor en BP (5,60) y RA (5,80) que en BRA (4,62) y RD (4,27). Al igual que en las otras especies la cantidad de hojas totales fue mayor al principio del verano y luego disminuyó.

### **Largo de Hojas Verdes y Totales**

El largo de hojas verdes varió según la fecha dependiendo de la especie ( $F_{10,494}=11,97$ ;  $p<0,0001$ ) y el ambiente ( $F_{15,494}=2,3$ ;  $p=0,0035$ ; Anexo Tabla A1; Anexo 2 Tabla A2.1; Figura 3.1.8). No se encontró interacción entre especies y tratamientos ( $F_{6,108}=0,72$ ,  $p=0,6305$ ). El largo de hojas verdes fue mayor en *O. depauperata* ( $44,35 \pm 0,32$  cm) que en *P. alpinum* ( $20,44 \pm 0,32$  cm) y *P. pratensis* ( $25,44 \pm 0,32$  cm; Figura 3.1.8). El ambiente con mayor largo de hoja verde fue BP ( $43,81 \pm 0,47$  cm). Los valores en dicho bosque fueron mayores que aquellos en RA ( $24,47 \pm 0,47$  cm), BRA ( $26,74 \pm 0,47$  cm) y RD ( $22,97 \pm 0,47$  cm).

El largo de hoja total dependió del tratamiento ( $F_{3,108}=8,3$ ;  $p=0,0001$ ; Anexo Tabla A1) y de la interacción entre especie y mes ( $F_{10,494}=21,73$ ;  $p<0,0001$ ; Figura 3.1.8; Anexo Tabla A1). No se encontró interacción entre especie y tratamiento

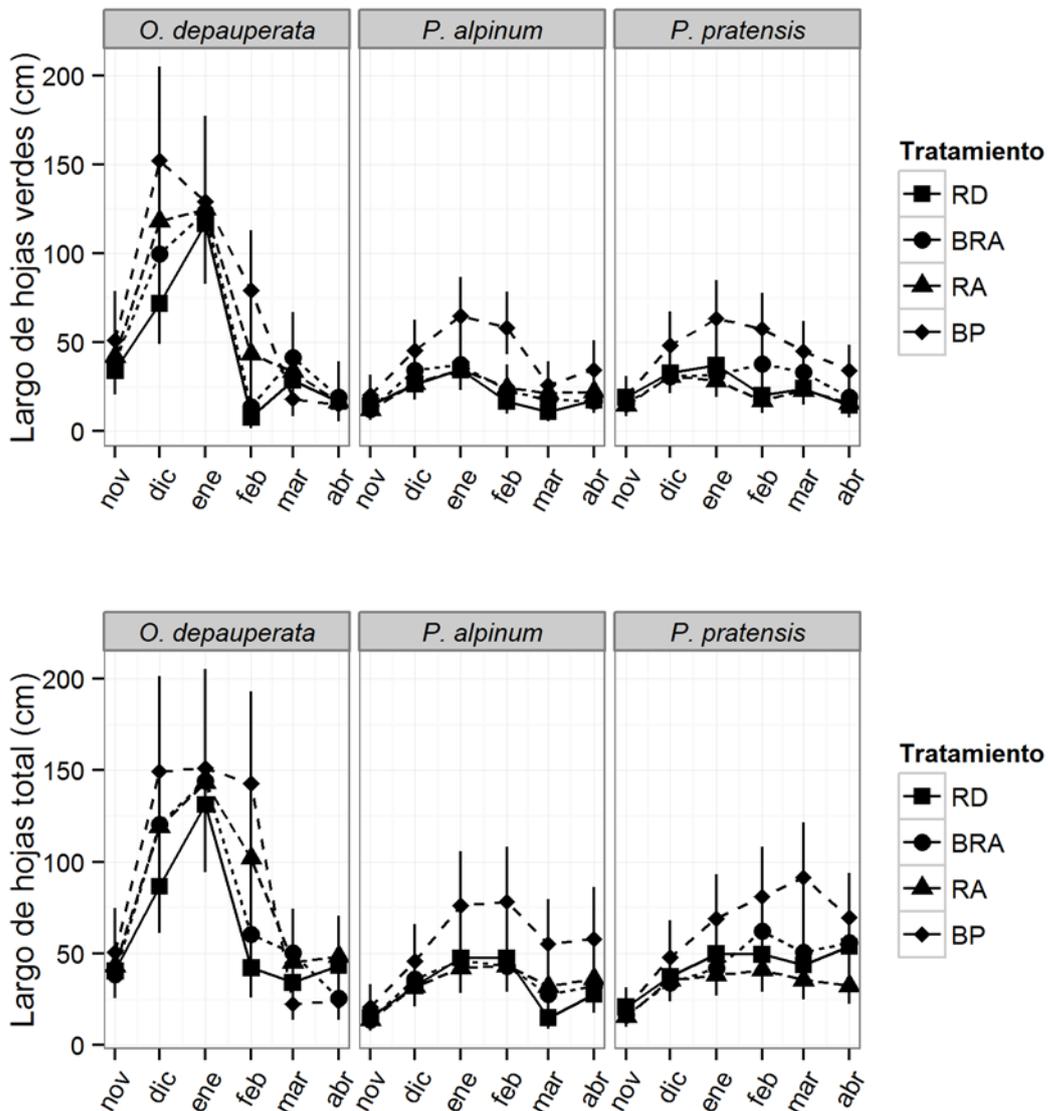


Figura 3.1.8 - Largo de láminas verdes y totales (verdes más secas) por tallo de *Osmorhiza depauperata*, y macolla de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes desde noviembre de 2008 a abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. RD: Retención dispersa, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RA: Retención agregada, BP: Bosque primario. Cada símbolo es el promedio de  $n = 8-10$ . Las barras representan el intervalo de confianza del 95%.

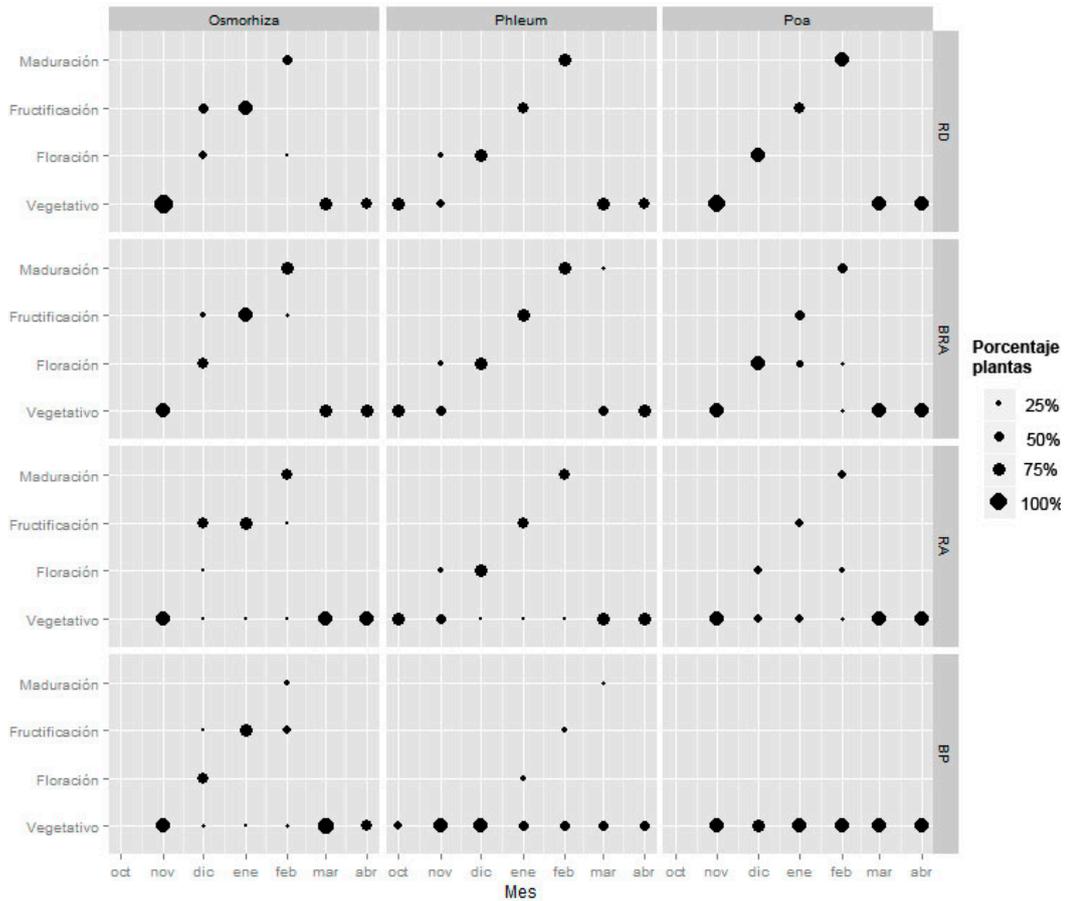


Figura 3.1.9 – Fenología por tallo de *Osmorhiza depauperata*, y macolla de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes desde octubre de 2008 a abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. RD: Retención dispersa, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RA: Retención agregada, BP: Bosque primario. El tamaño del símbolo es proporcional al número de tallos o macollas en dicho estado fenológico.

( $F_{6;108}=1,21$ ;  $p=0,3063$ ; Anexo Tabla A1). La interacción entre especie y mes se debió a que el pico del largo de hoja total fue mayor en *O. depauperata* que en las gramíneas (Figura 3.1.8). El largo de hoja total fue significativamente mayor en *O. depauperata* ( $65,28 \pm 0,11$  cm) que en *P. pratensis* ( $40,17 \pm 0,27$  cm), y ambos fueron significativamente mayores que en *P. alpinum* ( $27,72 \pm 0,32$  cm). En BP ( $55,13 \pm 0,28$  cm) fue significativamente mayor que en RA ( $38,30 \pm 0,76$  cm), BRA ( $39,47 \pm 0,53$  cm) y RD ( $36,56 \pm 0,57$  cm).

### Fenología

Las especies se comportaron en forma diferente según el ambiente. En general la floración disminuyó con la luz en todas las especies. *O. depauperata* floreció, fructificó y maduró en todos los ambientes, pero en RA lo hizo el 90% de

los tallos y en BP el 80%. En las gramíneas, *P. alpinum* y *P. pratensis*, se encontró una disminución mayor de la floración a medida que disminuyó la radiación. En RA el 90% de macollas de *P. alpinum* y el 80% de macollas de *P. pratensis* pasaron a la etapa reproductiva. En BP solo floreció y fructificó un 30% o 0% de las macollas de *P. alpinum* o *P. pratensis*, respectivamente (Figura 3.1.9). Una vez que los frutos de cada tallo o macolla maduraban, éstos fenecían.

## **Discusión**

La intensidad de luz en cada tratamiento está relacionada con la intervención forestal realizada. En los bosques primarios la radiación es menor al tener un alto porcentaje de cobertura de copas, mientras que en los bosques intervenidos la radiación es mayor (Martínez-Pastur *et al.* 2007; 2011).

Los resultados de *O. depauperata* apoyan la hipótesis planteada, a mayor irradiación mayor número de tallos. La cantidad de tallos en *O. depauperata* fue mayor con mayor irradiación. En RD, la especie presentó 495% más tallos que en BP (el ambiente con menor número de tallos), 275% más que en RA y 170% más que en BRA (Figura 3.1.6). No se halló un cambio significativo en el número de tallos durante el período de medición. Esto se debe probablemente a que el número de yemas del rizoma que inician el crecimiento cada temporada es definido en la temporada anterior (Werger y Huber 2006).

Para las especies de gramíneas los resultados encontrados para la cantidad de macollas por área coinciden parcialmente con los resultados de otros trabajos, en los que también se observó más densidad de macollas a mayor irradiación (Kays y Harper 1974; Deregibus *et al.* 1983; Casal 1988; Bahmani *et al.* 2000). Esto puede ser debido a diferencias en la cantidad de yemas axilares o en el desarrollo de las mismas en macollas hijas en sitios con mayor irradiación que en aquellos con menor luminosidad. El sombreado y/o la disminución de la relación rojo/rojo lejano inhiben el desarrollo de las yemas axilares (Bahmani *et al.* 2000; Bahmani y Varlet Grancher 2000).

Las diferencias entre la cantidad de macollas y el crecimiento entre *P. alpinum* y *P. pratensis* (Figura 3.1.6) podrían deberse a varias razones. Una de ellas

es que la densidad de macollas en *P. pratensis* esté en su óptimo para cada irradiación. Además, *P. pratensis* destina metabolitos al desarrollo de rizomas produciendo macollas en áreas relativamente lejanas a la planta original (Nyahoza *et al.* 1973; Craine *et al.* 2002). *Phleum alpinum*, sin embargo, a veces produce rizomas cortos (Moore 1983), aunque en el campo no se apreció formación de rizomas en *P. alpinum*. Esta diferencia en hábitos de crecimiento podría contribuir a explicar las diferencias encontradas entre las especies.

El número de hojas verdes fue similar en todas las especies. Sin embargo, se encontraron diferencias en las respuestas de las especies bajo los distintos tratamientos. En *O. depauperata* no se encontraron diferencias significativas en la cantidad de hojas verdes o totales en los distintos tratamientos. Este resultado coincide con lo encontrado en un estudio de invernáculo para esta misma especie expuesta a tres niveles diferentes de irradiación (Selzer *et al.* 2013). Posibles explicaciones podrían incluir restricciones debidas a la preformación de los órganos o tamaño invariable del meristema.

En las plantas de *P. alpinum* la cantidad de hojas verdes fue 34% mayor en ambientes con baja (BP y RA) que con alta irradiación (RD y BRA). En *P. pratensis* sólo las plantas en BP produjeron 18% más hojas verdes que las plantas en BRA y RD, y 29% más que aquellas en RA (Figura 3.1.7). Esto no coincide con lo encontrado por Deregibus *et al.* (1983) en *Lolium perenne* L.: las plantas produjeron más hojas en condiciones de una alta relación rojo/rojo lejano. Otros autores también encontraron que las plantas en condiciones de sombreado produjeron menos hojas que las plantas a plena luz (Ryle 1967; Birch *et al.* 1998; Bahmani *et al.* 2000). La variación en resultados se podría deber a diferencias en la longevidad de las hojas según el ambiente. En otras especies la longevidad de las hojas está relacionada con la capacidad fotosintética, la cual es proporcional a la luz (Vincent 2006). Sin embargo, es probable que las respuestas observadas estén más relacionadas con el stress oxidativo y foto-inhibición en condiciones de alta luminosidad que con la capacidad fotosintética *per se* (Munné-Bosch y Alegre 2002). En sistemas forestales de corta de protección de Patagonia sur en bajo un 30% de cobertura de copas el promedio de flujo de fotones fotosintéticamente activos es de 1901 (Caldentey *et al.* 2008). Por lo que la mayor cantidad de hojas verdes en los tratamientos de menor

irradiación (BP, RA) se podría deber a una mayor longevidad foliar. Además, las plantas fuera del bosque alcanzaron la madurez mayormente en febrero, mientras que las plantas dentro del bosque no llegaron a la madurez en la mayoría de los casos (Figura 3.1.9). Es probable que el período de producción de hojas haya sido mayor dentro del bosque que fuera del mismo.

La cantidad de hojas totales siguió un patrón de variación similar al de la cantidad de hojas verdes. La principal razón de la curvatura de la recta es que las hojas secas viejas no quedaron unidas a la planta por toda la temporada (Figura 3.1.7). La curvatura fue más notable en *P. alpinum* y *P. pratensis* debido a que las hojas verdes se secaron más rápido en RD y BRA que en BP y RA. Quizá a causa de la mayor radiación en los primeros o la acción del viento.

El largo de hojas está relacionado con el área foliar (Busso *et al.* 1989). El aumento de área foliar es una de las aclimataciones más comunes que se encuentra en las plantas ante la disminución de la irradiación (Dale y Causton 1992a; Monaco y Briske 2000; Monaco y Briske 2001). Estos resultados son similares a los encontrados en plantas creciendo en altas densidades, en ambientes suplementados con rojo lejano o bajo sombra (Deregibus *et al.* 1983; Casal 1988; Beard 1997; Monaco y Briske 2000; Monaco y Briske 2001). Sin embargo, solo se encontraron diferencias de 77% entre BP y el resto de los ambientes (Figura 3.1.8), en los cuales la irradiación había disminuido 35% desde RD a BRA, 36% de BRA a RA y 30% de RA a BP. La baja irradiación en BP (4%) puede haber provocado una respuesta un poco exagerada. Además, mucha de las macollas no pasaron de la etapa vegetativa en BP (Figura 3.1.9), lo que contribuye a explicar la mayor longitud foliar en este tratamiento ya que las hojas se continuaron elongando por más tiempo.

*Osmorhiza depauperata* produjo 74% mayor longitud de hojas verdes que *P. pratensis*, y esta especie produjo 24% mayor longitud de hojas verdes que *P. alpinum*. La diferencia observada puede deberse a diferencias en la anatomía de las hojas. *O. depauperata* tiene hojas bipinadas con 3-5 folíolos, mientras que las especies de gramíneas tienen hojas simples (Moore 1983).

Mientras *Osmorhiza depauperata* pudo florecer y fructificar en todos los ambientes, *P. alpinum* y *P. pratensis* no pudieron hacerlo (Figura 3.1.8). La respuesta

de *O. depauperata* es debido a que esta especie se encuentra adaptada a las condiciones de baja luminosidad del bosque (Moore 1983). Otras especies adaptadas a la sombra muestran una respuesta similar (Barden 1987). En otras gramíneas también se ha encontrado una disminución en la floración en respuesta a la disminución de la intensidad lumínica (Ryle 1967; Gautier *et al.* 1999; Bahmani *et al.* 2000). Sin embargo, Casal (1985) encontró lo contrario, un aumento en la floración, en *Lolium multiflorum* L.

## **Conclusión**

Los resultados apoyan la hipótesis que las plantas producen más macollas y tallos en los ambientes más luminosos y mayor área foliar en los ambientes con menos luminosidad.

*Osmorhiza depauperata* parece estar adaptada a ambientes con baja irradiación solar como BP, ya que pudo fructificar en él. En cambio, *P. alpinum* y *P. pratensis* no parecen estar adaptadas para estos ambientes, hecho que se evidencia por su bajo éxito reproductivo en BP. Por otro lado, las especies de gramíneas parecen estar mejor adaptadas a ambientes de mayor irradiación (BRA y RD), ya que en estos casos el número de fitómeros fue mayor en estas especies que en *O. depauperata*. A pesar de estas diferencias, todas las especies mostraron respuestas de aclimatación a los diferentes ambientes. El mecanismo por el cual se aclimataron fue modificando el largo de las hojas y por consiguiente su área foliar, aumentándola en los ambientes con menor irradiación (BP y RA) en relación a los de mayor irradiación (BRA y RD). A su vez disminuyeron el macollaje o la cantidad de tallos que se desarrollaron a partir del órgano de almacenamiento subterráneo en los ambientes con menor irradiación.

# **Biomasa y reproducción de *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis***

## **Introducción**

La biomasa de las plantas es producida a través de la fotosíntesis, la cual es afectada directamente por la luz (Givnish 1988). Su producción depende de varios factores: entre los más importantes, el área foliar, la radiación solar, la humedad y la disponibilidad de nutrientes. De todos estos factores el área foliar está bajo control directo de las plantas, por ejemplo: aumentan la proporción de biomasa destinada a las hojas disminuyendo la biomasa destinada a las raíces, o producen hojas más grandes pero más delgadas aumentando el área foliar específica (Poorter y Nagel 2000; Evans y Poorter 2001). Estos cambios les permiten a las plantas mantener una tasa de fotosíntesis por unidad de biomasa foliar similar en diferentes condiciones de disponibilidad de luz (Evans y Poorter 2001). Además, pueden modificar ciertos aspectos del aparato fotosintético, como pigmentos y proteínas fotosintéticas (Evans 2004). Sin embargo, en algunos experimentos el mayor crecimiento en algunas especies se a intensidades intermedias luz (Tani *et al.* 2001; Selzer *et al.* 2013)

La cantidad de inflorescencias también es afectada por los mismos factores que afectan a la producción de biomasa. Además de producir una disminución en la producción de biomasa, también se disminuye la cantidad de meristemas que son capaces de diferenciarse desde el estado vegetativo al reproductivo (Ryle 1967; Kays y Harper 1974; Kaseperbauer y Karlen 1986; Larcher 2003). Varios autores han encontrado que en gramíneas la cantidad de inflorescencias y el crecimiento fueron afectados por la intensidad de luz (Ryle 1967; Gautier *et al.* 1999; Bahmani y Varlet Grancher 2000; Peri *et al.* 2007). Resultados similares se han encontrado en especies de dicotiledóneas herbáceas (Mitchell y Woodward 1988; Dale y Causton 1992b; Duchoslav 2009).

Muchos estudios han relacionado el tamaño de la plantas con el esfuerzo reproductivo (Bazzaz *et al.* 2000; Obeso 2002). En estos trabajos se encontró que el tamaño de planta es el principal determinante del esfuerzo reproductivo. Pocos trabajos han intentado relacionar la disponibilidad de luz con el esfuerzo

reproductivo. Más aún, estos trabajos se han limitado a usar especies anuales (Sultan y Bazzaz 1993; Reekie 1998; Bazzaz *et al.* 2000; Bonser y Aarssen 2003; Cheplick 2006; Weiner *et al.* 2009). En la mayoría de estos estudios se ha encontrado que las plantas no difieren en la proporción de dicho esfuerzo con los diferentes niveles luz. Dado que las especies estudiadas son perennes (Moore 1983) es interesante conocer la respuesta de estas especies, en relación a su esfuerzo reproductivo, en condiciones cambiantes de disponibilidad de luz.

La hipótesis de trabajo es que la biomasa y producción de inflorescencias es influenciada positivamente por el incremento en la disponibilidad de luz. Así mismo la proporción del esfuerzo reproductivo no se modifica con el ambiente. Los objetivos de este estudio fueron determinar: 1) la biomasa de las plantas en cada ambiente, 2) la cantidad de inflorescencias en cada ambiente, 3) el número de inflorescencias relativo al tamaño de la planta.

## **Materiales y Métodos**

Se cosechó la biomasa aérea de las plantas medidas en la sección anterior mediante una corta a 3 cm del suelo al final de la temporada de crecimiento (abril). La biomasa se secó en estufa hasta peso constante y se pesó con una precisión de 0,01 g. También se contó la cantidad de inflorescencias (espigas en *P. alpinum*, panojas laxas en *P. pratensis*, y umbelas en *O. depauperata*). Dado que en algunos casos las plantas de *P. pratensis* ocupaban una gran área se cortó la biomasa contenida en un cuadrado de 10 cm de lado en el centro de la planta, y se midió la circunferencia de las plantas en la base de *P. alpinum* y *O. depauperata* utilizando una cinta métrica. Luego se estandarizó la biomasa y la cantidad de inflorescencias en relación del área para eliminar el efecto del tamaño de la planta.

## Análisis estadístico

Los datos de biomasa y cantidad de inflorescencias fueron transformados con  $\log(x + 1)$  y  $\sqrt[2]{x + \frac{3}{8}}$  respectivamente, para cumplir con los supuestos de homocedasticidad y normalidad (Zar 1996). Luego se analizaron con ANOVA bifactoriales con tratamiento y especie como factores (4 tratamientos x 3 especies). Debido a que se encontraron interacciones significativas entre los factores se procedió a realizar ANOVA simples para cada factor. Las medias se compararon con la prueba de Tukey ( $p < 0,05$ ). Además se comparó la relación entre la cantidad de inflorescencias y el tamaño de la planta. Para esto se usó ANCOVA empleando la cantidad de inflorescencias como variable dependiente, la biomasa como covariable, y especie y ambientes como variables independientes. Ambas variables numéricas se transformaron usando  $\log(x + 1)$  (Zar 1996).

## Resultados

La biomasa al final de la temporada de crecimiento varió conjuntamente con las especies y el tratamiento ( $F_{6,95} = 2,81$ ;  $p = 0,0148$ ; Anexo Tabla A2). En *O. depauperata* la biomasa fue significativamente mayor en RD y BRA que en BP y RA (Figura 3.2.1). En *P. alpinum* la biomasa aumentó gradualmente desde BP hasta RD

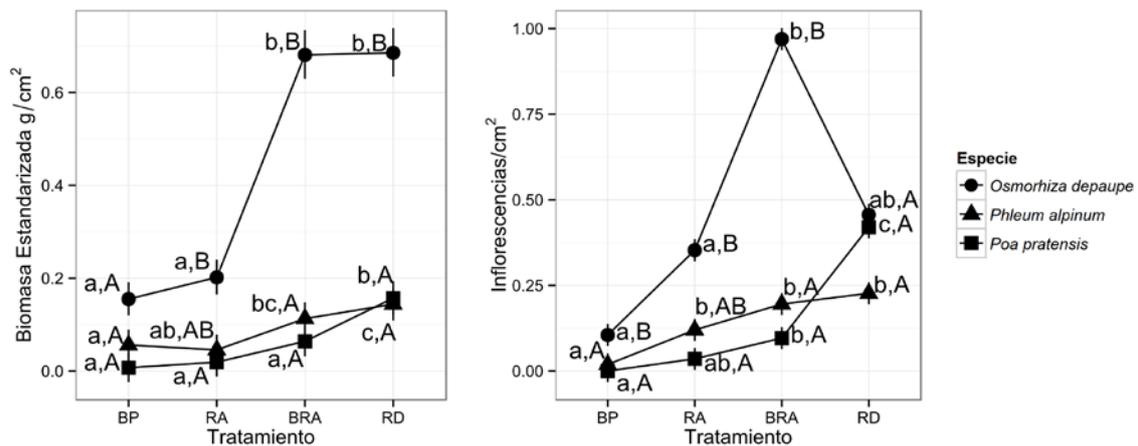


Figura 0.1 - Biomasa aérea estandarizada (a) e inflorescencias estandarizadas (b) por área basal (cm<sup>2</sup>) de plantas de *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* al final de la temporada de crecimiento en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes en abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. BP: Bosque primario, RA: Retención agregada, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RD: Retención dispersa. Las letras minúsculas representan diferencias entre tratamientos, las letras mayúsculas diferentes representan diferencias significativas entre especies; ambos con el Test de Tukey  $p < 0,05$ . Cada símbolo representa el promedio de  $n = 8-10$ . Las barras de error representan un error estándar.

con valores intermedios en RA y BRA. En cambio, en *P. pratensis* la biomasa fue significativamente mayor en RD que en BP, RA y BRA. En BP no se encontraron diferencias significativas entre especies. En RA la biomasa de *O. depauperata* fue mayor que la de *P. pratensis*, siendo la de *P. alpinum* intermedia. En los ambientes restantes, BRA y RD, la biomasa de *O. depauperata* fue significativamente mayor que la de las especies gramíneas (Figura 3.2.1).

La cantidad de inflorescencias estandarizadas varió conjuntamente con la especie y el tratamiento ( $F_{6,85} = 5,84$ ;  $p < 0,0001$ ; Anexo Tabla A2). En *O. depauperata* la cantidad de inflorescencias fue significativamente mayor en BRA que en BP y RA, con valores intermedios en RD (Figura 3.2.1). En *P. alpinum* el número de inflorescencias fue mayor en RA, BRA y RD que en BP. En *P. pratensis* la cantidad de inflorescencias fue significativamente mayor en RD que en el resto de los ambientes, en BRA fue mayor que en BP, y en RA fue intermedio a estos dos (Figura 3.2.1). La cantidad de inflorescencias de *O. depauperata* fue mayor que la de *P. alpinum* y *P. pratensis* en BP y BRA. En RA la cantidad de inflorescencias fue mayor en *O.*

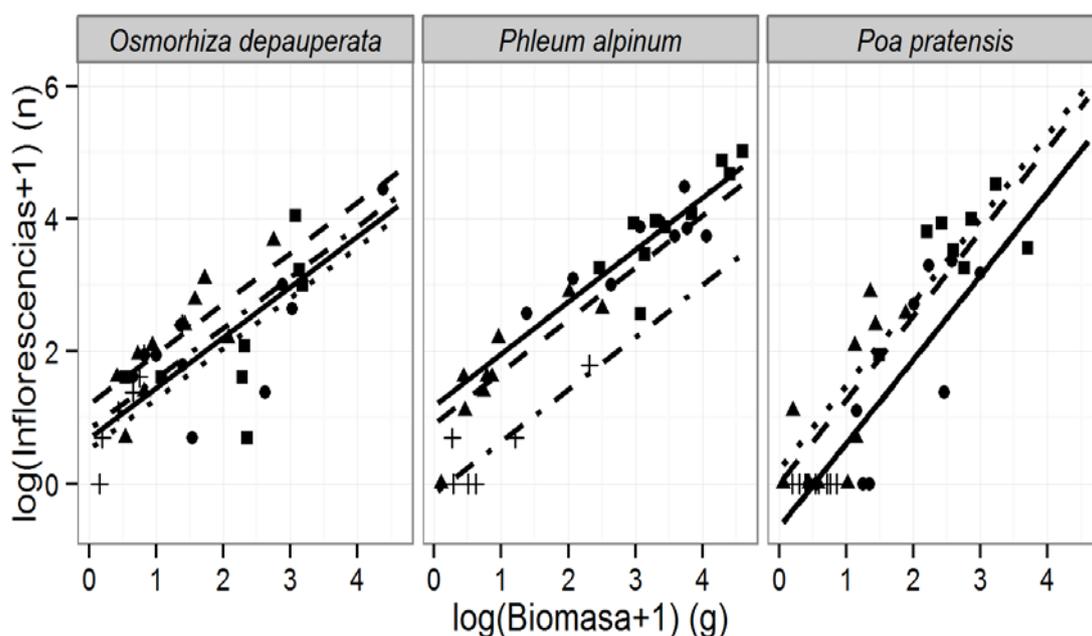


Figura 0.2 - Regresión lineal de la cantidad de inflorescencias vs biomasa de plantas de *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* al final de la temporada de crecimiento en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes en abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal: Bosque primario = cruces y líneas con rayas y puntos, Retención Agregada = triángulos y líneas con rayas, Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada = puntos y líneas continuas, Retención Dispersa = cuadrados y líneas punteadas

*depauperata* que en *P. pratensis*, e intermedia en *P. alpinum*. En RD no se encontraron diferencias entre las especies.

El esfuerzo reproductivo varió conjuntamente con la especie ( $F_{2;83} = 13,58$ ;  $p < 0,0001$ ; Tabla 3.2.1). En todas las especies el número de inflorescencias aumentó con el peso de la biomasa (Figura 3.2.2), aunque el aumento fue de diferente magnitud en cada especie ( $F_{2;83} = 13,58$ ;  $p < 0,0001$ ; Tabla 3.2.1). En *P. pratensis* el aumento fue mayor que en las otras dos especies. No se encontró que el aumento de inflorescencias cambiase según el tratamiento en ninguna de las especies ( $p > 0,25$ ). No se encontraron diferencias significativas entre ambientes en *O. depauperata* ( $F_{3;27} = 1,56$ ;  $p = 0,222$ ) y en *P. pratensis* ( $F_{2;22} = 2,91$ ;  $p = 0,0758$ ). En *P. alpinum* si se encontraron diferencias significativas entre tratamientos ( $F_{3;26} = 10,108$ ;  $p = 0,0001$ ). En BP tuvieron un tamaño mínimo de reproducción, menor que en los otros ambientes (Tabla 3.2.1).

**Tabla 0.1 - Coeficientes de la regresión lineal entre  $\log(n \text{ inflorescencias} + 1)$  vs  $\log(\text{biomasa aérea} + 1)$  de *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum*, y *Poa pratensis* al final de la temporada de crecimiento en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes en abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. BP: Bosque primario, RA: Retención agregada, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RD: Retención dispersa. Las letras minúsculas representan diferencias entre tratamientos, las letras mayúsculas diferentes representan diferencias significativas entre especies; ambos con el Test de Tukey  $p < 0,05$ .**

Ambiente	Ordenada al origen número de inflorescencias + desvío estándar	Pendiente inflorescencias/g biomasa media + desvío estándar	R <sup>2</sup> Ajustado
<i>Osmorhiza depauperata</i>			
BRA	0,6817 a 0,334		
RA	1,1922 a 0,3111		
RD	0,5178 a 0,3186	0,7635 A 0,1316	0,54
BP	0,824 a 0,373		
<i>Phleum alpinum</i>			
BRA	1,1674 b 0,3187		
RA	0,8975 b 0,2741		
RD	1,1748 b 0,1917	0,7868 A 0,0939	0,93
BP	-0,1534 a 0,2977		
<i>Poa pratensis</i>			
BRA	-0,6483 a 0,3846		
RA	0,0026 a 0,3393		
RD	0,2067 a 0,371	1,2642 B 0,1866	0,82
BP	-0,6572 a 0,3778		

## Discusión

Las primeras hipótesis fueron apoyadas por los datos. La biomasa aumentó en todas las especies al aumentar la irradiación (Figura 3.2.1). El aumento en el ambiente con mayor irradiación (RD) comparado con el de menor irradiación (BP) fue de 235% en *O. depauperata*, 123% en *P. alpinum* y 2095% en *P. pratensis*. Estos resultados coinciden con los hallados en otros trabajos en donde la biomasa también aumentó al aumentar la irradiación (Dale y Causton 1992a; Eickmeier y Schussler 1994; Cruz 1997; Guglielmini y Satorre 2002; Rünk y Zobel 2006; Peri *et al.* 2007; Baruch 2007; Aikio *et al.* 2009; Sharma y Raghubanshi 2010; Bruna y de Andrade 2011). Sin embargo, los resultados encontrados para *O. depauperata* no coinciden con los encontrados para un estudio en condiciones controladas de invernáculo para esta misma especie (Selzer *et al.* 2013); en este estudio se determinó que los mayores valores de biomasa aérea se encontraron en condiciones de irradiación intermedia (26% de la irradiación total). Es importante recalcar que las plantas en ese trabajo se siguieron por solo una temporada de crecimiento por lo que pueden no haber tenido tiempo para aclimatarse completamente a las condiciones de disponibilidad de luz (Werger y Huber 2006), mientras que las plantas en el campo estuvieron expuestas a las condiciones de irradiación durante al menos dos temporadas de crecimiento. Es común que las plantas produzcan más biomasa en condiciones de mayor irradiación, ya que el desarrollo de las yemas axilares, la ramificación, y el macollaje son estimulados (Davis y Simmons 1994; Gautier *et al.* 1999; Monaco y Briske 2001; Bonser y Aarssen 2003; Lambers *et al.* 2008). Además, se estimula la tasa de fotosíntesis neta (Evans y Poorter 2001; Evans 2004).

*Osmorhiza depauperata* tuvo en promedio un 477% más de biomasa por cm<sup>2</sup> que *P. alpinum* y *P. pratensis*. Las diferencias entre especies podrían deberse a diferencias en el hábito de crecimiento, ya que *O. depauperata* crece más puntualmente pero sin expandirse lateralmente. Aunque desarrolla reproducción asexual por rizomas, en general las nuevas plantas crecen al lado de la planta madre. *Phleum alpinum* y *P. pratensis*, al ser gramíneas, tienen el macollaje como la principal forma de crecimiento (Murphy y Briske 1992; Briske y Derner 1998). De modo que el área basal de las gramíneas puede expandirse más rápidamente que en *O. depauperata* dando por resultado que la biomasa esté distribuida en una mayor

superficie y por lo tanto disminuyendo la densidad de biomasa. En el caso de *P. pratensis* esta respuesta aumenta más debido a que posee rizomas que pueden explorar una superficie mayor (Nyahoza *et al.* 1973). En *Cynodon dactylon* (L.) Pers., una especie gramínea productora de rizomas y estolones, se encontró que la densidad de biomasa disminuyó a medida que aumentó el tamaño del parche ocupado por la planta (Guglielmini y Satorre 2002).

La cantidad de inflorescencias en general siguió el mismo modo de variación que la biomasa: aumentó con la irradiación (Figura 3.2.1). Resultados similares fueron encontrados en otros trabajos, tanto en especies de hierbas naturales del sotobosque (Dale y Causton 1992b; Baeten *et al.* 2010) como en gramíneas en condiciones controladas de invernáculo (Leishman *et al.* 1999; Bahmani y Varlet Grancher 2000). El análisis de regresión entre la cantidad de inflorescencias y la biomasa reveló que la proporción de inflorescencias no varió según el ambiente (Figura 3.2.2). Es decir, que el aumento en la cantidad de inflorescencias se debió al aumento del tamaño de las plantas y las plantas más grandes no invirtieron proporcionalmente mayores recursos en estructuras reproductivas que las plantas más chicas (Tabla 3.2.1). *P. pratensis* produjo más inflorescencias en relación al tamaño de planta que *P. alpinum* y *O. depauperata* (Figura 3.2.2; Tabla 3.2.1).

Estos resultados apoyan parcialmente la hipótesis que las plantas modifican su esfuerzo reproductivo según el ambiente. Solo *P. alpinum* modificó el tamaño mínimo de reproducción en BP. Es esperable que el esfuerzo reproductivo varíe según la humedad del suelo, la disponibilidad de nutrientes y la luz (Méndez y Obeso 1993; Bazzaz *et al.* 2000). En *Agropyron repens* (L.) Beauv. se encontró que el 50% del aumento en estructuras reproductivas se debió al aumento del tamaño de la planta, mientras que el otro 50% se debía al aumento de la proporción de recursos destinados a esas estructuras (Reekie y Bazzaz 1987). Sin embargo, varios estudios han tomado en cuenta que las plantas más grandes tienen más meristemas disponibles para entrar en estado reproductivo, y por lo tanto el cambio en las estructuras reproductivas es alométrico. En estos estudios se ha encontrado que el tamaño es más importante para el aumento en la cantidad de estructuras reproductivas y que el cambio en la proporción de recursos destinados a reproducción, el cual solo contribuye mínimamente (ver Bazzaz *et al.* 2000).

## **Conclusión**

Todas las especies produjeron mayor biomasa por unidad de área a medida que aumentó la irradiación. La biomasa por unidad de área de las especies estuvo inversamente relacionado con el tamaño del área basal, fue mayor en *O. depauperata* que en *P. alpinum* y *P. pratensis*. La cantidad de inflorescencias siguió la misma tendencia que la biomasa y no se encontraron cambios debidos al ambiente en la proporción de inflorescencias por unidad de biomasa excepto en *P. alpinum*. En *P. pratensis* la proporción de inflorescencias por unidad de biomasa fue mayor que en *O. depauperata* y *P. alpinum*.

## 3.2. Densidad de Longitud de Raíces

### Introducción

Las raíces de las plantas constituyen un órgano esencial para la adquisición de agua y nutrientes (Larcher 2003). La ocupación del suelo, de gran importancia para la explotación de los nutrientes, depende de características tales como la longitud de las raíces (Busso & Bolletta 2007). La densidad de longitud de raíces constituye un parámetro muy preciso para estimar el patrón espacial de adquisición de agua y nutrientes (Yoder *et al.* 1995), debido a que las raíces finas ( $\leq 2$  mm de diámetro) son las más activas en la adquisición de los mismos (Jackson *et al.* 1997). Sin embargo, son éstas las que menos contribuyen al peso de la biomasa radical (Jackson *et al.* 1997), por lo que solo estimar la biomasa radical constituye un parámetro de menor calidad que la densidad de raíces. Por otro lado, la biomasa de las raíces gruesas cambia poco durante la temporada de crecimiento, pero la biomasa de las raíces finas cambia marcadamente debido a su continuo crecimiento y mortalidad (Vogt *et al.* 1996; Cheng *et al.* 2006). Es por esto, que los patrones de recambio en estas raíces pueden estar relacionados con la asignación de carbono a los órganos subterráneos (Cheng *et al.* 2006).

En la mayoría de las especies, la proporción de raíces aumenta con la disponibilidad lumínica (Givnish 1988; McConnaughay y Coleman 1999; Meekins y McCarthy 2000; Elemans 2004; Toledo-Aceves y Swaine 2008; Bruna y de Andrade 2011). Esto ha sido atribuido principalmente al aumento de transpiración en plantas expuestas al sol (Poorter y Nagel 2000; Schulze *et al.* 2005). Por otro lado, el aumento la relación rojo lejano:rojo produce la inhibición del crecimiento de las raíces (Kasperbauer y Karlen 1986). Además, disminución de fotosintatos producida por el sombreado provoca que una mayor parte de ellos sean absorbidos por el tallo (Minchin *et al.* 1994). La proliferación de raíces, la adquisición activa de nutrientes del suelo y las simbiosis micorrízicas consumen energía, la cual proviene en última instancia de los órganos fotosintéticos (Cui y Caldwell 1997). Por lo tanto, las limitaciones de la disponibilidad de luz debida al sombreado puede reducir la densidad de longitud de raíces (Cui y Caldwell 1997). El sombreado, además de reducir la proporción de biomasa radical, también puede disminuir la adquisición

de nutrientes (Jackson *et al.* 1990; Bilbrough y Caldwell 1995; Cui y Caldwell 1997) pero no siempre. Jackson y Caldwell (1992) encontraron que el sombreado sólo afectó la absorción de nutrientes de manera significativa en plantas de lugares fertilizados.

La densidad de longitud de raíces ha sido poco estudiada en especies del sotobosque (McGuire *et al.* 2001; Bakker *et al.* 2004; Fukuzawa *et al.* 2006), y en estos estudios no se ha hecho hincapié en la respuesta de plantas individuales. Además, y excepto en el estudio de McGuire *et al.* (2001), no se ha trabajado con diferentes disponibilidades de luz. En general se ha estudiado más la biomasa radical que otros parámetros radicales para especies del sotobosque (Mitchell y Woodward 1988; McConnaughay y Coleman 1999; Meekins y McCarthy 2000; Tani *et al.* 2001; Jensen y Meyer 2001; Toledo-Aceves y Swaine 2008; Sharma y Raghubanshi 2010).

El objetivo de estudio fue determinar cómo *O. depauperata*, *P. alpinum* y *P. pratensis* modifican la densidad de longitud de raíces en función de la disponibilidad de luz en bosques de lenga aprovechados mediante retención variable. La hipótesis de trabajo fue que a mayor disponibilidad de luz es mayor la densidad de longitud de raíces.

## **Materiales y Métodos**

Se eligieron otras 10 plantas por ambiente y especie en las condiciones anteriormente descritas. El muestreo se realizó desde octubre hasta abril. Se recolectó una muestra de suelo con raíces mediante un barreno de suelo de 2,5 cm de diámetro y hasta 10 cm de profundidad, penetrando desde la periferia de la planta en un ángulo de 30° hacia el centro. De esta forma cada planta se muestreó cuatro veces, mes por medio, para evitar afectar, dentro de lo posible, el crecimiento. La elección de esta profundidad de muestreo se debió a la constante presencia de grava a poca profundidad que impedía la penetración del barreno. De todas maneras en estos pocos centímetros de la superficie del suelo se concentra el 90% de la biomasa radical (Boeker 1974). Luego los cilindros de suelo se congelaron a -18°C hasta su posterior procesamiento.

Primeramente, se tamizó el suelo separando las raíces usando un tamiz mesh 35 (equivalente a 0,5 mm), y a continuación se las lavó cuidadosamente para quitar los restos de suelo. Luego se las dispuso sobre un vidrio cuidando que quedasen separadas unas de otras. Estos vidrios fueron escaneados usando un scanner de cama plana. Las imágenes producidas se analizaron mediante el software Rootedge (Kaspar y Ewing 1997) para determinar la longitud total de la muestra. Se calculó la densidad de longitud de raíces (DLR, cm raíces cm<sup>-3</sup> suelo) a partir de la longitud total y el volumen del cilindro de suelo (49,08 cm<sup>3</sup>).

### **Análisis Estadístico**

Los datos se analizaron con ANOVA trifactorial, con la especie, el tratamiento, y el mes como factores. Debido a que los datos corresponden a medidas repetidas se usaron modelos lineales mixtos para estimar correctamente las varianzas. Se usó el software estadístico R (R Core Team 2012) con los paquetes nlme (Pinheiro y Bates 2000), multcomp (Hothorn *et al.* 2008), y ggplot2 (Wickham 2009) para realizar los análisis y gráficos.

### **Resultados**

Se encontraron interacciones entre ambientes y especies ( $F_{6,85}= 4,64$ ;  $p = 0,0004$ ; Anexo Tabla A3), ambiente y mes ( $F_{9,176}=2,95$ ;  $p = 0,0027$ ; Anexo Tabla A3), y especie y tiempo ( $F_{6,176}=4,99$ ;  $p = 0,0001$ ; Anexo Tabla A3). La interacción entre ambiente y especie se debió a que la magnitud del efecto del sitio varió según las especies. La diferencia entre el ambiente con mayor DLR (RD) y de menor DLR (BP) fue mayor en *P. pratensis* (187%) que en *P. alpinum* (101%) y que en *O. depauperata* (94%)(Figura 3.3.1). En *P. pratensis*, RD y BRA fueron significativamente mayores que BP y RA, en *P. alpinum* siguió la misma tendencia pero la DLR en BRA no fue significativamente mayor que en RA. En *O. depauperata*, DLR fue mayor solo en RD (Figura 3.3.1).

En general, la DLR fue significativamente mayor en *P. pratensis* ( $3,36\pm 0,011$  cm cm<sup>-3</sup>) que en *P. alpinum* ( $1,37\pm 0,016$  cm cm<sup>-3</sup>), y en ambas mayor que en *O. depauperata* ( $0,62\pm 0,013$  cm cm<sup>-3</sup>). En BP, el orden de los valores de DLR fue igual que en el resto de los ambientes. Sin embargo, las diferencias fueron menores en BP

y RA; solo se encontraron diferencias significativas entre *P. pratensis* y *O. depauperata* (Figura 3.3.1).

Las interacciones entre el mes y la especie se debieron a que la magnitud de los cambios fueron mayores en *P. pratensis* que en *P. alpinum*, y estos mayores que en *O. depauperata*. Dentro de cada especie, los valores de DLR no variaron en BP en los distintos meses ( $F_{3;44}=1,97$ ;  $p = 0,13$ ; Anexo Tabla A3; Figura 3.3.2). Sólo en *P. pratensis*, RA aumentó con el tiempo, siendo significativamente mayor en abril que en octubre, con valores intermedios en diciembre y febrero ( $F_{3;44}=3,80$ ,  $p=0,0173$ ; Anexo Tabla A3; Figura 3.3.2). En *P. alpinum* y *P. pratensis*, se detectaron cambios en la DLR en RD y BRA, los ambientes con mayor irradiación. En *P. alpinum*, en BRA aumentó la DLR en diciembre con respecto a octubre, y luego disminuyó en febrero para luego volver a aumentar en abril. Lo mismo sucedió para BRA y RD en *P. pratensis*. En *P. alpinum*, en RD la DLR aumentó en diciembre con respecto a octubre aunque no fue significativamente diferente, en febrero y abril fue significativamente mayor que en octubre (Figura 3.3.2). Al contrario que en las especies de gramíneas,

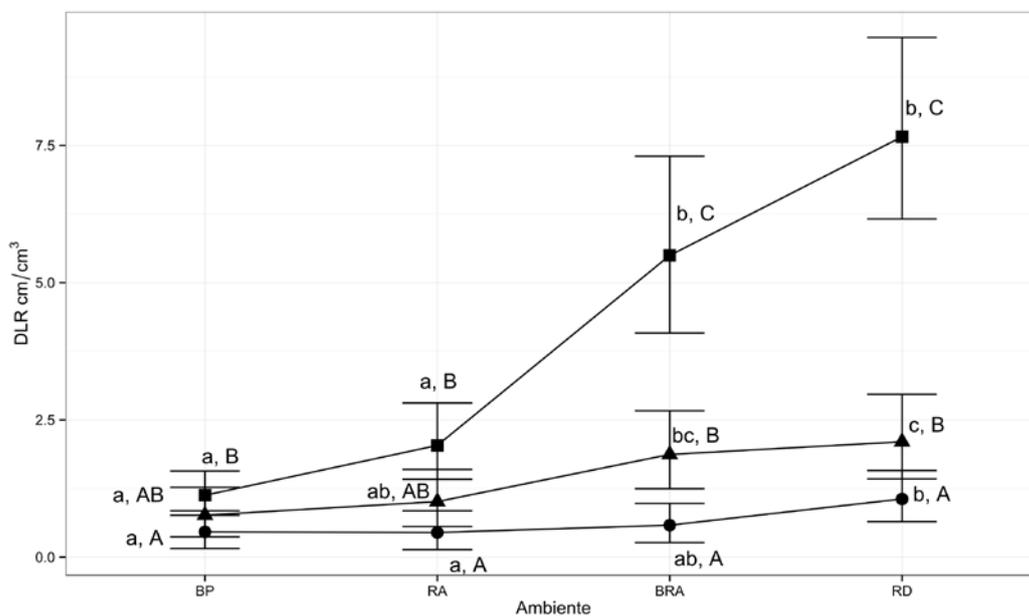


Figura 3.2.1 – Densidad de longitud de raíces de plantas de *Osmorhiza depauperata* (círculos), *Phleum alpinum* (triángulos) y *Poa pratensis* (cuadrados) durante una temporada de crecimiento en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes entre octubre de 2008 y abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. BP: Bosque primario, RA: Retención agregada, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RD: Retención dispersa. Las letras minúsculas representan diferencias entre especies; ambas con el Test de Tukey ( $p<0,05$ ). Cada símbolo representa el promedio de  $n = 8-10$ . Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95%.

la DLR en *O. depauperata* en BRA no aumentó significativamente en diciembre, aunque sí lo hizo en RD; aumentó y se mantuvo durante el resto de los meses (F<sub>3;16</sub>=9,94; p=0,0006; Anexo Tabla A3; Figura 3.2.2).

## Discusión

Los resultados apoyan la primera hipótesis. La disponibilidad lumínica incrementó la densidad de longitud de raíces en todas las especies, aunque en diferente magnitud según la especie (Figura 3.3.1). En *P. pratensis*, el aumento de la DLR del ambiente con menor luminosidad (BP) con respecto al de mayor luminosidad (RD) fue de 187%, 101% para *P. alpinum* y de 94% para *O.*

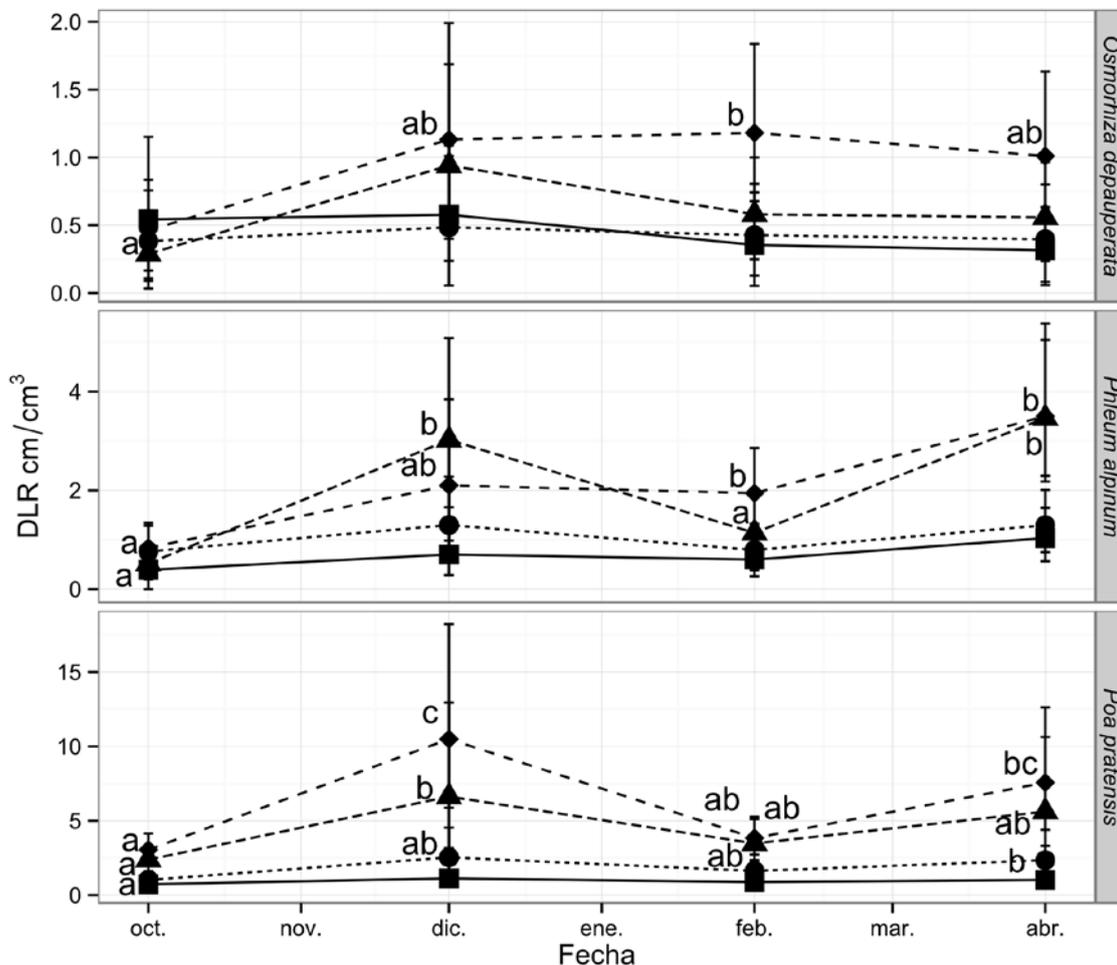


Figura 3.2.2 - Densidad de longitud de raíces de plantas de *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* durante una temporada de crecimiento en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes entre octubre de 2008 y abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal: Bosque primario (cuadrados), Retención agregada (círculos), Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada (triángulos), Retención dispersa (rombos). Cada símbolo representa el promedio de n = 8-10. Las letras diferentes representan diferencias significativas entre meses dentro de cada especie y tratamiento según el test de Tukey; en los casos en donde no hubo diferencias se omitió las letras por claridad en el gráfico. Las barras de error representan un error estándar.

*depauperata*. Estos resultados coinciden con los encontrados en varios trabajos (Jackson y Caldwell 1992; Bilbrough y Caldwell 1995; Cui y Caldwell 1997; Hodge 2004) en donde también ocurrió una disminución en la DLR al aumentar el sombreado. Los cambios hallados en el presente trabajo probablemente se deban a menores tasas de crecimiento de las raíces en las plantas sombreadas (Ditomaso *et al.* 2003).

Asimismo se ha encontrado que el sombreado disminuye la proporción de biomasa radical (Bassett *et al.* 2013; Baeten *et al.* 2010; Tani *et al.* 2001; Meekins y McCarthy 2000; Givnish 1988; Mitchell y Woodward 1988). Estas disminuciones se podrían deber a una simple relación alométrica: las diferencias podrían estar dadas simplemente por variaciones en el tamaño de las plantas en los diferentes tratamientos (Wahl 2001). También, es posible que las plantas sombreadas tengan menor necesidad de nutrientes y agua, o que el sombreado afecte la capacidad de las plantas para absorber nutrientes debido a un menor suministro de carbono (Canham *et al.* 1999; Givnish *et al.* 2004). Aunque no se midieron los carbohidratos no estructurales, la bibliografía sugiere que el sombreado podría disminuir el contenido de carbohidratos no estructurales (Jackson y Caldwell 1992).

Los valores encontrados para *P. pratensis* (1,12-7,65 cm cm<sup>-3</sup>) están dentro del rango de los valores, para esta misma especie, mencionados por Robinson *et al.* (1999) (2-35 cm cm<sup>-3</sup>) aunque son bajos comparados con los informados por Craine *et al.* (2002) (20,76 cm cm<sup>-3</sup>). No se encontraron estudios comparables para *P. alpinum*, pero los valores encontrados (0,76-2,10 cm cm<sup>-3</sup>) son cercanos a los hallados para una especie relacionada, *P. pratense* (3,96 cm cm<sup>-3</sup>) (Fort *et al.* 2012). Tampoco se encontraron estudios comparables para *O. depauperata* ni para especies cercanas, pero sí se encontraron para otras especies cultivadas de la misma familia, Apiaceae, como *Daucus carota* L. (zanahoria) y *Pastinaca sativa* L. (pastinaca o chirivía). La densidad de longitud de raíces de *O. depauperata* (0,46-1,05 cm cm<sup>-3</sup>) fue similar a la de estas especies cultivadas (0,73 y 0,51-1,84 cm cm<sup>-3</sup> respectivamente: Greenwood *et al.* 1982; Kristensen & Thorup-Kristensen 2004).

En todas los ambientes, la DLR de las especies estudiadas varió de igual forma, *P. pratensis*>*P. alpinum*>*O. depauperata*. Solo en BP, donde la disponibilidad

de luz fue menor, no se encontraron diferencias entre *P. alpinum* y el resto de las especies. En promedio, la densidad de longitud de raíces fue 70,93% mayor en *P. pratensis* que en *P. alpinum*, y 206% mayor que en *O. depauperata*.

Las diferencias en la densidad de longitud de raíces de las distintas especies podrían deberse a diferencias en los hábitos de crecimiento. *Poa pratensis* produce muchos rizomas superficiales mientras que *P. alpinum* a veces produce rizomas cortos (Moore 1983; Craine *et al.* 2002). También *P. pratensis* posee raíces con tejido poco denso, con una alta longitud radical específica, un sistema radical superficial con un alto contenido de nitrógeno y muchísimas raíces finas (Craine *et al.* 2002). No se han encontrado estudios similares para *P. alpinum*. En *Phleum pratense*, especie estrechamente relacionada con *P. alpinum*, la densidad de longitud de raíces también es menor a la de *P. pratensis* (Craine *et al.* 2002; Fort *et al.* 2012). La longitud radical específica en *P. pratense* es similar a la de *P. pratensis*, aunque el diámetro de las raíces es menor en *P. pratense*, pero las raíces son menos densas en *P. pratensis* compensando la diferencia. La diferencia entre estas especies está dada porque *P. pratensis* y *P. pratense* tienen un 99% y 59%, respectivamente, de raíces finas (Craine *et al.* 2002; Fort *et al.* 2012). Una relación similar podría darse con *P. alpinum*, ya que *P. pratense* es una especie estrechamente emparentada (Joachimiak y Kula 1997) y morfológicamente muy similar (Moore 1983).

Las diferencias entre las especies de gramíneas y *O. depauperata* podría deberse a la clonalidad de las gramíneas. En las gramíneas, cada rizoma o macolla desarrolla su propio sistema radical (Derner y Briske 1999), mientras que en *O. depauperata* las raíces se desarrollan a partir de un rizoma fibroso (Lowry y Jones 1984). Esta última especie tuvo un porcentaje de infección por micorrizas vesículo-arbusculares significativamente mayor que en *P. pratensis* y *P. alpinum* (ver Capítulo 3, Sección 3.4). Es posible que esta interacción biótica (mutualismo) le permita una mayor absorción de agua y nutrientes, a pesar de no tener una alta densidad de longitud de raíces como las especies de gramíneas aquí estudiadas.

Los patrones temporales encontrados en RA podrían deberse a cambios en el tamaño de las plantas (Capítulo 3.1). En cambio, los patrones encontrados en las gramíneas podrían deberse a cambios en la fenología de las plantas. Los cambios en

la fenología para las especies de gramíneas fueron más marcados en los ambientes BRA y RD (Figura 3.1.5). Asimismo, los cambios en la DLR fueron marcados en estos ambientes. En diciembre se produjo la floración, lo que coincidió con uno de los picos de DLR (Figura 3.3.2). Esta respuesta coincide con lo encontrado para especies cultivadas como el sorgo y el girasol, ya que la mayoría de las raíces se producen antes de la floración (Sadras *et al.* 1989; Cheng *et al.* 1990). En las gramíneas perennes, las macollas desarrolladas temprano en la temporada de crecimiento son inducidas a florecer y terminan su ciclo vital en la misma temporada de crecimiento; en cambio, las macollas desarrolladas más tarde en la temporada de crecimiento pasan el invierno y continúan su crecimiento en la siguiente temporada (Briske y Richards 1995). Por lo que las macollas como unidad se comportan como plantas anuales. El pico de DLR en abril podría deberse al crecimiento de macollas que pasan el invierno.

En *O. depauperata* el tallo muere luego de florecer, pero el rizoma, órgano a partir del cual se desarrollan las raíces, sobrevive el invierno. Esta podría ser una de las causas que dan lugar a las diferencias halladas entre *O. depauperata* y las especies de gramíneas.

## **Conclusión**

Se acepta la hipótesis planteada. Las especies respondieron al aumento en la disponibilidad de luz incrementando la DLR. Las diferencias entre las especies se podrían deber a sus hábitos específicos de crecimiento y la proporción de raíces finas que producen. Los distintos patrones encontrados podrían deberse a la fenología particular de cada una de las especies estudiadas.

### 3.3. Micorrizas

#### Introducción

Las micorrizas son asociaciones mutualistas entre hongos y plantas. Las micorrizas vesículo-arbusculares (VA) son las más abundantes en la naturaleza, y la interacción raíz-hongo más común (Brundrett 2004). Son formadas por una gran variedad de plantas y por hongos obligadamente simbióticos, debido a que solo pueden adquirir el carbono a través de su simbionte. Debido a estas y otras características han sido reclasificados en su propio *Phylum: Glomeromycota* (Schüßler *et al.* 2001). El nombre arbuscular deriva de las estructuras típicas que forman estos hongos, los arbuscúlos (Figura 3.4.1) que ocurren en las células corticales de las raíces de muchas plantas (Brundrett 2004). Junto a las vesículas de almacenamiento localizadas dentro o entre las células, éstas estructuras son consideradas diagnósticas para las micorrizas arbusculares.

Como ya se mencionó arriba, los hongos que forman micorrizas arbusculares dependen totalmente de las plantas como fuente de carbono, ya que no pueden absorberlo del ambiente como los hongos saprófitos (Hodge y Fitter 2010). Por su parte, el hongo le aporta a la planta nutrientes poco móviles en el suelo, como nitrógeno (como  $\text{NH}_4^+$ ), fósforo, cobre y zinc (Koltai y Kapulnik 2010). Es de esperar que el grado de infección en las raíces cambie según la condición energética de la planta, ya que el 4-20% del carbono fijado por la misma es transferido al hongo (Byrle y Eissenstat 2005). La reducción en la disponibilidad de luz puede limitar la fotosíntesis y la capacidad de las plantas de mantener grandes asociaciones micorrízicas (Tester *et al.* 1986). Dado que la copa de los árboles de lenga reduce drásticamente la cantidad de luz que llega al sotobosque (Capítulo 3.1), la limitación de carbono puede afectar negativamente la colonización de micorrizas arbusculares.

El objetivo de este trabajo es evaluar los cambios en la colonización de micorrizas VA de *O. depauperata*, *P. alpinum* y *P. pratensis* en los diferentes ambientes de un bosque aprovechado con retención variable. La hipótesis de trabajo fue que una mayor disponibilidad de luz incrementa el grado de colonización de las raíces por micorrizas VA.

## Materiales y Métodos

Las raíces obtenidas para densidad de longitud de raíces se utilizaron para determinar el grado de colonización por micorrizas arbusculares. Las raíces se mantuvieron a 4°C en una solución de formaldehído, alcohol, y ácido acético (Phillips y Hayman 1970) y luego se cortaron en segmentos de 15 mm, y aclararon con una solución de KOH al 10% a 90°C durante 10 a 15 minutos según el grado de coloración de las mismas. Se acidificaron con una solución de HCl diluido. Luego se tiñeron con azul de tripano al 0,1% en una solución de lactoglicerol (Phillips y Hayman 1970). Se determinó la presencia o ausencia de hifas, vesículas y arbuscúlos en tres campos de cada uno de 30 segmentos de raíz en microscopio a 100x (Figura 3.4.1); por lo tanto para cada planta se realizaron 90 observaciones. De cada planta se calculó el porcentaje de colonización. El porcentaje de colonización (PC) se obtuvo del número de campos colonizados (CC) con respecto al total de campos observados (CO)

$$PC = 100 \times \frac{CC}{CO}$$

Para cada especie, fecha y ambiente se obtuvieron 10 réplicas.

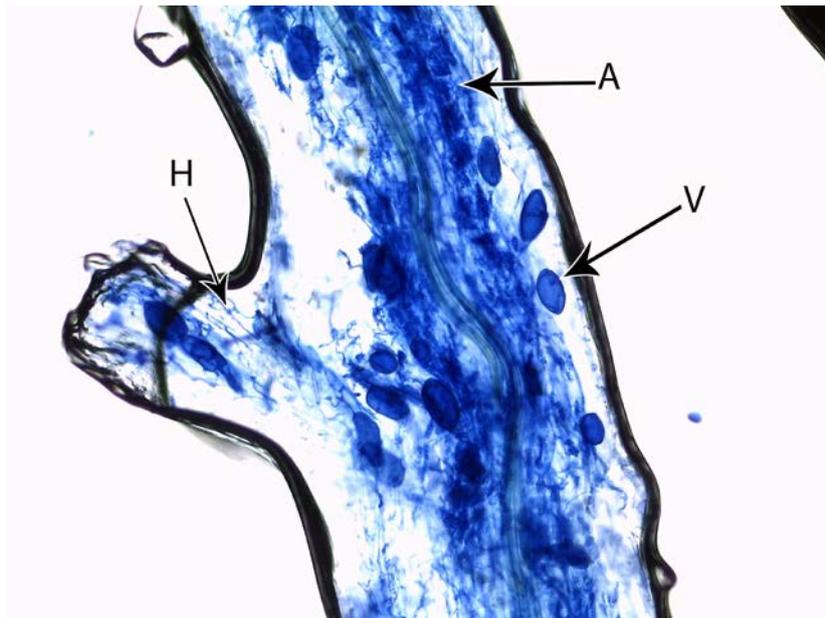


Figura 3.3.1 - Sección de raíz de *Osmorhiza depauperata* colonizada por hongos micorrízicos arbusculares. A = arbuscúlos, V = vesículas, H = hifas.

Los datos se analizaron como ANOVA trifactorial, con la especie, el tratamiento, y el mes como factores. Los datos se transformaron según la siguiente fórmula  $w = \text{asin}^{-1} \sqrt{PC}$ . Debido a que los datos corresponden a medidas repetidas se usaron modelos lineales mixtos para estimar correctamente las varianzas. Se usó el software estadístico R (R Core Team 2012) con los paquetes nlme (Pinheiro y Bates 2000), multcomp (Hothorn *et al.* 2008).

## Resultados

Todos los factores tuvieron influencia en el grado de infección por micorrizas vesículo-arbusculares (Tabla A4). Las especies difirieron en el porcentaje de infección ( $F_{2,136} = 5,17$ ;  $p = 0,0068$ ; Anexo Tabla A4). En *O. depauperata* el porcentaje de infección fue mayor que en *P. alpinum* y *P. pratensis* (Tabla 3.4.1). El ambiente donde crecieron las plantas también modificó el porcentaje de colonización ( $F_{3,136} = 14,05$ ;  $p < 0,0001$ ; Anexo Tabla A4). Este fue significativamente menor en BP que en RA, BRA, y RD (Tabla 3.4.1). También se encontró que la fecha de muestreo afectó el porcentaje de infección ( $F_{3,165} = 39,05$ ;  $p < 0,0001$ ; Anexo Tabla A4), con el

**Tabla 3.3.1 - Porcentajes de infección por micorrizas vesículo-arbusculares e intervalos de 95% de confianza de raíces de *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* durante una temporada de crecimiento en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes entre octubre de 2008 a abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. Se realizaron cuatro muestreos, octubre 2008, diciembre 2008, febrero 2009, y abril 2009. BP: Bosque primario, RA: Retención agregada, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RD: Retención dispersa. Letras diferentes indican diferencias significativas según el Test de Tukey ( $p < 0,05$ ). Las medias están basadas en  $n = 40$ .**

<b>Especie</b>	2,5%	Media		97,5%
<i>Osmorhiza depauperata</i>	4,34%	6,38%	b	8,80%
<i>Phleum alpinum</i>	2,61%	3,90%	a	5,45%
<i>Poa pratensis</i>	2,65%	3,95%	a	5,51%
<b>Ambiente</b>				
BP	1,06%	2,07%	a	3,42%
RA	2,77%	4,39%	b	6,39%
BRA	4,98%	7,14%	b	9,70%
RD	4,30%	6,19%	b	8,41%
<b>Mes</b>				
Octubre	2,40%	3,71%	b	5,29%
Diciembre	7,46%	9,57%	d	11,95%
Febrero	0,28%	0,88%	a	1,80%
Abril	3,28%	5,07%	c	7,26%

siguiente orden diciembre>abril>octubre>febrero; en todos los meses las diferencias fueron significativas según el test de Tukey (Tabla 3.4.1). Todos los efectos de las variables fueron aditivos, indicado por la falta de interacción entre ellas ( $p > 0,25$ ; Anexo Tabla A4).

## Discusión

*Poa pratensis* y *P. alpinum* se han citado como especies que forman micorrizas, aunque *P. pratensis* no siempre las forma (Wang y Qiu 2006). No se encontraron registros previos acerca del estado micorrízico de *O. depauperata*; solo de una especie cercana, *O. chilensis*, que sí presenta micorrizas (Fontenla *et al.* 1998). Esta tesis sería por tanto el primer registro formal acerca del desarrollo de micorrizas en *O. depauperata*.

Los porcentajes de colonización por micorrizas VA fueron similares a los hallados en otros estudios en *P. pratensis* (Read y Wandter 1981; Kempel *et al.* 2010), aunque menores que el 30% reportado por Barni y Siniscalco (2000). En *P. alpinum*, dichos porcentajes, fueron mucho más bajos que el 60% informados por Vare *et al.* (1997) en esta especie. Siendo este el primer registro de micorrizas en *O. depauperata*, no es posible comparar estos hallazgos con los de otra bibliografía. En el trabajo de Fontenla *et al.* (1998) solo se informa el estado micorrízico de *O. chilensis* y no informa el porcentaje de colonización. Comparado con otras especies de la familia *Apiaceae*, los porcentajes de colonización son bajos, siendo por ejemplo de 33-66% en *Daucus carota* L. (zanahoria) (Tawaraya 2003), o de 11-43% en *Coriandrum sativum* L. var Caribe (cilantro) (Schroeder y Janos 2004).

La colonización de *O. depauperata* fue 62% mayor que en *P. pratensis* y *P. alpinum*. Estas diferencias podrían deberse a la distinta arquitectura de los sistemas radicales de las especies. Las plantas que dependen de la simbiosis de micorrizas arbusculares tienen raíces gruesas, fibrosas, con pocos pelos radicales, debido a que las funciones de absorción de las raíces recaen sobre el hongo simbiótico (Brundrett *et al.* 1996; Koltai y Kapulnik 2010). Por otro lado, las plantas que son capaces de nutrirse independientemente poseen sistemas radicales más finos y con muchos pelos radicales (Miller *et al.* 1997). *Osmorhiza depauperata* tiene menos densidad de longitud de raíces que *P. pratensis* y *P. alpinum* lo que indica que su sistema radical

no es tan ramificado (Capítulo 3.3). En *P. pratensis* la dependencia micorrízica es negativa, lo que indicaría que las micorrizas deprimen su crecimiento (Wilson y Hartnett 1997; Wilson y Hartnett 1998; Tawaraya 2003). No hay estudios de este tipo para *P. alpinum*, pero en la especie estrechamente relacionada, *P. pratense*, se ha encontrado una disminución del crecimiento de las plantas micorrizadas (Clapperton y Reid 1992). Esto coincide con la baja dependencia encontrada en general para los gramíneas C3 (Wilson y Hartnett 1998). No hay estudios en *O. depauperata* acerca de su dependencia micorrízica. Sin embargo, en la especie cultivada de la misma familia (*Apiaceae*) *Daucus carota* L. se ha encontrado una dependencia micorrízica de entre 33-99% (Tawaraya 2003).

El principal nutriente que afecta el porcentaje de colonización por micorrizas es el fósforo (Menge y Steirle 1978; Habte y Manjunath 1987; Amijee *et al.* 1989; Olsson *et al.* 1997; Schroeder y Janos 2004; Olsson *et al.* 2010). En general, al aumentar la disponibilidad de fósforo en el suelo disminuye la colonización por micorrizas (Menge y Steirle 1978; Olsson *et al.* 1997; Graham y Abbott 2000; Olsson *et al.* 2010). Sin embargo, no siempre la disminución de la colonización da como resultado una disminución en la cantidad de carbono aportado por la planta (Olsson *et al.* 1997; Grman 2012); parece ser que la capacidad de regular la transferencia de carbono dependería del par de especies que participa en la simbiosis (Johnson *et al.* 1997; Graham y Abbott 2000). El micelio extra radical es muy eficiente en captar el fósforo (Koltai y Kapulnik 2010), un elemento que es muy inmóvil en el suelo. Solo el fósforo que esté a menos 1 mm de la raíz o micorriza extrarradical puede ser absorbido (Robinson *et al.* 1999). En cambio el nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) difunde varios órdenes de magnitud más rápido, y raíces a 1 cm de distancia pueden competir por el nitrato (Robinson *et al.* 1999). Por lo tanto, al aumentar la disponibilidad de fósforo, la simbiosis entre el hongo y la planta se vuelve menos beneficiosa para la planta y puede llegar a darse el caso de que el hongo parasite a la misma (Olsson *et al.* 2010). Los suelos de los bosques de este estudio tienen niveles muy altos de fósforo disponible (214-404 mg Kg<sup>-1</sup>; 126-192 mg Kg<sup>-1</sup> en los horizontes O y A respectivamente) (Rodríguez-Peña *et al.* 2013), lo que contribuiría a explicar los bajos niveles de colonización por micorrizas en las especies vegetales estudiadas.

Una mayor disponibilidad de luz incrementó el porcentaje de colonización (Tabla 3.4.1), en todas las especies (Figura 3.1.1). Aunque solo se detectaron diferencias significativas entre BP, que fue un 112-244% menor, y el resto de los ambientes, hubo una tendencia a que el porcentaje de colonización por micorrizas VA se redujera al disminuir la luminosidad de dichos ambientes (Tabla 3.4.1). Dicha reducción podría deberse a (1) que las plantas con poca disponibilidad lumínica poseen menos carbohidratos (Jackson y Caldwell 1992; Kull y Niinemets 1998; Veneklaas y den Ouden 2005; Burner y Belesky 2008), y por lo tanto disponen menos carbohidratos para el hongo; (2) un efecto del tamaño de la planta (Capítulo 3.1-2-3); (3) un cambio en la proporción del sistema radical con respecto a la planta entera con el cambio en las condiciones de luz (Givnish 1988; Meekins y McCarthy 2000; Tani *et al.* 2001; Elemans 2004); (4) la menor tasa de nacimiento de nuevas raíces en la sombra (Heinemeyer *et al.* 2003). Además, se ha encontrado que las ectomicorrizas del sauce (*Salix glauca* y *Salix brachycarpa*) disminuyen la colonización por hongos VA (Becklin *et al.* 2012). Es probable que las ectomicorrizas de la lenga interfieran y disminuyan la abundancia de micorrizas VA, con la subsiguiente reducción en el porcentaje de infección de las raíces.

El efecto de la disponibilidad de luz sobre las micorrizas ha sido estudiado desde hace más de 30 años (Hayman 1974), y los resultados encontrados coinciden con los informados en otros trabajos (Hayman 1974; Tester *et al.* 1985; Whitbeck 2001; Heinemeyer *et al.* 2003; Shukla *et al.* 2008; Olsson *et al.* 2010). Sin embargo, los resultados obtenidos no concuerdan en trabajos en donde no se encontró un efecto de la disponibilidad de luz sobre las micorrizas (Furlan y Fortin 1977; Hodge y Fitter 2010; Grman 2012). El efecto de la disponibilidad de luz sobre la micorrización depende en gran medida de qué especies de hongos y plantas interactúan en la misma (Olsson *et al.* 2010).

Existen muy pocos estudios que hayan analizado la variación temporal del grado de infección por micorrizas arbusculares (Heinemeyer *et al.* 2003). Los resultados encontrados para el grado de infección por micorrizas arbusculares parecen estar muy correlacionados con lo encontrado para la densidad de longitud de raíces (Sección 3.3). Es probable que el grado de infección haya sido afectado por la tasa de nacimiento de nuevas raíces (Fitter *et al.* 1998).

## **Conclusión**

El grado de infección por micorrizas vesículo-arbusculares en todas las especies resultó relativamente bajo comparado con otros estudios. Esto probablemente está relacionado con el alto contenido de fósforo disponible en los suelos de la zona de estudio. Alternativamente, podría ser debido a una competencia con las ectomicorrizas de la lenga, o a un efecto alelopático de las raíces de la lenga sobre las micorrizas arbusculares.

En *O. depauperata* el grado de infección fue mayor que las especies gramíneas *P. alpinum* y *P. pratensis*. Para todas las especies se encontró que el grado de infección tendió a incrementarse al aumentar la luz, aunque solo se encontró que fue significativamente menor en BP que en el resto de los ambientes.

# Capítulo 4: Estudios en plantas expuestas a condiciones controladas en el invernáculo

## 4.1. Crecimiento de *Poa Pratensis* y *Phleum alpinum* bajo distintas intensidades lumínicas y contenidos hídricos del suelo

### Introducción

En condiciones de campo los factores abióticos co-varían. Por ejemplo, al aumentar la irradiación, aumenta la temperatura (Bristow y Campbell 1984), o al disminuir la cobertura del dosel arbóreo, aumenta la irradiación y al mismo tiempo disminuye la intercepción de las precipitaciones por las copas aumentando la cantidad de precipitación que llega al suelo (Mormeneo *et al.* 2004; Caldentey *et al.* 2008; Promis *et al.* 2012). Los estudios en invernáculo permiten modificar las condiciones de crecimiento de las plantas independientemente unas de otras, posibilitando discriminar qué factores tienen mayor importancia para el crecimiento de las plantas.

En el capítulo anterior se discutieron extensamente los efectos de los cambios en la irradiación. La disminución de la disponibilidad de agua aumenta la proporción de biomasa radical y disminuye la proporción de biomasa foliar (Poorter y Nagel 2000). La disminución de la disponibilidad de agua en el suelo reducirá la cantidad de agua absorbida por unidad de biomasa radical, y probablemente también disminuirá la cantidad de nutrientes absorbidos, ya que el movimiento de nutrientes por flujo masal está obstaculizado por el suelo seco (Marschner 2012). Se espera que debido a estos factores aumente la asignación de biomasa hacia las raíces (Lambers *et al.* 2008).

En *Osmorrhiza depauperata* la mayor acumulación de biomasa se da a intensidades intermedias de luz (Selzer *et al.* 2013). Esta especie varía la proporción de biomasa al cambiar la intensidad de luz. En condiciones de alta intensidad de una mayor proporción de la biomasa pertenece a raíces finas y una menor proporción a

la biomasa foliar, en condiciones de menor luminosidad estas relaciones se invierten (Selzer *et al.* 2013). El área foliar en esta especie es inversamente proporcional a la intensidad de luz, y es capaz de desarrollarse y crecer incluso bajo el 4% de radiación solar incidente.

Los objetivos de este trabajo fueron determinar (1) cómo los cambios en la distribución de la biomasa de *P. alpinum* y *P. pratensis* les permiten a estas especies habitar ambientes con distintas condiciones de luminosidad y disponibilidad de agua en el suelo, y (2) qué condiciones de luminosidad y disponibilidad de agua en el suelo son más favorables para el crecimiento de estas especies. Para ello se plantearon tres hipótesis: 1) el crecimiento de estas especies es mayor en condiciones de alta irradiación; 2) el crecimiento de las especies en estudio es mayor en la medida que se incrementa el contenido de humedad del suelo hasta capacidad de campo; y 3) las especies cambian su asignación de biomasa según la disponibilidad de luz y agua: las mismas tienen mayor biomasa foliar, área foliar específica, proporción de área foliar, y menor biomasa radical en condiciones de menor irradiación.

## **Materiales y Métodos**

Plantas de *P. pratensis* y *P. alpinum* que crecían en el borde del bosque cercano a la ciudad de Ushuaia (54°43'09"S, 68°08'26" O) fueron clonadas por división de mata y trasplantadas a macetas de tres litros dentro de un invernáculo, el cual se encuentra localizado en la ciudad de Ushuaia (Tierra del Fuego, Argentina; 54°46'05" S, 68°12'27" O). No se trabajó con *O. depauperata* debido a que ya se habían realizado estudios en invernáculo con esta especie previamente (Lencinas *et al.* 2012b; Selzer *et al.* 2013).

Las macetas estaban rellenas con suelo forestal, arena y turba en proporción 1:1:1. La capacidad de campo se determinó gravimétricamente midiendo el contenido de humedad después de dos días de haber saturado el suelo (Soriano Soto y Pons Martí 2004).

Las macetas se colocaron dentro de un invernáculo cubierto con una capa de nylon de 100  $\mu\text{m}$  de espesor. En el invernáculo se simulaban 3 niveles de luz

mediante una o dos capas de tela media sombra o sin tela media sombra. Un nivel de luz alto (64% de la luz solar incidente, I64), uno medio (26% de la luz solar incidente, I26), y uno bajo (4% de la luz solar incidente, I4) (Figura 4.1). Los niveles de radiación solar fueron medidos con un ceptómetro (AccuPAR LP-80, Decagon Devices, Pullman, Michigan, USA). Dentro de cada tratamiento de luz las plantas fueron expuestas a dos tratamientos de humedad del suelo; alto (60-80% de la capacidad de campo) y bajo (30%-50%). Para esto, las macetas fueron pesadas cada dos o tres días y se les agrego la cantidad de agua necesaria para llevarlas al límite superior del tratamiento. En general solo eran necesarios entre 25 y 100 ml por riego, dependiendo del tratamiento de luz en que estuviesen las macetas. Las macetas que estaban en el tratamiento de I64 necesitaron más agua que las que estaban en el I4.

La temperatura fue controlada, mediante un termostato, forzando la ventilación hasta obtener menos de 24°C al nivel de la planta.

Comparado con mediciones a campo, las intensidades lumínicas ensayadas en el invernáculo reflejaban las condiciones naturales: el tratamiento de baja irradiación (I4) correspondió a un bosque sin disturbios con un dosel completamente cerrado; el tratamiento de irradiación media (I26) correspondió a áreas abiertas dentro de un bosque sin disturbios o sectores cerrados en rodales cosechados (hasta 30m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> de área basal). Finalmente, que el tratamiento de irradiación alta (I64) fue comparable a las condiciones post-cosecha en bosques manejados con grandes áreas abiertas (10-15 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> área basal) (Martínez Pastur *et al.* 2007b).

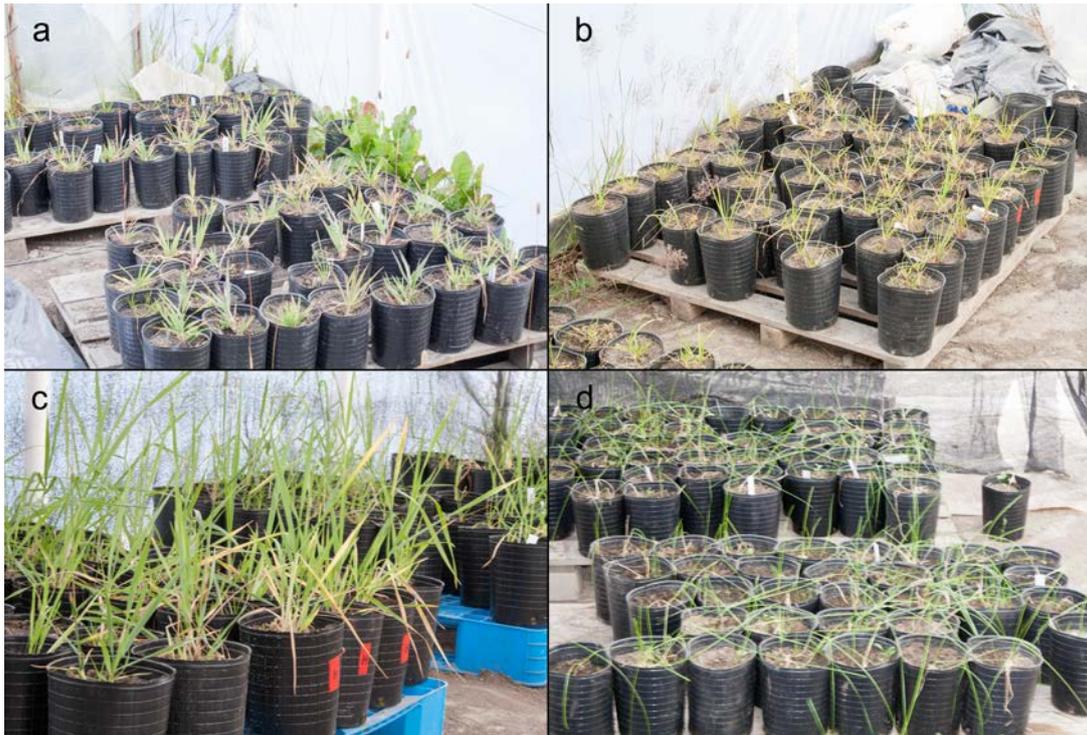


Figura 4.1.1- Plantas creciendo en el invernáculo. a, *Phleum alpinum* en I64. b, *Poa pratensis* en I64. c, *P. alpinum* en I26. d, *P. pratensis* en I4

## Muestreo

### *Biomasa y área foliar*

En octubre de 2009, enero y abril de 2010, se sacaron 10 plantas de cada tratamiento y especie. La biomasa se separó en hojas, tallos y raíces. Se limpiaron las raíces removiendo el suelo con agua corriente. Las proporciones de cada biomasa se calcularon como la proporción de cada componente sobre la biomasa total.

Previo al secado, las hojas se escanearon con un escáner de cama plana (Scanner 5150C BenQ, BenQ Corporation Taiwán), y el área foliar se calculó con Photoshop CS3 (Adobe Systems Incorporated, San José, California, EEUU). A partir de estos datos se calcularon la proporción del área foliar (PAF) como el área foliar/biomasa total, y el área foliar específica (AFE) como área foliar/biomasa foliar.

### *Demografía y Crecimiento*

Mensualmente desde noviembre hasta fin de marzo se muestrearon 6 plantas de cada especie por cada combinación de irradiación y humedad del suelo. En cada

planta se contó la cantidad de macollas y de hojas, y el largo total (verde + seco) de hojas, incluyendo lámina y vaina. Para eliminar el efecto del tamaño de la planta en las diferentes fechas sobre la cantidad y largo de hojas, dado que lógicamente estas variables son mayores al aumentar el tamaño de la planta, se dividieron estas variables por la cantidad de macollas.

### **Análisis estadísticos**

Los datos de biomasa, proporción de biomasa, PAF y AFE se analizaron con ANOVA multifactorial, con (1) la especie (dos niveles: *P. alpinum* y *P. pratensis*), (2) fecha (dos niveles para los datos de PAF y AFE enero y abril; tres niveles para los datos de biomasa y sus compartimentos: octubre, enero y abril; y seis niveles para los datos de demografía: octubre-abril) o (3) periodo en el caso de la tasa de crecimiento relativa (dos niveles: octubre-enero, enero-abril), (4) luz (tres niveles: I4, I26, I64) y (5) humedad (dos niveles: M30 y M60) como factores. Para cumplir con los supuestos del ANOVA, los datos de biomasa se transformaron con  $y = \log_e(x + 1)$  y las proporciones con  $y = \text{asin}^{-1} \sqrt{x}$  (Zar 1996).

Los datos de demografía se analizaron mediante modelos lineales mixtos con el paquete nlme (Pinheiro y Bates 2000) debido a que los mismos constituyen medidas repetidas.

## **Resultados**

### **Biomasa**

Todos los factores afectaron las variables estudiadas de biomasa excepto la humedad, que fue marginalmente no significativa en la biomasa de tallo (Apéndice Tabla A5). Dado que las tendencias fueron estadísticamente similares para la biomasa total y sus compartimientos, los resultados se enfocarán en la biomasa total (Apéndice Tabla A5). Las diferencias entre luz y especies dependieron de la fecha de muestreo ( $F_{2;329} = 5,21$ ;  $p = 0,0004$ ). En la primera fecha, no se encontraron diferencias entre humedad y luz en ninguna de las variables en ambas especies ( $p > 0,10$ ). En esta fecha la biomasa total de *P. alpinum* fue mayor que la de *P. pratensis* ( $F_{1;114}=48,48$ ;  $p < 0,0001$ ; Figura 4.1.1). En las fechas restantes la biomasa de *P.*

*alpinum* fue significativamente mayor que en *P. pratensis* en I64 e I4, y no se encontraron diferencias significativas en I26.

En enero y abril de 2010, en *P. alpinum* se encontró que la disponibilidad de luz ( $F_{2;107} = 113,55$ ;  $p < 0,0001$ ), la humedad del suelo ( $F_{1;107} = 4,20$ ;  $p = 0,0413$ ), y el mes ( $F_{1;107} = 27,90$ ;  $p < 0,0001$ ) afectaron la biomasa total. El orden de las biomazas totales según la disponibilidad de luz fue  $I64 > I26 > I4$ , según la humedad del suelo  $M60 > M30$ , y en abril fue mayor que en enero (Figura 4.1.1).

Al igual que en *P. alpinum*, en *P. pratensis* se encontró que la disponibilidad de luz, la humedad del suelo y el mes afectaron la biomasa total (Tabla A5). Sin embargo, se encontró una interacción entre la disponibilidad de luz y la fecha ( $F_{2;108} = 12,83$ ;  $p < 0,0001$ ). Esto se debe a que *P. pratensis* en I64 no mantuvo el crecimiento entre enero y abril (Figura 4.1.1), mientras que I26 sí creció en este período. Esto dio como resultado que no hubiera diferencias significativas entre I64 e I26 en enero, y que en abril I26 fuese significativamente mayor que I64 (Figura 4.1.1). En ambas fechas, la biomasa total de I4 fue significativamente menor que en los otros dos tratamientos de disponibilidad de luz. El efecto de la humedad del suelo fue similar al de *P. alpinum*: la biomasa total fue mayor en M60 que en M30.

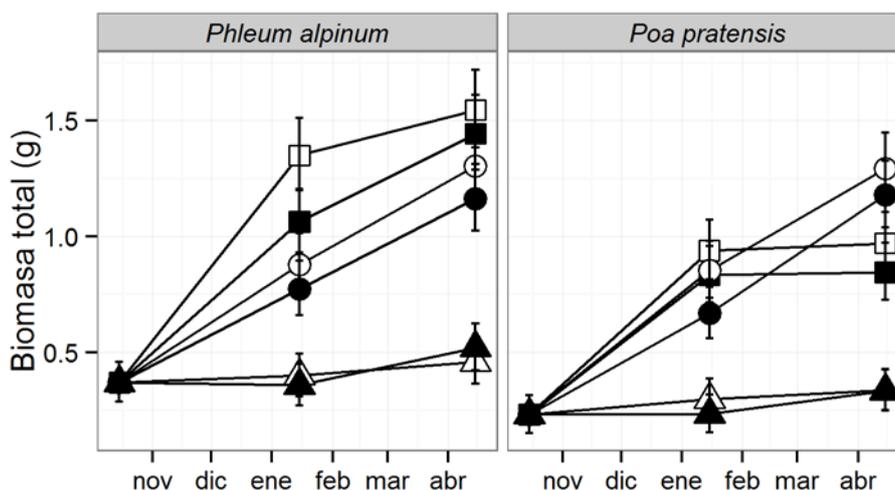


Figura 4.1.2- Medias de las biomazas totales de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* que crecieron bajo diferentes condiciones de disponibilidad de luz y humedad del suelo en invernáculo. Luz: 64% de la radiación solar incidente (I64; cuadrado), 26% de la radiación solar incidente (I26; círculo), 4% de la radiación solar incidente (I4; triángulo). Humedad: 60-80% de humedad del suelo (M60; blanco), 30-50% de humedad del suelo (M30; negro). Las barras representan  $\pm$  un error estándar. Las medias están basadas en un  $n=20$ .

## Tasa de Crecimiento Relativa

La tasa de crecimiento relativa dependió del período considerado, y éste interactuó con la disponibilidad de luz ( $F_{2;48} = 22,86$ ;  $p < 0,0001$ ), y la especie ( $F_{1;48} = 5,98$ ;  $p = 0,0181$ ). En el primer período, entre octubre y enero, la tasa de crecimiento relativa fue significativamente mayor en I64 e I26 que en I4. Sin embargo, en el segundo período, entre enero y abril, fue significativamente mayor en I26 que en I64, e intermedia en I4 (Figura 4.1.3). En I64 e I26, la tasa de crecimiento relativa disminuyó significativamente entre el primer período y el segundo; no se detectó cambio alguno entre períodos en I4. La tasa de crecimiento relativa fue significativamente menor en el segundo período solo en *P. pratensis*. Si bien dicha tasa también disminuyó en el segundo período en *P. alpinum*, la reducción no fue significativa. No se encontró un efecto del tratamiento de humedad ( $p > 0,5$ )

## Proporciones de Biomasa

En las diferentes proporciones de biomasa se encontraron varias interacciones entre el mes y el resto de los factores (ver Apéndice: Tabla A6). Las diferencias e interacciones con el mes se deben a que en la primera fecha las plantas tenían más proporción de biomasa foliar y consecuentemente menos proporción en

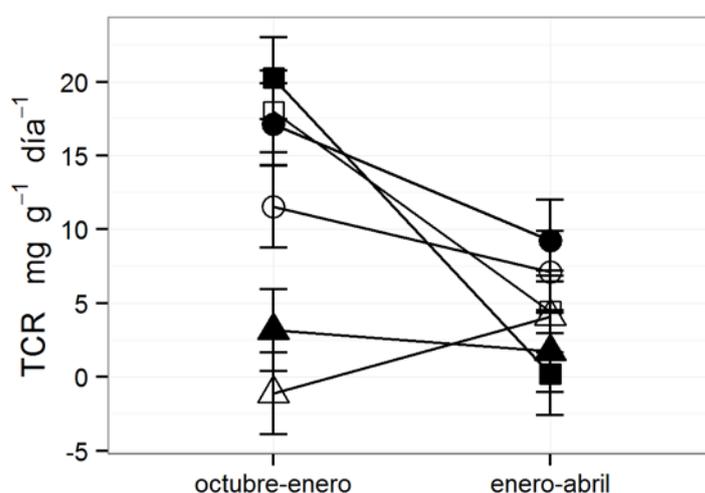


Figura 4.1.3 - Tasas de crecimiento relativas de plantas de *Phleum alpinum* (figuras blancas) y *Poa pratensis* (figuras negras) creciendo en invernáculo bajo diferentes condiciones de disponibilidad de luz y humedad del suelo. Luz: 64% de la radiación solar incidente (I64; cuadrado), 26% de la radiación solar incidente (I26; círculo), 4% de la radiación solar incidente (I4; triángulo). Humedad: 60-80% de humedad del suelo (M60; blanco), 30-50% de humedad del suelo (M30; negro). Las medias están basadas en  $n = 3$ . Las barras representan  $\pm$  un error estándar de la media.

los otros compartimientos (Figura 4.1.4). En octubre, no se encontraron diferencias entre los tratamientos, pero sí entre especies, siendo la proporción de biomasa foliar mayor en *P. pratensis* que en *P. alpinum* ( $F_{1;114} = 7,11$ ;  $p = 0,0087$ ). En las siguientes fechas, la proporción de biomasa foliar fue  $I4 > I26 > I64$  ( $F_{2;215} = 30,81$ ;  $p > 0,0001$ ; Figura 4.1.4), y no se encontraron diferencias significativas debidas a los otros factores.

Las diferencias encontradas en la proporción de biomasa de tallos variaron conjuntamente con el mes y la disponibilidad de luz ( $F_{2;215} = 8,28$ ;  $p < 0,0001$ ), por lo que se descompuso por mes. En octubre, solo se encontraron diferencias entre especies ( $F_{1;114} = 27,42$ ;  $p < 0,0001$ ), siendo *P. alpinum* > *P. pratensis*. En enero, se encontró que las diferencias entre luz y humedad dependieron de la especie ( $F_{2;107} = 6,87$ ;  $p = 0,0015$ ). En *P. alpinum* solo se encontraron diferencias según la luz ( $F_{2;53} = 15,96$ ;  $p < 0,0001$ ): en I4 la proporción de tallos fue mayor que en I64 e I26. En cambio, en *P. pratensis* se encontró una interacción entre luz y humedad ( $F_{2;54} = 7,93$ ;  $p = 0,0009$ ). Esta se debió a que solo se encontraron diferencias en el contenido de humedad del suelo en I64, siendo la proporción biomasa de tallo mayor en M60 ( $0,37 \pm 0,07$ ) que en M30 ( $0,23 \pm 0,06$ ). Sin embargo, esta interacción no afectó el orden de los diferentes tratamientos de disponibilidad de luz, la cual fue similar que en *P. alpinum*, siendo la proporción de biomasa de tallos mayor en I4 que en I64 e

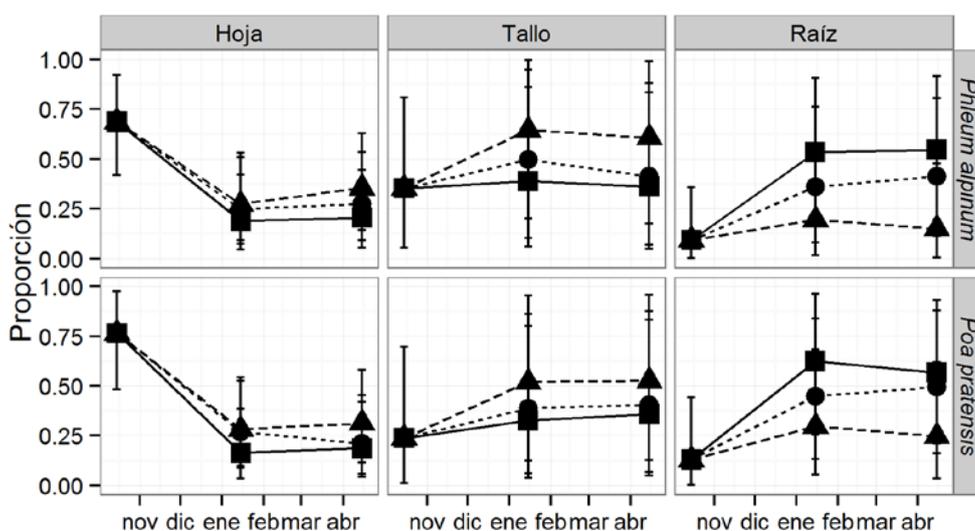
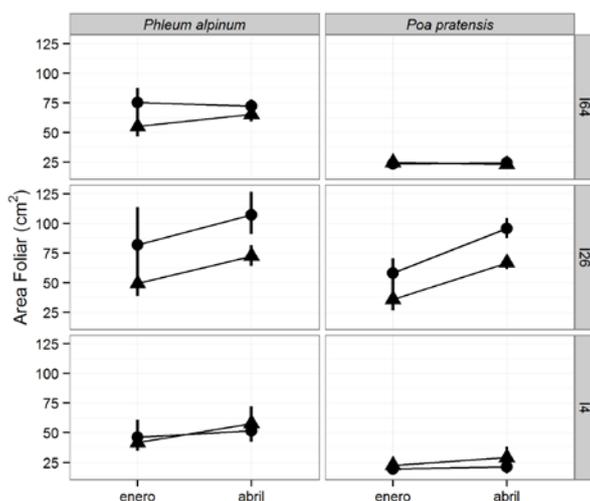


Figura 4.1.4 - Proporción de biomasa de hojas, tallo y raíces en octubre, enero y abril de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* que crecieron en tres condiciones de disponibilidad de luz y dos de humedad del suelo. Luz: 64% de la radiación solar incidente (I64; cuadrado), 26% de la radiación solar incidente (I26; círculo), 4% de la radiación solar incidente (I4; triángulo). Humedad: (no mostrado). Las medias están basadas en  $n = 20$ . Las barras representan  $\pm$  un error estándar.

I26 ( $F_{2;54} = 13,97$ ;  $p < 0,0001$ ). En promedio en enero la proporción de biomasa de tallos fue mayor en *P. alpinum* que en *P. pratensis* ( $F_{1;107} = 16,68$ ;  $p < 0,0001$ ). En abril, solo hubo diferencias por la disponibilidad de luz ( $F_{2;108} = 19,61$ ;  $p < 0,0001$ ), que fue significativamente mayor en I4 que en I26, y en ambos fue mayor que en I64.

En la proporción de biomasa radical también se encontró una interacción entre la disponibilidad de luz y el mes ( $F_{2;215} = 27,36$ ;  $p < 0,0001$ ). Esta interacción se debió a que en octubre la proporción de biomasa radical solo difirió entre especies ( $F_{1;114} = 12,51$ ;  $p < 0,001$ ), siendo menor en *P. alpinum* que en *P. pratensis*. En enero y abril no se detectaron diferencias entre meses ( $F_{1;215} = 0,34$ ;  $p = 0,55$ ). En ambas especies, la proporción de biomasa de raíz fue significativamente mayor en I64 que en I26, y en ambos mayor que en I4 ( $F_{2;215} = 122,93$ ;  $p < 0,0001$ ). La proporción de biomasa de raíz fue significativamente mayor en *P. pratensis* que en *P. alpinum* ( $F_{1;215} = 20,91$ ;  $p < 0,0001$ ).

El área foliar por planta fue significativamente mayor en I26 que en I64 e I4 ( $F_{2;205} = 29,725$ ,  $p < 0,0001$ ; Figura 4.1.5). El efecto de la especie dependió del tratamiento de luz, *P. alpinum* fue mayor que *P. pratensis* en I64 e I4 y no se encontraron diferencias significativas en I26 ( $F_{2;205} = 9,757$ ;  $p < 0,0001$ , Figura 4.1.5).

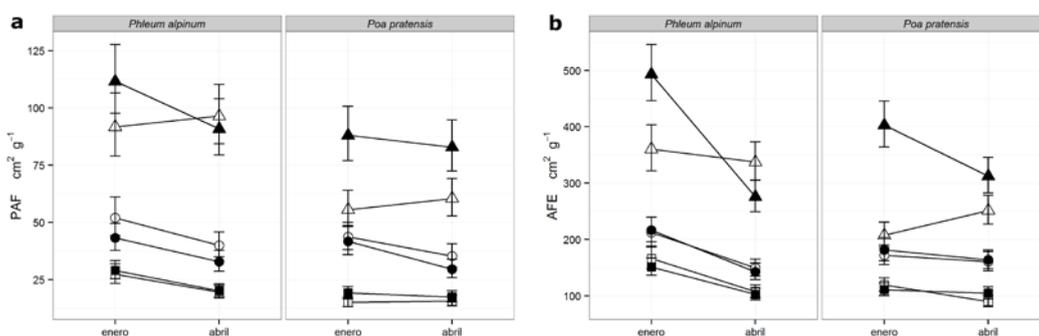


**Figura 4.1.5 – Área foliar de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en tres condiciones de disponibilidad de luz en enero y en abril. 64% de la radiación solar incidente (I64; cuadrado), 26% de la radiación solar incidente (I26; círculo), 4% de la radiación solar incidente (I4; triángulo) y dos niveles de humedad del suelo: 60-80% de humedad del suelo (M60; círculos), 30-50% de humedad del suelo (M30; triángulo). Las medias están basadas en n = 20. Las barras representan ± un error estándar.**

De igual manera, el efecto de la humedad del suelo dependió del tratamiento de luz. Solo se encontró un efecto en I26, bajo esta condición M60 fue mayor que M30 ( $F_{1;205} = 4.242$ ;  $p=0,016$ ). El área foliar fue significativamente mayor en abril que en enero ( $F_{1;205} = 9.306$ ;  $p=0,0026$ ).

El PAF fue significativamente mayor en *P. alpinum* que en *P. pratensis* ( $F_{1;205} = 20,61$ ;  $p < 0,0001$ ; Figura 4.1.6a). En I4 fue mayor que en I26 y en ambos casos mayor que en I64 ( $F_{2;205} = 215,00$ ;  $p < 0,0001$ ). También varió con el mes, ya que fue mayor en enero que en abril ( $F_{1;205} = 8,121$ ;  $p = 0,004$ ). No se detectaron diferencias entre contenidos de humedad del suelo ( $F_{1;205} = 1,29$ ;  $p = 0,25$ ). Sin embargo, hubo una interacción entre la disponibilidad de luz y el contenido de agua del suelo ( $F_{2;205} = 3,9$ ;  $p = 0,02$ ). Esto se debió a que solo se encontraron diferencias entre el contenido de humedad del suelo en I4. En este tratamiento, M60 ( $73,87 \pm 5,23$ ) fue menor que M30 ( $92,79 \pm 6,27$ ).

El efecto de la especie sobre el AFE dependió de la fecha ( $F_{2;205} = 10,29$ ;  $p = 0,0015$ ), siendo mayor en *P. alpinum* que en *P. pratensis* solo en el mes de enero, y no fue posible detectar diferencias en abril (Figura 4.1.6b). Se encontraron otras interacciones, entre el mes, el contenido de humedad del suelo y la disponibilidad de luz ( $F_{2;205} = 4,71$ ;  $p = 0,01$ ), y entre la humedad y la especie ( $F_{1;205} = 4,71$ ;  $p = 0,03$ ). La primera interacción se debió a que solo se encontraron diferencias entre el contenido de humedad del suelo en enero y en I4. En este caso, M30 ( $445,76 \pm 32,06$ ) fue mayor que M60 ( $273,52 \pm 21,42$ ). En todo abril y en el resto de las



**Figura 4.1.6 - a. Proporción de área foliar b. Área foliar específica de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en tres condiciones de disponibilidad de luz en enero y en abril. 64% de la radiación solar incidente (I64; cuadrado), 26% de la radiación solar incidente (I26; círculo), 4% de la radiación solar incidente (I4; triángulo) y dos niveles de humedad del suelo: 60-80% de humedad del suelo (M60; blanco), 30-50% de humedad del suelo (M30; negro). Las medias están basadas en  $n = 20$ . Las barras representan  $\pm$  un error estándar.**

disponibilidades de luz no se detectaron diferencias entre contenidos de humedad del suelo. Independientemente de las interacciones, el AFE en I4 fue mayor que en I26 y en ambos caso mayor que en I64 ( $F_{2;205} = 198,88$ ;  $p < 0,0001$ ).

### Demografía y Crecimiento

La cantidad de macollas aumentó con el tiempo en ambas especies de forma similar ( $F_{1;269} = 0,00$ ;  $p = 0,9890$ ; Anexo Tabla A9) y en ambas humedades del suelo ( $F_{1;269} = 0,00$ ;  $p = 0,9701$ , Anexo Tabla A9), pero no en todos los tratamientos de irradiación ( $F_{2;269} = 21,71$ ;  $p < 0,0001$ ; Anexo Tabla A19; Figura 4.1.7). En I4 el cambio en la cantidad de macollas fue significativamente menor que en I64 e I26 ( $F_{2;260} = 5,44$ ;  $p = 0,0068$ ). No se encontraron diferencias significativas entre I26 e I64 en el crecimiento de macollas. En I4 el crecimiento de macollas fue muy lento  $0,25 \pm 0,01$  macollas  $\text{mes}^{-1}$  (media  $\pm$  desvío estándar), mientras en I64 e I26 fue varias veces más rápido ( $1,57 \pm 0,33$  y  $1,34 \pm 0,31$  macollas  $\text{mes}^{-1}$ ; respectivamente. No se encontraron diferencias entre tratamientos de contenido de humedad del suelo ( $F_{1;60} = 0,81$ ;  $p = 0,37$ ; Anexo Tabla A9). En ambos niveles de humedad del suelo

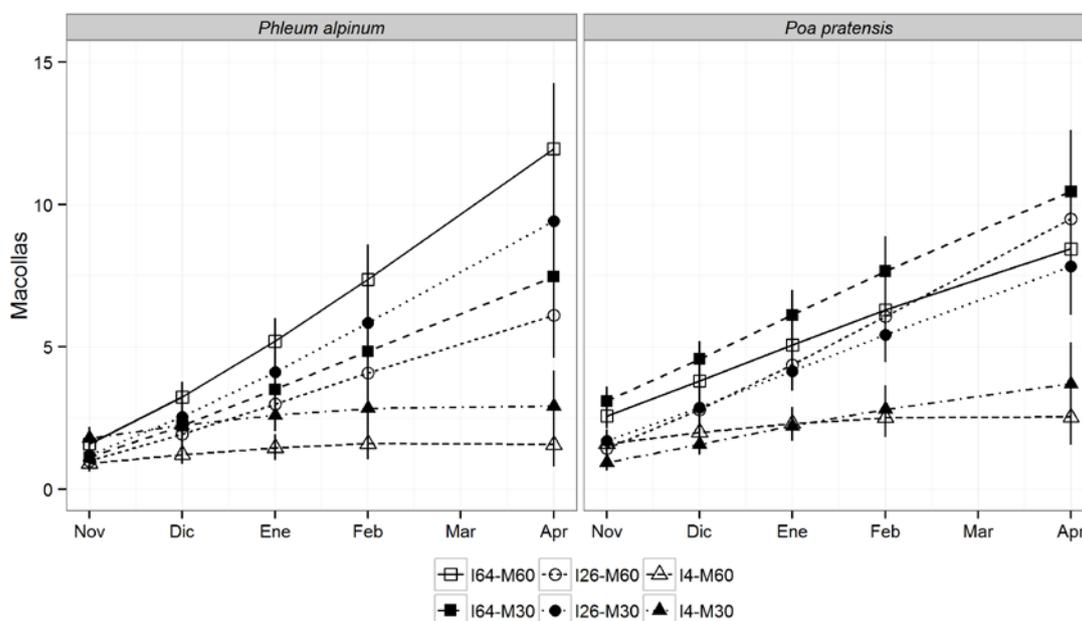


Figura 4.1.7 - Cantidad de macollas por planta de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en invernáculo bajo tres condiciones de irradiación y dos de humedad del suelo. I64-M60: 64% de la radiación solar incidente y 60-80% de humedad del suelo; I64-M30: 64% de la radiación solar incidente y 30-50% de humedad del suelo; I26-M60: 26% de la radiación solar incidente y 60-80% de humedad del suelo; I26-M30: 26% de la radiación solar incidente y 30-50% de humedad del suelo; I4-M60: 4% de la radiación solar incidente y 60-80% de humedad del suelo; I4-M30: 4% de la radiación solar incidente y 30-50% de humedad del suelo. Cada símbolo es el promedio de  $n = 10$ . Las barras representan  $\pm$  un error estándar.

número de macollas fue similar en M60 y en M30 ( $3,38 \pm 0,28$  y  $3,63 \pm 0,29$  macollas planta<sup>-1</sup>; respectivamente).

El efecto de la especie ( $F_{1;60} = 6,67$ ;  $p = 0,0123$ ; Anexo Tabla A9) se debió a que la cantidad promedio de macollas fue ligeramente superior en *P. pratensis* ( $3,74 \pm 0,40$  macollas planta<sup>-1</sup>) que en *P. alpinum* ( $3,09 \pm 0,43$  macollas planta<sup>-1</sup>).

La cantidad de hojas por macollas también aumentó con el tiempo en ambas especies de manera similar ( $F_{1;269} = 0,55$ ;  $p = 0,4572$ ; Anexo Tabla A9), así como con la humedad del suelo ( $F_{1;269} = 0,64$   $p = 0,4245$ ; Anexo Tabla A9). Esta última fue afectada por el porcentaje de irradiación ( $F_{2;269} = 9,36$ ;  $p = 0,0001$ ; Anexo Tabla A9; Figura 4.1.8). En I4 la cantidad de hojas por macolla aumentó significativamente más rápido que en I26 e I64 y la pendiente fue significativamente mayor a 0, mientras que en los otros tratamientos no lo fue (Figura 4.1.8; Tabla 4.1.2). Esto no debe interpretarse como que las plantas en I26 e I64 produjeron menos hojas que I4, sino como que las hojas nuevas que se produjeron se debieron a que pertenecían a nuevas macollas. En cambio las plantas en I4 produjeron más hojas por macolla, pero no más macollas.

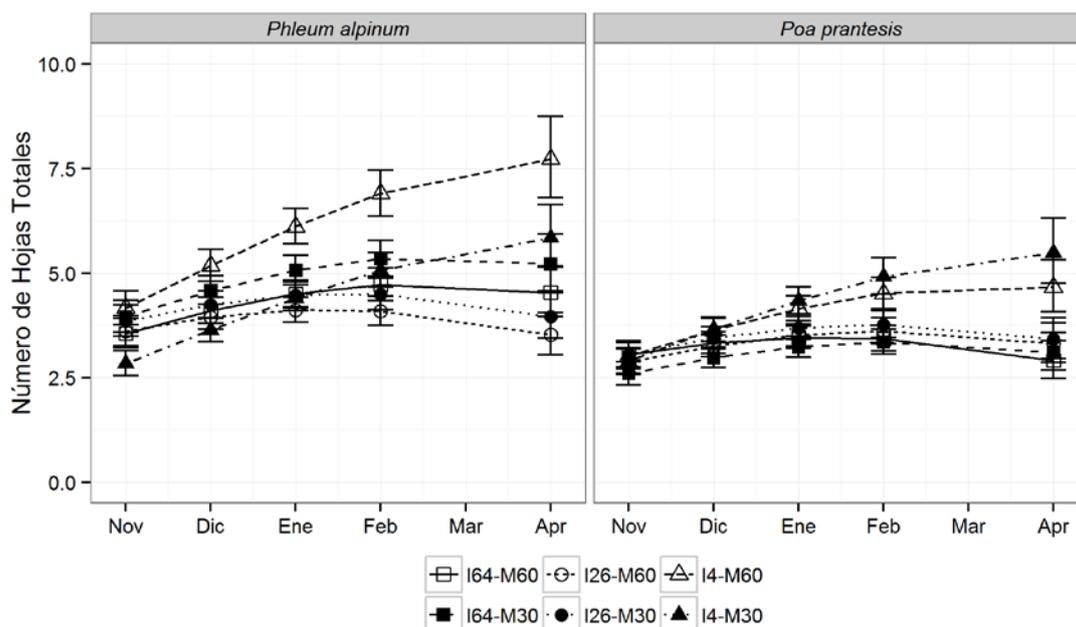


Figura 4.1.8 - Cantidad de hojas totales por macolla de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en invernáculo bajo tres condiciones de irradiación y dos de humedad del suelo. I64-M60: 64% de la radiación solar incidente y 60-80% de humedad del suelo; I64-M30: 64% de la radiación solar incidente y 30-50% de humedad del suelo; I26-M60: 26% de la radiación solar incidente y 60-80% de humedad del suelo; I26-M30: 26% de la radiación solar incidente y 30-50% de humedad del suelo; I4-M60: 4% de la radiación solar incidente y 60-80% de humedad del suelo; I4-M30: 4% de la radiación solar incidente y 30-50% de humedad del suelo. Cada símbolo es el promedio de  $n = 10$ . Las barras representan  $\pm$  un error estándar.

La cantidad de hojas en promedio fue significativamente mayor en I4 ( $4,82 \pm 0,19$ ) que en I64 ( $4,05 \pm 0,16$ ) e I26 ( $3,95 \pm 0,16$ ;  $F_{2;60} = 5,03$ ;  $p = 0,0095$ ; Anexo Tabla A9). Por otra parte, la cantidad promedio de hojas fue significativamente mayor en *P. alpinum* ( $4,81 \pm 0,16$ ) que en *P. pratensis* ( $3,76 \pm 0,13$ ) ( $F_{1;60} = 32,89$ ;  $p < 0,0001$ ; Anexo Tabla A9).

Se encontró una interacción entre luz, humedad y especie ( $F_{2;269} = 4,08$ ;  $p = 0,0217$ ; Anexo Tabla A9), la cual se debe a que se encontró una diferencia entre humedades del suelo solo en *P. alpinum* en I26, aunque la diferencia fue pequeña

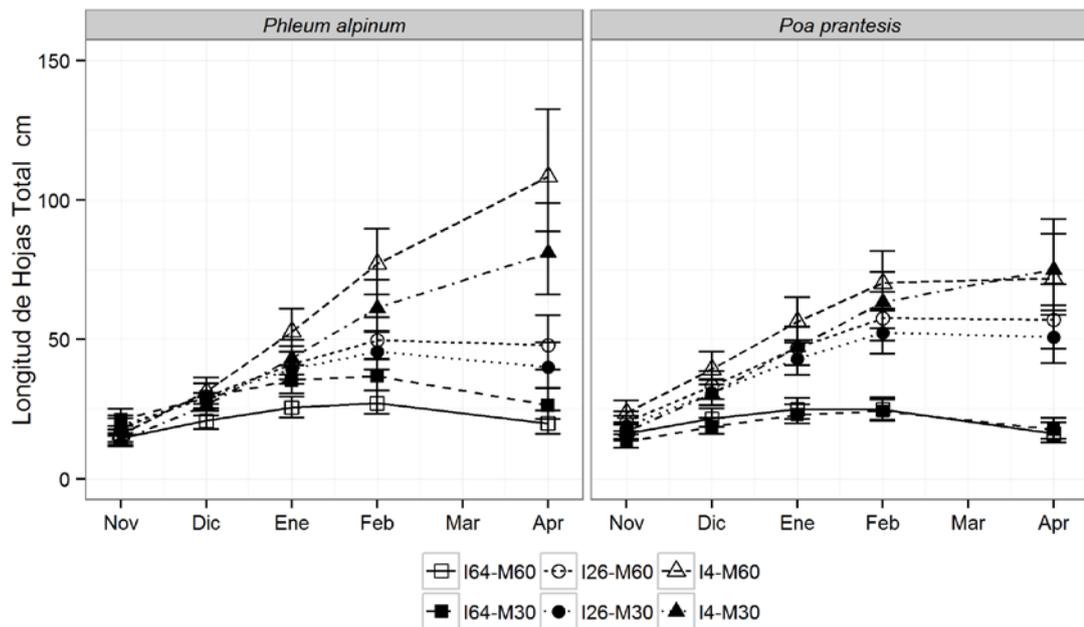


Figura 4.1.9 - Longitud de hojas totales por macolla de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en invernáculo bajo tres condiciones de irradiación y dos de humedad del suelo. I64-M60: 64% de la radiación solar incidente y 60-80% de humedad del suelo; I64-M30: 64% de la radiación solar incidente y 30-50% de humedad del suelo; I26-M60: 26% de la radiación solar incidente y 60-80% de humedad del suelo; I26-M30: 26% de la radiación solar incidente y 30-50% de humedad del suelo; I4-M60: 4% de la radiación solar incidente y 60-80% de humedad del suelo; I4-M30: 4% de la radiación solar incidente y 30-50% de humedad del suelo. Cada símbolo es el promedio de  $n = 10$ . Las barras representan  $\pm$  un error estándar.

Tabla 4.1.1 – Pendientes, errores estándar e intervalos de confianza del 95% de la pendiente del crecimiento del largo de hojas por macollas de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en invernáculo bajo tres condiciones de irradiación y dos de humedad del suelo. I64 = 64% de la irradiación solar incidente; I26 = 26% de la irradiación solar incidente; I4 = 4% de la irradiación solar incidente; M60 = 80-60% de humedad de suelo, M30 = 50-30% de humedad de suelo. Las unidades son log(cm hoja)/mes. Letras diferentes indican diferencias significativas entre pendientes según el test de Tukey ( $p > 0,05$ )

Especie	Irradiación	Humedad	Pendiente	EE	2,5%	97,5%
<i>Phleum alpinum</i>	I64 a	M60	0,101	0,046	0,012	0,191
		M30	0,087	0,046	-0,003	0,176
	I26 b	M60	0,231	0,046	0,142	0,320
		M30	0,187	0,046	0,098	0,276
	I4 c	M60	0,418	0,046	0,329	0,508
		M30	0,387	0,046	0,298	0,476
<i>Poa pratensis</i>	I64 a	M60	0,043	0,048	-0,050	0,137
		M30	0,098	0,046	0,009	0,187
	I26 b	M60	0,244	0,046	0,155	0,333
		M30	0,235	0,046	0,146	0,325
	I4 c	M60	0,261	0,046	0,172	0,350
		M30	0,333	0,049	0,238	0,429

(0,31 hojas), y no cambia la validez de las interpretaciones sobre los factores principales (Figura 4.1.8).

Para el largo de hoja se encontraron resultados similares que para la cantidad de hojas. El crecimiento del largo de la hoja fue inversamente proporcional a la intensidad de la luz en ambas especies ( $F_{2;269} = 33,80$ ;  $p < 0,0001$ ; Anexo Tabla A9), en I4 fue significativamente mayor que en I26 y éste fue significativamente mayor que I64 (Tabla 4.1.1).

En promedio, el largo de hojas fue significativamente mayor en I4 (52,96 cm  $\pm$  4,03;  $F_{2;60} = 17,49$   $p < 0,0001$ ; Anexo Tabla A9) que en I26 (44 cm  $\pm$  3,36) y este fue significativamente mayor que en I64 (27,25 cm  $\pm$  0,2,09). No se encontraron diferencias debidas a la especie ( $F_{1;60} = 0,01$ ;  $p = 0,9269$ ; Anexo Tabla A9), ni a la humedad del suelo ( $F_{1;60} = 0,40$ ;  $p = 0,5320$ ; Anexo Tabla A9).

Tabla 4.1.2 - Pendientes, errores estándar e intervalos de confianza del 95% del crecimiento de la cantidad de hojas por macollas de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en invernáculo bajo tres condiciones de irradiación y dos de humedad del suelo. I64 = 64% de la irradiación solar incidente; I26 = 26% de la irradiación solar incidente; I4 = 4% de la irradiación solar incidente; M60 = 80-60% de humedad de suelo, M30 = 50-30% de humedad de suelo. Las unidades son log(hoja)/mes. Letras diferentes indican diferencias significativas entre pendientes según el test de Tukey ( $p > 0,05$ )

Especie	Irradiación	Humedad	Pendiente	EE	2,5%	97,5%
<i>Phleum alpinum</i>	I64 a	M60	0,051	0,029	-0,006	0,108
		M30	0,057	0,029	0,000	0,114
	I26 b	M60	0,008	0,029	-0,049	0,065
		M30	0,016	0,029	-0,041	0,073
	I4 c	M60	0,117	0,029	0,060	0,174
		M30	0,128	0,029	0,071	0,185
<i>Poa pratensis</i>	I64 a	M60	0,005	0,031	-0,055	0,065
		M30	0,038	0,029	-0,019	0,095
	I26 b	M60	0,034	0,029	-0,024	0,091
		M30	0,029	0,029	-0,028	0,086
	I4 c	M60	0,081	0,029	0,024	0,138
		M30	0,114	0,031	0,053	0,175

## Discusión

### Biomasa

Los resultados apoyan parcialmente la primera hipótesis. La biomasa total de *P. alpinum* en I64 fue 31% mayor que en I26, y 211% mayor que en I4. En el mismo tratamiento lumínico (I64), la biomasa total de *P. pratensis* fue 10% menor que en I26, y 198% mayor en I64 que en I4. Otros estudios han encontrado resultados similares, donde la biomasa desciende abruptamente a partir de cierto umbral en la disponibilidad de luz (Cruz 1997; Ryser y Eek 2000; Wahl 2001; Guglielmini y Satorre 2002; Baruch y Guenni 2007; Peri *et al.* 2007; Bassett *et al.* 2013).

Es normal que las plantas vean reducida su biomasa al disminuir la disponibilidad de luz (Dale y Causton 1992a; Dale y Causton 1992b; Eickmeier y Schussler 1994). No obstante, la reducción no fue directamente proporcional a la disminución en la disponibilidad de luz en ninguna de las especies (Figura 4.1.2). Sin embargo, en *P. alpinum* los cambios sí fueron proporcionales al logaritmo natural de la intensidad de luz. Este resultado podría deberse a que las plantas respondieron cambiando la proporción de área foliar (Figura 4.1.6). Estos resultados coinciden con lo visto en muchas otras especies y no coincide totalmente con lo esperado de

un equilibrio funcional (Poorter y Nagel 2000). Sería esperable que las plantas invirtieran más recursos en el órgano que adquiere el recurso limitante, en este caso las hojas (Bloom *et al.* 1985). Sin embargo, las plantas expuestas a baja disponibilidad de luz invirtieron más recursos en la biomasa de tallo, y redujeron la proporción de biomasa radical (Figura 4.1.4).

Probablemente, la irradiación en I4 estaría muy cerca del umbral de luz que les permite sobrevivir a estas especies, debido a que ambas mostraron una RGR muy cercana a  $0 \text{ g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  (Figura 4.1.3). De hecho, estas especies no muestran respuestas típicas de especies tolerantes a la sombra, como la de no aumentar la proporción de biomasa de tallo (Lambers *et al.* 2008), que en estas especies sí ocurrió (Figura 4.1.4). *Poa pratensis* es una especie que típicamente se encuentra en pastizales (Uchytel 1993), y *P. alpinum* se encuentra típicamente en prados de montaña, aunque también es posible encontrarla en bosques abiertos (Woodward 1979; Dzyubenko y Dzyubenko 2008; Onipchenko *et al.* 2009). Aumentar la biomasa de los tallos sería beneficioso en condiciones donde el sombreado se debe a plantas de tamaño y porte similar a la especie en cuestión, pero no para plantas que crecen dispersas debajo de árboles como es el caso de las plantas de sotobosque con una alta cobertura de copas (Lencinas *et al.* 2011). En comparación, *Osmorhiza depauperata* es capaz de crecer en intensidades de luz muy bajas comparables a I4 (Selzer *et al.* 2013).

Es llamativo que *P. pratensis* haya producido sensiblemente menos biomasa en I64 que en I26 por tratarse de una especie usada comúnmente para pasturas. Un fenómeno similar se encontró en *Dactylis glomerata* L. y *D. polygama* Horv. (Ryser y Eek 2000). Estos autores atribuyeron esta diferencia a que los fenotipos de sombra tenían una mayor PAF asociada a una longitud radical similar en ambos ambientes. Lo mismo podría estar ocurriendo en este caso, ya que la proporción de biomasa radical fue similar en abril (Figura 4.1.4), mientras que la PAF fue 126% mayor en I26 que en I64 (Figura 4.1.6a).

La segunda hipótesis fue apoyada por los resultados, aunque las diferencias debidas a los diferentes niveles de humedad del suelo fueron relativamente pequeñas con respecto a aquellas de la disponibilidad de luz (M60 fue 12% mayor

que M30). Este resultado es esperado, en un meta-estudio se encontró que la biomasa es afectada menos por el agua que por la disponibilidad de luz (Poorter y Nagel 2000).

Las diferencias de biomasa total entre especies fueron mayores en I64 e I4, donde en *P. alpinum* fue 50% y 44% mayor, respectivamente, que en *P. pratensis*. En I26 la diferencia fue de solo 3% (mayor en *P. alpinum* que en *P. pratensis*). Estos resultados podrían deberse a las diferencias encontradas entre especies en el AFE. En *P. alpinum*, el AFE en I64, I26 e I4 fue 22%, 4%, y 26% mayor, respectivamente, que en *P. pratensis* (Figura 4.1.6b). En otras especies se ha encontrado que las diferencias en las tasas de crecimiento relativas están correlacionadas con el AFE (Atkin *et al.* 1996; Poorter y van der Werf 1998; Poorter y Nagel 2000).

### **Tasa de Crecimiento Relativa**

Los valores de tasas de crecimiento relativas encontrados para *P. alpinum* y *P. pratensis* son bajos comparados con los de otros trabajos para estas especies (Grime y Hunt 1975; Atkin *et al.* 1996; Heide y Solhaug 2001). Sin embargo, en estos trabajos se usaron plántulas durante períodos más cortos de tiempo (2-7 semanas) en condiciones constantes de crecimiento, por lo que la tasa de crecimiento sería mayor debido a que las plantas pequeñas tienen proporcionalmente menor biomasa no productiva (Poorter y van der Werf 1998; Poorter y Nagel 2000).

Las diferencias en las tasas de crecimiento relativas debido a los diferentes niveles de irradiación coincidieron parcialmente con lo encontrado para la biomasa total (Figura 4.1.2; Figura 4.1.3). No se encontraron diferencias significativas en las tasas de crecimiento relativas entre I64 e I26 aunque la biomasa fue significativamente mayor en I64 que I26. Sin embargo, entre octubre y enero, la TCR fue 33% mayor en I64. Estas diferencias estadísticas podrían deberse a que para calcular la TCR se debe calcular sobre la media de las plantas y no sobre la biomasa individual de las plantas (Hunt *et al.* 2002), por lo que se disminuye sensiblemente el poder de las pruebas estadísticas. Las diferencias entre I64-I26 e I4 fueron de un orden de magnitud en el primer período, lo que confirmaría que las plantas en I4 estaban muy limitadas por la baja irradiación. Así mismo, en I4 el número de macollas planta<sup>-1</sup> aumentó lentamente en comparación con I64 e I26. Dado que la

tasa de crecimiento relativa es función del número de macollos y el peso medio por macollo (Sugiyama 1995), es razonable que en I4 la tasa de crecimiento relativa haya sido menor.

Se encontró que la tasa de crecimiento relativo disminuyó un 72% en el segundo período en *P. pratensis*. Esta disminución probablemente se deba a que las plantas en I64 prácticamente no crecieron en este período (Figura 4.1.2.). Si bien no se encontró una diferencia significativa en *P. alpinum*, también tendió a descender en el segundo período en un 44%. En general la tasa de crecimiento relativa disminuye al aumentar el tamaño de la planta debido al autosombreado o al aumento de estructuras de soporte no productivas (Poorter 2002).

En comparación, *O. depauperata* es capaz de mantener una TCR relativa incluso en ambientes con poca intensidad de luz al contrario de lo que sucede en *P. alpinum* y *P. pratensis* (Selzer *et al.* 2013). Las tasas de crecimiento de *O. depauperata* son mayores a las especies de gramíneas en condiciones de invernáculo. Pero, coincidiendo con estas especies, *O. depauperata* mostró una disminución de la TCR al final de la temporada de crecimiento (Selzer *et al.* 2013)

### **Proporciones de Biomasa**

La tercera hipótesis fue apoyada por los resultados. La proporción de biomasa foliar fue proporcionalmente mayor en I4 que en I64; 8-14% para *P. alpinum* y 11-12% para *P. pratensis* (Figura 4.1.4). Asimismo la proporción de biomasa de tallo también fue mayor en I4 que en I64 (24-25% mayor en *P. alpinum*; 16-19% en *P. pratensis*). En cuanto a la proporción de biomasa radical, la misma fue 33-39% y 32% mayor en I64 que en I4 en *P. alpinum* y *P. pratensis*, respectivamente. En todos los casos la proporción de distintas biomazas fue intermedia en I26. Estos cambios en la proporción de la biomasa debido a la influencia de la irradiación coinciden con otros estudios (Cruz 1997; Ryser y Eek 2000; Guglielmini y Satorre 2002; Baruch y Guenni 2007). La proporción de biomasa en cada compartimento cambia según la disponibilidad de los recursos, aumentando el órgano responsable de la captura del recurso más limitante (Bloom *et al.* 1985; Poorter y Nagel 2000).

Comparando con *O. depauperata*, la proporción de biomasa foliar es mayor que en las especies gramíneas; en condiciones de baja irradiación puede llegar a representar el 60% de la biomasa total y entre el 25-50% en condiciones de alta luminosidad (Selzer *et al.* 2013). Sin embargo, en este trabajo se incluyó la biomasa de los peciolo (que funcionan como órganos de sostén, de forma análoga al tallo en esta especie) dentro de la biomasa foliar por lo que el porcentaje de biomasa foliar seguramente es menor.

El área foliar resulto afectada por todos los factores. Aunque de diferente manera. El factor más influyente fue la luz, y aunque entre I4 e I26 no hubo diferencias esto se debió a distintas razones. En I4, la producción de área foliar probablemente estaría limitada por la poca cantidad de radiación fotosintéticamente activa en este tratamiento. Prueba de esto es que si bien las hojas eran más largas en I4 que en I64 el número de macollas fue menor y por tanto el número de hojas también lo fue dando como resultado una menor área foliar (Figura 4.1.5; Figura 4.1.8). En cambio, en I64 el área foliar estaría limitada para mantener el equilibrio entre la transpiración y el agua que pueden suministrar las raíces (Poorter y Nagel 2000). Resulta sorprendente que solo se haya encontrado un efecto de la humedad del suelo en I26 y no en I64, donde la humedad del suelo sería un factor más limitante. Quizás se deba a que en I64 otros factores sean más limitantes que la humedad del suelo (e.g. nutrientes) (Schultze *et al.* 2005).

Al igual que *P. alpinum* y *P. pratensis*, *O. depauperata* disminuyó su área foliar al aumentar la intensidad de luz. A diferencia de estas especies que en I4 disminuyeron su área foliar, *O. depauperata* duplicó su área foliar en I4 en comparación con I26 (Selzer *et al.* 2013).

El PAF y el AFE estuvieron muy correlacionados (Figura 4.1.6), porque el PAF es función del AFE y la proporción de biomasa foliar (Poorter y Nagel 2000). El AFE fue 170% y 102% mayor en I4 que en I64 e I26, respectivamente para *P. alpinum*, y 168% y 68% mayor en I4 que en I64 e I26, respectivamente para *P. pratensis*. Estos cambios son similares a los encontrados en muchas otras especies (Givnish 1988; Dale y Causton 1992a; Eickmeier y Schussler 1994; Grubb *et al.* 1996; Elemans 2004; Rünk y Zobel 2006; Duchoslav 2009; Bruna y de Andrade 2011). Esta respuesta al

sombreado les permite a las plantas aumentar el área foliar produciendo hojas más delgadas pero más grandes, sin tener que aumentar necesariamente la proporción de biomasa foliar (Poorter y Nagel 2000; Evans y Poorter 2001; Lambers *et al.* 2008).

### **Demografía y Crecimiento**

La luz es considerada como el recurso más limitante al crecimiento y reproducción de las plantas del sotobosque, probablemente porque sus efectos son más evidentes que el efecto de la humedad del suelo o los nutrientes (Burner y Belesky 2008). En este trabajo, se encontró un fuerte efecto de variación en las variables evaluadas debido a cambios en el porcentaje de irradiación solar, mientras que el efecto de la humedad del suelo fue nulo o muy tenue como para ser detectado. Sin embargo, fue posible observar algunas interacciones de la humedad con otros factores.

El número de macollas disminuyó sensiblemente al disminuir la irradiación. En promedio, el número de macollas fue 122% mayor en I64 e I26 que en I4. Estos resultados coinciden con lo encontrado en otras especies de gramíneas, como (1) *Brachiaria brizantha* (Hochst. Ex A. Rich.) Stapf., (2) *B. decumbens* (Stapf) R. Webster, (3) *B. dictyoneura* (Fig. & De Not.) Veldkamp (Baruch y Guenni 2007), (4) *Festuca rubra* L. (Skalova y Krahulec 1992), (5) *Lolium arundinaceum* (Schreb.) Darbysh. (Burner y Belesky 2008), (6) *Lolium perenne* (Gautier *et al.* 1999; Bahmani y Varlet Grancher 2000; Bahmani *et al.* 2000), (7) *Setaria viridis* L., (8) *S. pumila* (Poir.) Roem. & Schult. (ex *S. lutezens* (Weigl.) Hubb) (Bubar y Morrison 1984), (9) *Trichloris crinita* (Lag.) Parodi (Cavagnaro y Trione 2007), (10) *Paspalum dilatatum* Poir. y (11) *Schizachyrium scoparium* (Michx.) Nash (Monaco y Briske 2000; Monaco y Briske 2001).

El macollaje está bajo control genético pero es muy influenciado por el ambiente dado que requiere de una intensa actividad meristemática y elongación celular; estos procesos requieren energía y nutrientes (Gibson 2009). Esta respuesta es común en las gramíneas, ya que la disminución de la irradiación favorece la dominancia apical e inhibe el desarrollo de las yemas axilares (Deregibus *et al.* 1983; Murphy y Briske 1992). Sin embargo, el mecanismo por el cual las yemas son

inhibidas no está claro, aunque probablemente involucre el estado nutricional de la planta y un componente hormonal (Murphy y Briske 1992; Assuero y Tognetti 2010).

Al contrario, las plantas de ambas especies en I4 produjeron una longitud foliar total, en promedio, 20% mayor que I26 y 94% mayor que I64. Resultados similares se encontraron en *Festuca rubra* (Skalova y Krahulec 1992), *Lolium perenne* (Bahmani *et al.* 2000), *Brachiaria brizantha*, *B. humidicola* (Rendle) Schweickerdt. (Dias-filho 2000) y *Setaria viridis*, *S. pumila* (Bubar y Morrison 1984), *Paspalum dilatatum* y *Schizachyrium scoparium* (Monaco y Briske 2000; Monaco y Briske 2001). De la misma manera en que el sombreado reduce la iniciación del macollaje, el mismo produce un aumento de la longitud de las hojas, principalmente debido al aumento de la tasa de elongación, aunque también se produce un aumento en el tiempo en el cual la hoja se está expandiendo (Bahmani *et al.* 2000; Fournier *et al.* 2005). La cantidad de hojas en I4 fue 20% superior a I64 e I26, por lo que el aumento en el PAF de entre 115 y 225% entre tratamientos es debido principalmente al aumento del largo de hojas. En cambio, *O. depauperata* produce un número similar de hojas independientemente del ambiente donde esté creciendo (Selzer *et al.* 2013).

## **Conclusión**

Las plantas de *P. alpinum* y *P. pratensis* se aclimataron parcialmente a los diferentes niveles de irradiación. Si bien lograron sobrevivir en todos los tratamientos, su crecimiento disminuyó considerablemente en el tratamiento de menor irradiación. Las especies cambiaron su fenotipo de forma similar, ya que en general aumentaron la proporción de área foliar, mediante un aumento del área foliar específica y un aumento de la proporción de biomasa foliar, al disminuir la irradiación. Al mismo tiempo, aumentaron la proporción de biomasa de tallo y disminuyeron la proporción de biomasa radical. Las plantas en I26 lograron mantener una tasa de crecimiento relativa similar o superior a la de I64 mediante estos cambios, sin embargo los mismos no fueron suficientes para mantener la tasa de crecimiento relativa en I4.

Las plantas de *P. alpinum* produjeron mayor biomasa total que las de *P. pratensis* en las situaciones de mayor y menor irradiación. Quizá esto se deba a que la primera mostró mayor plasticidad que la segunda; esto es visible en que los porcentajes de cambio de las proporciones de los compartimientos de biomasa y área foliar fueron mayores en *P. alpinum* que en *P. pratensis*.

## **4.2. Fotosíntesis de *Poa pratensis* y *Phleum alpinum* bajo distintas intensidades lumínicas y contenidos hídricos del suelo**

### **Introducción**

La energía capturada en la fotosíntesis provee a las plantas casi toda la energía química, y es central para su habilidad de competir y reproducirse. Este proceso es directa y dramáticamente influenciado por la cantidad de luz que llega a las hojas (Givnish 1988). En general, la tasa fotosintética se incrementa al aumentar la luz durante el crecimiento (Givnish 1988; Lambers *et al.* 2008). Esto posibilita que las hojas aclimatadas a mayor irradiación tengan una mayor ganancia neta de carbono que las hojas aclimatadas a condiciones de baja irradiación (Sims y Pearcy 1994). A la inversa, las hojas que crecen en condiciones de baja irradiación como resultado de una reducida capacidad fotosintética, evidencian una menor tasa fotosintética (Evans 2004; Lambers *et al.* 2008). Compensando esta menor tasa fotosintética, las hojas aclimatadas a baja irradiación poseen una tasa de respiración y un punto de compensación lumínico menores que las hojas aclimatadas a irradiaciones mayores (Givnish 1988; Lambers *et al.* 2008).

Estos cambios en las plantas sometidas a diferente irradiación son debidos a la aclimatación a nivel morfológico y fisiológico. En las hojas expuestas a alta irradiación, a nivel morfológico las hojas aumentan su grosor, debido a un aumento de la cantidad o el grosor de las células en empalizada, en consecuencia disminuyendo su área foliar específica (Evans y Poorter 2001; Evans 2004). Sin embargo este aumento del grosor implica una disminución del área foliar, lo que se traduce en una menor interceptación de luz. A nivel fisiológico, los cambios incluyen menos clorofila por unidad de nitrógeno, una relación mayor de clorofila a/b, una mayor capacidad de transporte de electrones por unidad de clorofila, y una relación ligeramente mayor de capacidad de transporte de electrones por unidad de RUBISCO (Evans y Poorter 2001)

No existen estudios sobre la capacidad de la aclimatación fotosintética de *P. alpinum*; solo hay un trabajo en donde se ve el efecto de las diferentes temperaturas de crecimiento y el fotoperiodo (Heide y Solhaug 2001). En cambio, hay varias

contribuciones para *P. pratensis*, ya que constituye una especie de interés agronómico (Wilkinson *et al.* 1975; Van Huylbroeck y Van Bockstaele 2001). En uno de estos trabajos se estudiaron plantas de *P. pratensis* bajo condiciones de iluminación artificial, las cuales fueron podadas semanalmente a 5 cm, lo cual puede modificar la tasa de fotosíntesis (Gold y Caldwell 1990). En otro trabajo (Van Huylbroeck y Van Bockstaele 2001) se ensayaron porcentajes de irradiación de 100% y 65%, los cuales son muy altos comparados con los analizados en esta tesis, que se asemejan a los que es posible encontrar en condiciones naturales en bosques de *N. pumilio* bajo sistema de aprovechamiento forestal por retención variable y en un bosque primario (Figura 3.1.5).

El objetivo de este estudio fue determinar la plasticidad fotosintética de *P. alpinum* y *P. pratensis* frente a condiciones de irradiación y humedad del suelo contrastantes. La hipótesis de trabajo fue que la tasa de fotosíntesis neta máxima es mayor en las plantas aclimatadas a una irradiación alta que a una baja, mientras que el punto de compensación lumínico y la tasa de respiración en oscuridad siguen un patrón inverso.

## **Materiales y Métodos**

Las plantas que crecieron en invernáculo bajo las distintas condiciones de intensidad de luz y de humedad del suelo descritas en la sección anterior se utilizaron para medir la fotosíntesis neta. En cada fecha de muestreo se utilizaron 6 plantas por combinación de tratamiento de intensidad de luz y humedad del suelo.

Las mediciones de fotosíntesis se realizaron en tres fechas: diciembre, enero, y marzo. El flujo respiratorio neto de CO<sub>2</sub> fue medido con un analizador de gas infrarrojo (Model S151, Qubit Systems, Kingston, Ontario) con una cámara de hoja de 9 cm<sup>2</sup> y un medidor de flujo de gases termal electrónico (Figura 4.2.1). El instrumental es un sistema abierto que determina el flujo de CO<sub>2</sub> por mediciones diferenciales. Las mediciones fueron tomadas en condiciones controladas de laboratorio. La temperatura dentro de la cámara fue de 18,4°C±3,3 °C (media ± desvío estándar), la humedad de 37%±3,8% (media ± desvío estándar), y la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférica de 366±11 ppm.

La hoja más joven completamente expandida de cada planta fue seleccionada para las mediciones. Las curvas de respuesta de fotosíntesis a la luz fueron realizadas con 10 niveles de iluminación (0, 25, 50, 100, 250, 500, 750 y 1000  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Se permitió que las hojas se adapten a los cambios en la intensidad de luz desde el nivel anterior por 3-5 minutos y luego se procedió a tomar la medición. El muestreo de  $\text{CO}_2$  se realizó 500 veces por minuto y la medida se tomó cuando la medición se estabilizó por al menos 150 veces con una variación  $\pm 1\text{ppm}$  (Martinez-Pastur *et al.* 2007b).

Con los datos obtenidos a partir de las mediciones se ajustó un modelo mixto no lineal, debido a que los datos constituyen medidas repetidas (Potvin *et al.* 1990; Peek *et al.* 2002). La ecuación usada para modelar la respuesta fotosintética fue la de Mitscherlich (Ecuación 4.2.1) (Potvin *et al.* 1990).

#### Ecuación 4.2.1

$$A = A_{max}(1 - e^{A_{qe}(PFP-LCP)})$$

$A_{max}$  representa la asíntota de la fotosíntesis a nivel de la irradiación saturante,  $A_{qe}$  es la pendiente inicial a bajas intensidades de luz, LCP es la intercepción del eje de las abscisas cuando la fotosíntesis es igual a cero, PFP es el flujo de fotones fotosintéticos incidentes y A es la fotosíntesis neta, la variable de respuesta. Cada uno de los parámetros desconocidos tiene un significado fisiológico relacionado con la respuesta fotosintética de la planta. Los tres usados en el modelo identifican la tasa fotosintética a luz saturante ( $A_{max}$ ), el rendimiento cuántico aparente ( $A_{qe}$ ), y el punto de compensación lumínico de la fotosíntesis (LCP). Dado que los tres parámetros varían individualmente por planta, se asume que la media de estos parámetros varía por tratamiento y que estos coeficientes siguen una distribución normal multivariada. Lo último permite que  $A_{max}$ ,  $A_{qe}$  y LCP estén correlacionados, entonces una planta con una  $A_{max}$  por encima del promedio es esperable que posea una pendiente inicial ( $A_{qe}$ ) mayor al promedio.

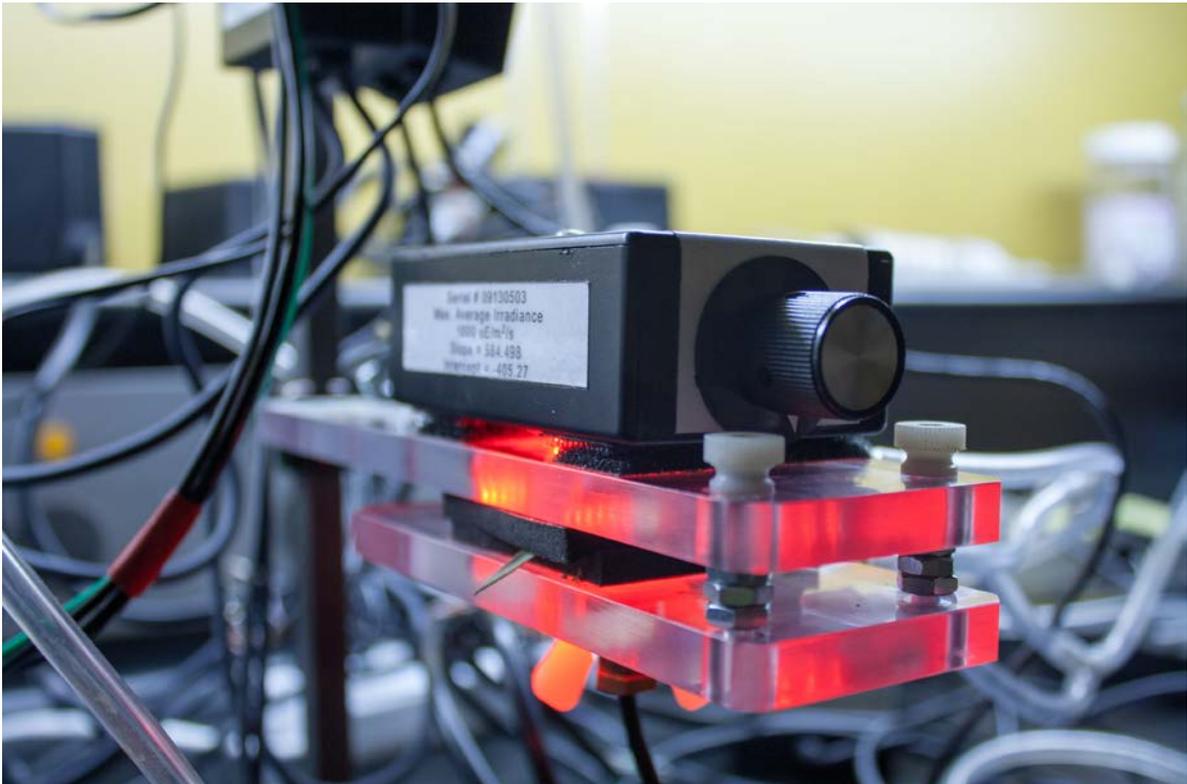


Figura 4.2.1 - Hoja de *P. alpinum* dentro de la cámara del aparato de medición de fotosíntesis y fuente lumínica.

### Análisis Estadístico

Como los residuales estaban correlacionados, se usó una matriz de correlación de promedio de ventana móvil de segundo orden (Pinheiro y Bates 2000). Además se detectó heterocedasticidad entre los residuales la cual se modeló con una función de varianzas exponencial, donde la varianza residual aumenta exponencialmente según el valor predicho (Pinheiro y Bates 2000; Lin *et al.* 2008).

Se usó un procedimiento de ajuste de modelo no lineales mixtos del paquete nlme (función nlme) (Pinheiro y Bates 2000) del software estadístico R (R Core Team 2012) para modelar las curvas de respuesta fotosintética. Las comparaciones múltiples se realizaron con el paquete multcomp (Hothorn *et al.* 2008; Bretz *et al.* 2011). Los gráficos se realizaron con el paquete ggplot2 (Wickham 2009).

## Resultados

Se encontró que la variación de  $A_{\max}$  varió conjuntamente según la irradiación, la especie y la fecha ( $F_{4;1404} = 3,20$ ;  $p = 0,0125$ ; Anexo Tabla A10). En *P. alpinum*, en todas las fechas muestreadas  $A_{\max}$  fue significativamente mayor en I64 que en I26, y estos resultaron mayores que I4 (Figura 4.2.2).  $A_{\max}$  varió con fechas muestreadas según la irradiación: en I64 e I26  $A_{\max}$  aumentó en enero con respecto a diciembre, y luego disminuyó en marzo con respecto a enero. En I4 no se detectaron diferencias entre las fechas (Tabla 4.2.1).

En cambio, en *P. pratensis*  $A_{\max}$  fue similar en I64 a I26 en diciembre y enero aunque hubo una tendencia a ser mayor en I64 (Figura 4.2.2). Y ambos fueron significativamente mayores a I4 en estos meses (Tabla 4.2.1). En marzo no se encontraron diferencias significativas en  $A_{\max}$  (Tabla 4.2.1).

**Tabla 4.2.1 - Medias de los parámetros fotosintéticos ( $\pm$  error estándar) de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* que crecieron en invernáculo bajo tres intensidades lumínicas: I64 = 64% de la irradiación solar, I26 = 26% de la irradiación solar, I4 = 4% de la irradiación solar.  $A_{\max}$  = fotosíntesis máxima.  $A_{qe}$  = rendimiento cuántico aparente, LCP = punto de compensación lumínico. En  $A_{\max}$  las letras diferentes indican diferencias significativas entre cada combinación de irradiación, fecha y especie según la prueba de Tukey. En  $A_{qe}$  y LCP las letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre fechas dentro de cada especie y las letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos de irradiación dentro de cada fecha y especie, ambas según la prueba de Tukey. Las medias están basadas en  $n = 6$ .**

Especie	Fecha	Irradiación	$A_{\max}$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	$A_{qe}$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ / $\mu\text{mol PPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	LCP ( $\mu\text{mol PPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )
<i>Phleum alpinum</i>	Diciembre	I64	8,91 $\pm$ 0,49 g	0,0064 $\pm$ 2,60E-04 A a	28,86 $\pm$ 2,04 A a
		I26	4,65 $\pm$ 0,48 d	0,0074 $\pm$ 6,40E-04 A b	20,99 $\pm$ 2,70 A b
		I4	2,22 $\pm$ 0,47 f	0,0088 $\pm$ 1,63E-03 A c	11,95 $\pm$ 4,79 A b
	Enero	I64	11,61 $\pm$ 0,50 b	0,0062 $\pm$ 2,17E-04 B a	21,67 $\pm$ 1,96 B a
		I26	6,36 $\pm$ 0,48 a	0,0068 $\pm$ 4,54E-04 B b	17,39 $\pm$ 2,48 B b
		I4	2,72 $\pm$ 0,48 ef	0,0082 $\pm$ 1,28E-03 B c	11,33 $\pm$ 4,34 B b
	Marzo	I64	7,35 $\pm$ 0,49 a	0,0056 $\pm$ 3,47E-04 B a	16,97 $\pm$ 2,56 B a
		I26	4,52 $\pm$ 0,48 d	0,0066 $\pm$ 6,81E-04 B b	12,35 $\pm$ 3,36 B b
		I4	2,38 $\pm$ 0,48 ef	0,0072 $\pm$ 1,32E-03 B c	10,72 $\pm$ 5,44 B b
<i>Poa pratensis</i>	Diciembre	I64	7,61 $\pm$ 0,48 a	0,0096 $\pm$ 5,30E-04 A a	14,59 $\pm$ 2,02 A a
		I26	6,35 $\pm$ 0,48 a	0,0098 $\pm$ 6,29E-04 A b	16,29 $\pm$ 2,10 A b
		I4	2,37 $\pm$ 0,47 ef	0,0127 $\pm$ 1,93E-03 A c	14,25 $\pm$ 3,18 A b
	Enero	I64	9,35 $\pm$ 0,48 c	0,0089 $\pm$ 4,21E-04 B a	14,52 $\pm$ 1,95 B a
		I26	7,87 $\pm$ 0,48 ac	0,0101 $\pm$ 5,48E-04 B b	9,10 $\pm$ 2,06 B b
		I4	2,59 $\pm$ 0,47 ef	0,0111 $\pm$ 1,72E-03 B c	8,16 $\pm$ 3,77 B b
	Marzo	I64	3,79 $\pm$ 0,48 de	0,0095 $\pm$ 1,01E-03 B a	12,94 $\pm$ 2,88 B a
		I26	3,86 $\pm$ 0,47 de	0,0101 $\pm$ 1,10E-03 B b	8,33 $\pm$ 2,99 B b
		I4	2,47 $\pm$ 0,47 ef	0,0118 $\pm$ 1,89E-03 B c	7,82 $\pm$ 3,76 B b

$A_{max}$  fue significativamente mayor en *P. alpinum* que en *P. pratensis* en I64 en todas las fechas muestreadas (Tabla 4.2.1). En I26 solo fue mayor en *P. pratensis* en diciembre. En I4 no se encontraron diferencias significativas entre especies. En enero y marzo no se encontraron diferencias significativas entre especies en I26 (Tabla 4.2.1).

En  $A_{qe}$  se encontraron diferencias entre luz, especie, y fechas.  $A_{qe}$  fue significativamente mayor en I4 que en I26 y en ambos significativamente mayor que en I64 en ambas especies ( $F_{2;1404} = 10,97$ ;  $p < 0,0001$ ; Anexo Tabla A10; Tabla 4.2.1). En diciembre  $A_{qe}$  fue significativamente mayor que en las siguientes fechas dentro de cada especie ( $F_{2;1404} = 23,86$ ;  $p < 0,0001$ ; Anexo Tabla A10; Tabla 4.2.1).  $A_{qe}$  fue significativamente mayor en *P. pratensis* que en *P. alpinum* ( $F_{1;1404} = 186,97$ ;  $p < 0,0001$ ; Anexo Tabla A10; Figura 4.2.2).

Se encontró que LCP fue significativamente mayor en I64 que en I26 e I4, y entre estos dos niveles de irradiación no se encontraron diferencias, aunque en todas las fechas las LCP en I4 fueron menores que en I26 ( $F_{2;1404} = 21,99$ ;  $p < 0,0001$ ;

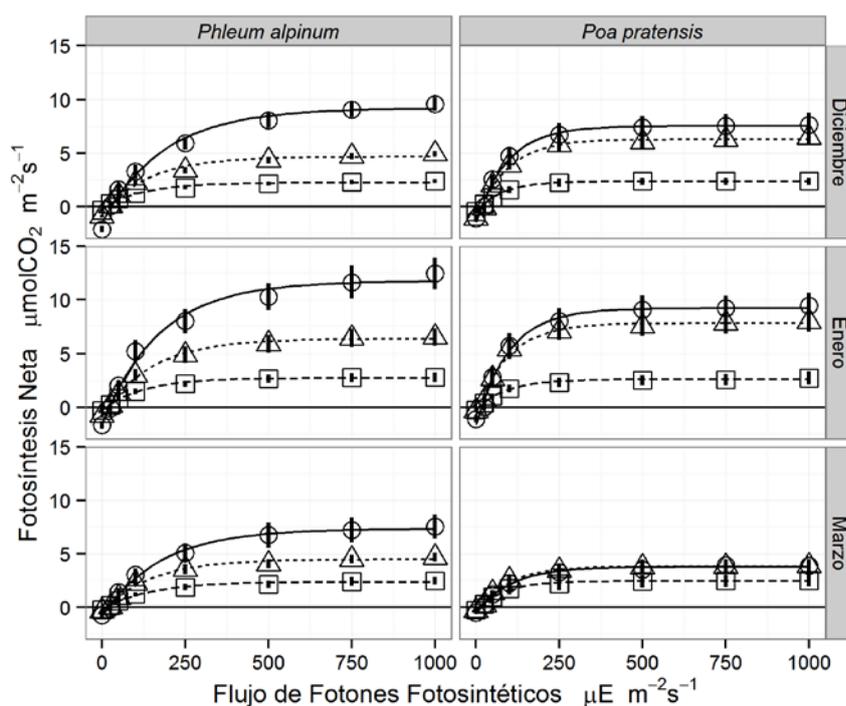


Figura 4.2.2 - Curvas de fotosíntesis de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* que crecieron en invernáculo bajo tres intensidades lumínicas. Cada símbolo es el promedio de  $n = 12$ . Las barras representan  $\pm$  un error estándar. Las líneas se construyeron a partir de los parámetros estimados por el modelo. I64 = 64% de la irradiación solar, línea continua y círculos; I26 = 26% de la irradiación solar, líneas punteadas y triángulos; I4 = 4% de la irradiación solar, líneas continuas y cuadrados.

Anexo Tabla A10; Tabla 4.2.1). En *P. pratensis* fue significativamente menor que en *P. alpinum* ( $F_{1;1404} = 57,73$ ;  $p < 0,0001$ ; Anexo Tabla A10; Tabla 4.2.1). En diciembre fue significativamente mayor que en enero y marzo dentro de cada especie ( $F_{2;1404} = 17,69$ ;  $p < 0,0001$ ; Anexo Tabla A10).

## Discusión

Las tasas de fotosíntesis neta encontradas estuvieron dentro del rango observado en otros estudios de *P. alpinum* (Heide y Solhaug 2001) y de *P. pratensis* (Heide *et al.* 1985; He *et al.* 1992; Hwangbo *et al.* 2003). Heide *et al.* (1985), sin embargo, realizaron estudios bajo diferentes irradiaciones.

Tanto las plantas de *P. alpinum* como las de *P. pratensis* mostraron que se aclimataron a los cambios en la irradiación. En ambas especies la tasa de fotosíntesis neta fue superior en I64 que en I26, y estos mayores que en I4. En *P. alpinum*, I64 fue entre 62 y 92% mayor que en I26, y este último fue entre 90 y 134% mayor que I4. Aunque en *P. pratensis* no se encontraron diferencias entre I64 e I26, el primero fue 19-20% mayor en diciembre y enero, y 2% menor que en I26 en marzo. En cambio, I26 fue entre 56% y 204% superior que en I4.

En comparación *O. depauperata*, *P. alpinum* y *P. pratensis* muestran  $A_{max}$  superior en los tratamientos I64 (54,8 y 15% respectivamente), e I26 (15,2 y 33,9% respectivamente). En cambio, en I4 *O. depauperata* tiene mayor  $A_{max}$  que las especies gramíneas (50,2 y 49,4%) (Lencinas *et al.* 2012).

En general el aumento de  $A_{max}$  se debe a un aumento del grosor de la hoja, debido a la elongación de las células del mesófilo (Ludlow y Wilson 1971 en Evans 2004), lo que da como resultados más cloroplastos, más enzimas y cambios en los fotosistemas (evidenciado por el cambio en las proporciones de clorofila a/b, ver sección 4.3). Por lo tanto, aumenta la capacidad de fotosíntesis por unidad de área (Evans y Poorter 2001). Las plantas de ambas especies modificaron su grosor en los diferentes tratamientos (ver sección anterior Figura 4.1.4). Bajo condiciones de mayor irradiación, es ventajoso que las plantas aumenten el grosor de las hojas. Esto les permite aumentar la capacidad de fotosíntesis por unidad de área disminuyendo la transpiración por unidad de biomasa, dado que en estos ambientes la

transpiración es mayor (Poorter y Nagel 2000). De hecho las plantas de *P. alpinum* en I64 tenían sus hojas parcialmente enrolladas, lo cual constituye un mecanismo de aclimatación a altas irradiaciones al disminuir la exposición de las hojas a la luz (Niinemets 2010)

El rendimiento cuántico aparente fue entre 10 y 30% mayor en I4 que en I26, y entre 24 y 38% mayor que en I64. Esto indica que las plantas en condiciones de menor irradiación utilizaron mejor la luz, llegando a  $A_{max}$  a menores valores de flujo de fotones. Los valores son bajos comparados con otros trabajos (Bazzaz y Carlson 1982; Sims y Pearcy 1989; Dias-filho 2002). Sin embargo, en estos trabajos la metodología y la manera en que se estimó el rendimiento cuántico fueron diferentes de lo efectuado en este estudio. En este trabajo los valores reportados son similares a un trabajo reciente (Aleric y Kirkman 2005). La reducción del rendimiento cuántico aparente podría estar indicando que hay foto-inhibición (Sims y Pearcy 1989); no obstante, ésta no resulta evidente observando los datos (Figura 4.2.2). De haberse encontrado este fenómeno a partir de cierto nivel de radiación la fotosíntesis neta bajaría en vez de mantenerse estable. Es decir que la curva no sería asintótica en  $A_{max}$ .

Otra alternativa es que la disminución en el rendimiento cuántico aparente esté indicando un cambio en la concavidad de la curva de respuesta fotosintética. A mayor rendimiento cuántico aparente la concavidad es mayor. En I4 la concavidad pareció ser mayor que en I26 y que en I64, y en *P. pratensis* fue mayor que en *P. alpinum* (Figura 4.2.2, Tabla 4.2.1). Las diferencias en el rendimiento cuántico aparente pueden deberse a que las plantas en I4 llegaron antes a una irradiación saturante respecto a las plantas en I26 e I64 (Figura 4.2.2). Estas diferencias les permitirían a las plantas utilizar la poca irradiación disponible en estos ambientes de baja luminosidad. Este cambio podría deberse a cambios en la concentración relativa de la ribulosa-bifosfato carboxilasa en relación a la cadena de transporte de electrones (Ogren 1993)

LCP fue entre 13 y 75% mayor en I64 que en I26 e I4; esto señala que las plantas en I4 e I26 pueden tener un balance positivo de carbono a menores

irradiaciones que las plantas en I64. Esto es ventajoso para plantas que crecen en ambientes sombreados donde la disponibilidad de luz es menor.

Este conjunto de respuestas fue similar al encontrado en otras especies, y es típico de la aclimatación del aparato fotosintético a las condiciones de sombra (Sims y Pearcy 1989; Chazdon 1992; Chazdon *et al.* 1996; Peek *et al.* 2002; Dias-filho 2002; Evans 2004; Niinemets y Valladares 2004; Aleric y Kirkman 2005).

En ambas especies se encontró un patrón temporal similar de  $A_{max}$  en I64 e I26, que en enero aumentó entre 23 y 37% con respecto a diciembre, y en marzo disminuyó entre 29 y 57% con respecto a enero. El aumento de la fotosíntesis en enero podría ser debido a un aumento de la temperatura, un fenómeno similar se encontró para *P. alpinum* expuesto a días largos (Heide y Solhaug 2001). El crecimiento en estas especies está controlado por el fotoperíodo y la temperatura: las temperaturas bajas y los días cortos inhiben el crecimiento de las hojas (Hay y Heide 1983; Heide *et al.* 1985; Hay y Pedersen 1986; Junntila y Heide 1997). La disminución en marzo podría ser debido a una disminución en el crecimiento. Esto se podría deber al acortamiento de los días y a una disminución de la temperatura. La reducción en el crecimiento determinaría una menor demanda de fotosintatos, dado que la fotosíntesis es influida por la fuerza que el crecimiento demanda carbono (Wardlaw 1990; Bazzaz y Grace 1997). Otra posibilidad es que las hojas en marzo hayan sido más viejas, ya que la edad de las hojas influye sobre la tasa de fotosíntesis (Woledge 1972)

LCP fue un 41% menor en enero y marzo que en diciembre en ambas especies. Estos cambios pueden deberse a que las hojas estaban más maduras en los meses posteriores ya que las hojas más jóvenes poseen un metabolismo más rápido (Lambers *et al.* 2008).

Los valores de LCP encontrados en *P. alpinum* son similares a los encontrados en *O. depauperata*; <1% en I64 e I26 y 10% mayor en *P. alpinum* en I4. Por el contrario, los de *P. pratensis* son menores a *O. depauperata* en I64 e I26 (37 y 27,7% respectivamente) y similares en I4 (>2% de diferencia) (Lencinas *et al.* 2012).

## **Conclusiones**

Ambas especies se aclimataron a los diferentes ambientes en donde crecieron. Se verificaron las respuestas típicas en las plantas a los cambios en la irradiación: al aumentar la irradiación aumentó la tasa máxima de fotosíntesis y el punto de compensación lumínico. Se encontraron variaciones temporales que afectaron estos valores, pero en *P. alpinum* no se modificó la relación de estos valores entre los diferentes tratamientos de irradiación. En cambio, en *P. pratensis* los cambios temporales determinaron que la tasa de fotosíntesis máxima fuese similar a la de marzo en todos los tratamientos.

### **4.3. Pigmentos de *Poa pratensis* y *Phleum alpinum* creciendo en invernáculo bajo distintas intensidades lumínicas y contenidos de humedad del suelo**

#### **Introducción**

Los pigmentos están relacionados integralmente con función fisiológica de las hojas. La clorofila absorbe la energía lumínica y la transfiere al aparato fotosintético. Los carotenoides también pueden contribuir con energía al sistema fotosintético (Lambers *et al.* 2008). Sin embargo, cuando la luz excede a la que se necesita para la fotosíntesis, los carotenoides que componen el ciclo de xantófilas disipan el exceso de energía, evitando de esta forma el daño al sistema fotosintético (Demmig-Adams y Adams 1996; Verhoeven *et al.* 1996; Sims y Gamon 2002).

Las hojas expuestas a luz solar directa son significativamente diferentes de las expuestas a la sombra (Woledge 1972; Lichtenthaler *et al.* 1982). El aparato fotosintético de las hojas asoleadas está adaptado para altas tasas de fotosíntesis (Givnish 1988; Sims y Pearcy 1991; Sims y Pearcy 1994; Niinemets y Valladares 2004). No solo exhibe una mayor capacidad de fotosíntesis en proporción a la clorofila y a los cloroplastos (Meter y Lichtenthaler 1981; Lichtenthaler *et al.* 1981; Lichtenthaler *et al.* 1982), sino que también difiere en la composición química y la ultra-estructura de los cloroplastos de hojas aclimatadas a la sombra. Los cloroplastos aclimatados a la luz solar directa contienen un menor contenido de clorofila por cloroplasto, mayores valores de la relación clorofila a/b (Demmig-Adams y Adams III 1992; Rosevear *et al.* 2001), una proporción más alta de  $\beta$ -carotenos (relación más bajas de xantófilas a  $\beta$ -carotenos) dentro de los carotenoides (Demmig-Adams y Adams 1996), y un mayor contenido de prenil-quinona (Lichtenthaler *et al.* 1981). Esto también corresponde a los cloroplastos de las hojas expuestas a la luz solar. Además, el menor contenido de la proteína del complejo de captura de luz-clorofila a/b está asociado con un menor número de grana y más pequeños, así como también a un menor contenido de lamelas de los cloroplastos por sección de cloroplasto (Lichtenthaler *et al.* 1982).

Debido a la importancia de los pigmentos para la función de las hojas, las variaciones en el contenido de los mismos pueden proveer información acerca del

estado fisiológico de aquellas. Por ejemplo, la clorofila tiende a declinar más rápidamente que los carotenoides cuando las plantas están bajo estrés o durante la senescencia de la hojas (Rosevear *et al.* 2001; Sims y Gamon 2002). Por otro lado, el estrés hídrico produce una disminución en la concentración de clorofilas por inhibición en su formación o un aumento en su catabolismo (Alberte y Thornber 1977; Begum y Paul 1993).

El objetivo de esta investigación fue estudiar los cambios en el contenido de pigmentos fotosintéticos que ocurren en las hojas de *P. alpinum* y *P. pratensis* al modificarse las condiciones de crecimiento, bajo tres intensidades de luz y dos niveles de humedad del suelo. Las hipótesis de trabajo fueron: 1) al aumentar la irradiación el contenido de clorofila disminuye, y las relaciones clorofila a/b y de carotenoides/clorofilas aumentan, 2) el contenido de clorofila disminuye al disminuir el contenido de humedad del suelo.

## **Materiales y Métodos**

Las plantas que crecieron en invernáculo bajo las distintas condiciones de intensidad de luz y de humedad del suelo descritas en la sección anterior se utilizaron para medir la fotosíntesis neta. En cada fecha de muestreo se utilizaron 6 plantas por combinación de tratamiento de intensidad de luz y humedad del suelo.

### **Medición de Pigmentos**

De la hoja más joven completamente expandida se cortaron trozos de longitud variable hasta alcanzar entre 0,1 y 0,3 g de peso. Luego se extrajeron los pigmentos en frío con acetona y tris (4:1 vol:vol, pH 7,8), se centrifugó para remover las partículas y el sobrenadante se usó para la determinación de pigmentos con espectrofotómetro en las longitudes de onda 470, 537, 647 y 663nm siguiendo la metodología de Sims y Gamon (2002). Las ecuaciones usadas para determinar los pigmentos, obtenidas de Sims y Gamon (2002), fueron las siguientes:

$$\text{Antocianinas} = 0,08173 A_{537} - 0,00697 A_{647} - 0,002228 A_{663}$$

**Ecuación 4.3.1**

$$\text{Chl}_a = 0,01373 A_{663} - 0,000897 A_{537} - 0,003046 A_{647}$$

Ecuación 4.3.2

$$Chl_b = 0,02405 A_{647} - 0,004305 A_{537} - 0,005507 A_{663}$$

Ecuación 4.3.3

$$Carotenoides = \frac{(A_{470} - (17,1 \times (Chl_a + Chl_b) - 9.479 \times Antocianinas))}{119,26}$$

Ecuación 4.3.4

Las unidades de todas las ecuaciones son  $\mu\text{mol ml}^{-1}$

A pesar que las antocianinas pueden ser calculadas con la ecuación 4.3.1, los resultados son poco confiables debido a la gran variación de las estructuras de las antocianinas, y que en buffer neutro la degradación es dependiente del tiempo (Sims y Gamon 2002).

Las unidades de los pigmentos se transformaron a  $\text{mmol m}^{-2}$  y a  $\text{mmol kg}^{-1}$ , y se derivaron: la clorofila total, como la sumatoria de clorofila a y b; la relación entre clorofila a y b (a/b), y la relación entre carotenoides y clorofila.

### Análisis Estadístico

Para cumplir con los supuestos de homocedasticidad y normalidad, en los datos de contenido de clorofilas y en la relación de clorofila a y b se aplicó raíz cúbica, y a la relación de carotenoides/clorofila se la elevó al cuadrado. Los datos luego fueron analizados con ANOVA de cuatro factores (Zar 1996): fecha (tres niveles: diciembre, enero, marzo), especie (dos niveles: *P. alpinum* y *P. pratensis*), luz (tres niveles: I4, I26, I64) y humedad (dos niveles: M30 y M60). En los casos donde se encontraron interacciones las mismas se analizaron gráficamente y se descompusieron en ANOVAs más simples. En caso de encontrar diferencias significativas se procedió a realizar un test de Tukey ( $p < 0,05$ ). Todos los análisis se realizaron con el software estadístico R (R Core Team 2012) y los gráficos con el paquete ggplot2 (Wickham 2009).

## Resultados

Se encontraron diferencias significativas debidas a la irradiación en todas las variables estudiadas. Sin embargo, los efectos difirieron según la especie para todas las variables, menos para la relación entre los carotenoides y la clorofila.

En general los contenidos de clorofila por área y por peso siguieron la misma tendencia (Figura 4.3.1). El contenido de clorofila total tanto por unidad de área como por unidad de biomasa fue mayor en *P. pratensis* que en *P. alpinum* solo en I26 ( $F_{1,178} = 6,58$ ,  $p = 0,0018$ ;  $F_{2,178} = 9,59$ ,  $p = 0,0001$ , respectivamente; Anexo Tabla A11; Figura 4.3.1). Considerando el efecto de la irradiación en cada especie, el contenido de clorofila total fue significativamente mayor en I4 e I26 que en I64 en *P. pratensis*. En cambio, en *P. alpinum* dicho contenido aumentó a medida que disminuyó la irradiación, siendo en I64 significativamente menor que en I4, y tomando valores intermedios en I26, que no difirieron significativamente de aquellos en I4 e I64, cuando la concentración se expresó por unidad de área (Figura 4.3.1a). Sí se encontraron diferencias significativas entre I26 y el resto de los tratamientos considerando la concentración de clorofilas totales por peso fresco (Figura 4.3.1b). El contenido de clorofila fue significativamente mayor en diciembre que en los meses de enero y marzo tanto en concentración por área como por peso fresco ( $F_{2,178} = 19,55$ ,  $p < 0,0001$ ;  $F_{2,178} = 20,78$ ;  $p < 0,0001$ ; Anexo Tabla A11; Tabla 4.3.1). Se encontró una interacción triple entre especie, irradiación y humedad del suelo ( $F_{2,178} = 3,93$ ;  $p = 0,021$  Anexo Tabla11 ). Sin embargo no se encontró ningún patrón distinguible, y con la prueba de Tukey no se encontraron diferencias entre las diferentes humedades para cada combinación de especie e irradiación.

**Tabla 4.3.1 - Medias  $\pm$  error estándar (n = 36) de concentración de clorofila total por mes de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en invernáculo. Letras diferentes indican diferencias entre meses según la prueba de Tukey ( $p < 0,05$ ).**

Clorofila total (mmol/m <sup>2</sup> )	Diciembre	Enero	Marzo
<i>Phleum alpinum</i>	0,31 $\pm$ 0,10 a	0,22 $\pm$ 0,07 b	0,23 $\pm$ 0,06 b
<i>Poa pratensis</i>	0,36 $\pm$ 0,11 a	0,28 $\pm$ 0,12 b	0,30 $\pm$ 0,12 b
Clorofila total (mmol/kg)	Diciembre	Enero	Marzo
<i>Phleum alpinum</i>	2,45 $\pm$ 1,01 a	1,69 $\pm$ 0,89 b	1,63 $\pm$ 0,76 b
<i>Poa pratensis</i>	2,51 $\pm$ 0,94 a	1,92 $\pm$ 0,78 b	2,11 $\pm$ 0,90 b

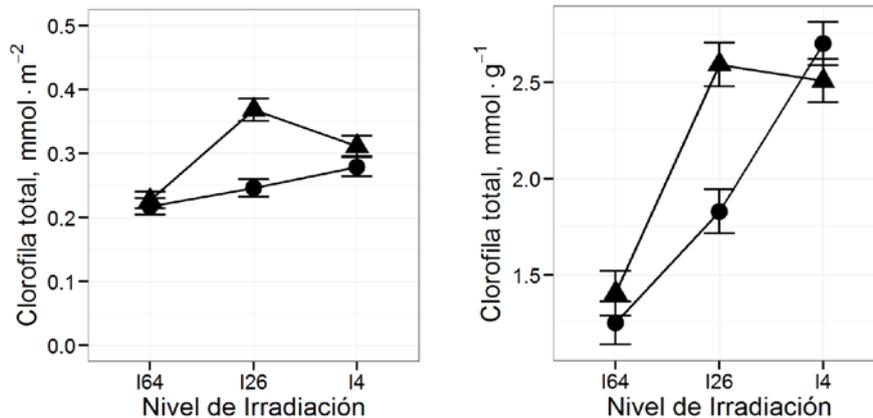


Figura 4.3.2 - Concentración de clorofilas totales por: a) unidad de área, y b) unidad de peso fresco de plantas de *Phleum alpinum* (círculos) y *Poa pratensis* (triángulos) creciendo en invernáculo bajo tres condiciones de irradiación: I64 = 64% de la irradiación solar, I26 = 26% de la irradiación solar, I4 = 4% de la irradiación solar. Los símbolos representan el promedio de n = 12. Las barras indican un error estándar.

La relación clorofila a/b varió con la luz, siendo mayor a mayor irradiación para ambas especies ( $F_{2;178} = 39,53$ ,  $p < 0,0001$ ; Anexo Tabla A11). Sin embargo se encontró una interacción entre irradiación y especie ( $F_{2;178} = 4,63$ ;  $p = 0,0109$ ; Anexo Tabla A11). Se debió a que en *P. alpinum* la relación fue igual en I26 que en I4 (Figura 4.3.2). No se encontró efecto del mes o de la humedad en la relación clorofila a/b ( $p > 0,10$ ; Anexo Tabla A11).

En cuanto a la relación entre carotenoides/clorofilas se encontró una interacción entre mes, especie y luz, debido a que solo se encontraron diferencias significativas entre especies en marzo en I26 ( $F_{4;178} = 3,41$ ;  $p = 0,01$ ; Anexo Tabla

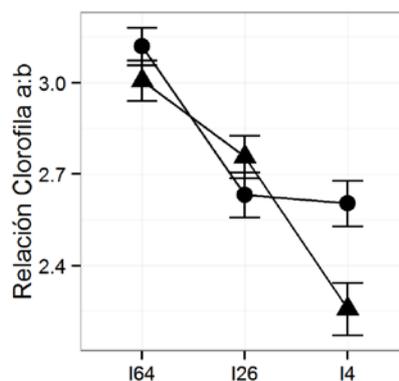


Figura 4.3.1 - Relación de clorofilas a/b de plantas de *Phleum alpinum* (círculos) y *Poa pratensis* (triángulos) creciendo en invernáculo bajo tres condiciones de irradiación: I64 = 64% de la irradiación solar, I26 = 26% de la irradiación solar, I4 = 4% de la irradiación solar. Los símbolos representan el promedio de n = 36. Las barras de error representan un error estándar.

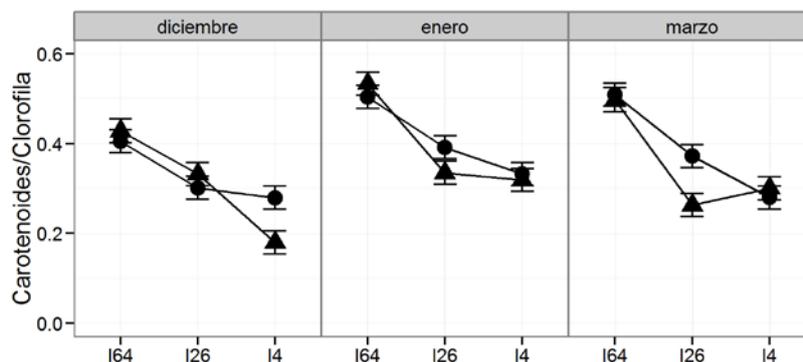


Figura 4.3.3 - Relación de carotenoides/clorofilas de plantas de *Phleum alpinum* (círculos) y *Poa pratensis* (triángulos) creciendo en invernáculo bajo tres condiciones de luz: I64 = 64% de la irradiación solar, I26 = 26% de la irradiación solar, I4 = 4% de la irradiación solar. Los símbolos representan el promedio de n = 12. Las barras de error representan un error estándar.

A11). En este caso, en *P. alpinum* fue mayor que en *P. pratensis* (Figura 4.3.3). En diciembre, la relación de carotenoides/clorofilas fue significativamente mayor en I64 que en I26 y en ambos mayores que en I4 (Figura 4.3.3). En enero y marzo la relación fue similar a diciembre, sin embargo no se encontraron diferencias entre I26 e I4 (Figura 4.3.3).

## Discusión

Los valores encontrados de clorofila total, entre 0,21 y 0,36 mmol m<sup>-2</sup>, están dentro del rango de otros estudios (Woledge 1972; Demig-Adams y Adams III 1992; Heide y Solhaug 2001; Sims y Gamon 2002). Sin embargo, los valores en *P. alpinum* (0,21 y 0,27 mmol m<sup>-2</sup>) son más bajos que los encontrados por Heide y Solhaug (2001) para esta misma especie (0,41 y 1,1 mmol m<sup>-2</sup>). Los valores encontrados en *P. pratensis* (0,22 y 0,36 mmol m<sup>-2</sup>) también son relativamente más bajos que los informados por Westbeek *et al.* (1999) (0,51 mmol m<sup>-2</sup>). Estos desacuerdos podrían deberse a diferencias en las condiciones de crecimiento de las plantas. En ambos experimentos citados las plantas crecieron en condiciones controladas de temperatura y luz. Además en los experimentos de Westbeek *et al.* (1999), las plantas crecieron en hidroponía. Este experimento, si bien fue realizado bajo condiciones artificiales de invernáculo, solo permitió un control parcial de las condiciones de luz y temperatura. Alternativamente, estas diferencias podrían estar reflejando variaciones en las condiciones nutricionales de las plantas (Marschner 2012).

Las concentraciones de clorofilas disminuyeron en *P. alpinum* en I26 (11%) e I64 (22%) comparado con I4. En *P. pratensis* dichas concentraciones disminuyeron 38% entre I64 e I26, y 15% entre I4 e I26, aunque en ninguna de las dos especies se encontraron diferencias significativas entre I26 e I4 (Figura 4.3.1). Los resultados encontrados coinciden con lo hallado en muchas especies de dicotiledóneas (Morgan y Smith 1979; Robison y McCarthy 1999; Meekins y McCarthy 2000; Dymova y Golovko 2007; Dai *et al.* 2009) y monocotiledóneas (Winter y Edwards 1982; Knapp y Gilliam 1985; Smith y Martin 1987; Dias-filho 2002; Cavagnaro y Trione 2007). Sin embargo, Van Huylenbroeck y Van Bockstaele (2001) informaron que la concentración de clorofila puede disminuir al disminuir la irradiación.

Estos cambios en la concentración de clorofilas permiten optimizar el uso del nitrógeno según la irradiación incidente (Niinemets *et al.* 1998; Evans y Poorter 2001), ya que este elemento es uno de los principales limitantes en el crecimiento de las plantas (Marschner 2012). A menor irradiación, la disponibilidad de luz se convierte en una limitante para el crecimiento de las plantas. Como resultado, durante la aclimatación, las plantas aumentan la concentración de clorofilas y proteínas relacionadas con los pigmentos (por ejemplo, proteínas de los fotosistemas). Esto permite aumentar la interceptación de los cuantos de luz (Niinemets *et al.* 1998; Niinemets 2010). Estos cambios contribuyen a mantener un balance adecuado entre los distintos procesos de la fotosíntesis, la captura de la luz, la cadena de transporte de electrones y las proteínas de la fase oscura de la fotosíntesis. Por otro lado, durante la aclimatación a altas irradiaciones aumenta el número de proteínas de la fase oscura de la fotosíntesis, (fundamentalmente Rubisco) que son las que limitan la fotosíntesis bajo condiciones de alto flujo de fotones fotosintéticos (Niinemets 2010).

La disminución de la proporción clorofila a/b es común, y el aumento de la relación carotenoides/clorofila está muy distribuida en todos los grupos de plantas (Winter y Edwards 1982; Knapp y Gilliam 1985; Demig-Adams y Adams III 1992; Demmig-Adams y Adams 1996; Rosevear *et al.* 2001; Dias-filho 2002). Estas diferencias son debidas a la respuesta de aclimatación de las hojas a la alta irradiación. Esto resulta en que las hojas poseen una cantidad mucho menor de proteínas “cosechadoras de luz” (LHCII) y un número mucho mayor de centros de

reacción en relación a la cantidad total de clorofila (Lichtenthaler *et al.* 1981). La menor proporción de proteínas LHCII, las cuales poseen una baja relación de clorofilas a/b de 1,1 – 1,3, en las hojas aclimatadas a alta irradiación da como resultado valores más altos para la relación de clorofilas a/b (con valores cercanos a 3 y 3,2) en las hojas de *P. alpinum* y *P. pratensis*. En contraste, las hojas que crecieron a menores irradiaciones, I26 e I4, tuvieron una relación menor de clorofilas a/b; los valores estuvieron entre 2,8-2,6 en I26, y entre 2,6-2,4 en I4. Esto indica una mayor proporción de proteínas LHCII. De igual manera, los mayores valores de la relación carotenoides/clorofilas se encontraron a mayor irradiación (Figura 4.3.3) y podrían ser explicadas por un menor contenido de LHCII. Las proteínas de clorofilas a/b del LCHII poseen valores menores de la relación carotenoides/clorofilas (entre 0,07 a 0,14) en comparación con las proteínas de los centros de reacción CPa y CPI (0,14 a 0,25) (Sarijeva *et al.* 2007). Los niveles más altos de LHCII en las hojas de I4 e I26, que invierten principalmente en la antena de pigmentos, están también asociados a las pilas de granas de tilacoides más altas y anchas; además el grado de apilamiento es mayor, también referido como un mayor grado de apresamiento de las membranas de los tilacoides (Wilkinson y Beard 1975; Meter y Lichtenthaler 1981; Lichtenthaler *et al.* 1982).

El aumento de la relación de carotenoides/clorofilas tiene la función de proteger el aparato fotosintético (Knapp y Gilliam 1985). En las plantas, las xantófilas, un grupo de compuestos dentro de los carotenoides, se interconvierten por medio de epoxidaciones entre sus varias formas, según el exceso de luz al que estén expuestas la hojas. Cuando hay exceso, se acumula zeaxantina, que es la forma más epoxidada. En cambio cuando el nivel de luz vuelve a ser bajo se acumula violaxantina, la forma más de-epoxidada pasando por anteraxantina (Johnson *et al.* 1993; Demmig-Adams y Adams 1996). La zeaxantina protege al aparato fotosintético aumentando la disipación del exceso de energía y en las hojas expuestas a altas irradiaciones aumenta la concentración de carotenoides; es interesante destacar que esta respuesta es independiente de la especie de la planta (Demig-Adams y Adams III 1992; Rosevear *et al.* 2001).

El descenso del 33% de la concentración de clorofila en enero y marzo con respecto a diciembre podría estar relacionado con la edad de las hojas. Woledge

(1972) encontró que la concentración de clorofilas disminuye con la edad de las hojas a partir que las mismas completan su extensión, y que esta disminución es más rápida en las hojas de plantas expuestas a bajos niveles de irradiación. Si bien se usaron hojas en la misma posición en cada fecha, es probable que las mismas difieran en edad y que las hojas en diciembre fuesen relativamente más jóvenes. Otra posibilidad es que la irradiación total fuese menor en diciembre que en enero y marzo, y por lo tanto la concentración de clorofila fuese mayor.

De igual manera, el aumento del 25-15% de la relación carotenoides/clorofilas en diciembre con respecto a enero y marzo, podría estar indicando un envejecimiento en las hojas; las clorofilas se degradan más rápidamente que los carotenoides (Sims y Gamon 2002).

No se encontró un efecto claro de la humedad del suelo sobre ninguna de las variables estudiadas, esto coincide parcialmente con lo encontrado para plantas de trigo donde tampoco se encontró un efecto de la humedad del suelo; la única excepción fue para la relación clorofila a/b la cual fue mayor en plantas regadas (Sarker *et al.* 1999). Una reducción en la formación de clorofila por el stress hídrico ha sido reportada en otros trabajos (Alberte y Thornber 1977; Begum y Paul 1993). Es probable que las plantas en M30 no estuvieran estresadas, ya que si bien el contenido hídrico fue menor en este tratamiento que en M60, el mismo está muy por encima del punto de marchitez permanente (Hendrickson y Veihmeyer 1945). Además, las plantas fueron regadas con igual frecuencia en ambos tratamientos aunque con menor cantidad de agua en M30 por lo que los efectos de la menor humedad del suelo podrían haber sido enmascarados por la frecuencia de riego.

## **Conclusiones**

Las plantas de *P. alpinum* y *P. pratensis* mostraron las respuestas típicas a los cambios en la irradiación. Al aumentar la irradiación disminuyó el contenido de clorofila tanto por área como por peso fresco, y aumentó la relación clorofila a/b y carotenoides/clorofila. Con el paso de los meses se encontró un leve efecto de la edad de las hojas. No se encontró un efecto neto de las diferentes humedades del suelo.



## Capítulo 5: Síntesis

El objetivo esta tesis fue determinar algunos de los cambios morfo-fisiológicos que permiten el crecimiento, desarrollo y reproducción de tres especies herbáceas, *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis*, en los ambientes de bosques de lenga modificados en Tierra del Fuego. También se realizó una experiencia con plantas en invernáculo para conocer de qué manera factores como el porcentaje de irradiación solar incidente y el contenido de humedad del suelo afectan individualmente a las plantas de *P. alpinum* y *P. pratensis*.

En el bosque aprovechado forestalmente mediante la prescripción de retención variable se identificaron tres situaciones donde las plantas crecieron. Dentro de la retención agregada (RA), en el borde de la retención dispersa con influencia del agregado (BRA) y en la retención dispersa (RD). Se comparó el crecimiento de estas plantas con el de aquellas que crecieron en un bosque primario (BP).

En invernáculo las plantas fueron sometidas a tres niveles de radiación incidente (I4, I26, I64), y dos niveles de contenido de humedad del suelo (M30 y M60).

Las intensidades lumínicas medidas siguieron el orden: RD > BRA > RA > BP. Las plantas de todas las especies modificaron su morfo-fisiología en los distintos ambientes. Los mecanismos por los cuales efectuaron estos cambios incluyeron modificaciones en el largo de las hojas, y por consiguiente su área foliar, aumentando en los ambientes con menor radiación (BP y RA). Asimismo, en estos ambientes disminuyó el macollaje y la cantidad de tallos, que en el caso de *O. depauperata* se desarrollaron a partir de órganos de almacenamiento subterráneo. Las plantas también incrementaron la densidad de longitud de raíces en respuesta al incremento en la disponibilidad de luz. Las diferencias entre especies se podrían deber a sus hábitos de crecimiento y a la proporción de raíces finas que producen.

En *O. depauperata* el grado de infección por micorrizas vesículo-arbusculares fue mayor que en las especies de gramíneas *P. alpinum* y *P. pratensis*. Para todas las especies se encontró que el grado de infección tendió a incrementarse al aumentar

la luz, aunque solo se encontró que fue significativamente menor en BP que en el resto de los ambientes.

Todas las especies produjeron mayor densidad de biomasa a medida que aumentó la irradiación. El orden de las especies estuvo inversamente relacionado con el tamaño del área basal, fue mayor en *O. depauperata* que en *P. alpinum* y *P. pratensis*. La cantidad de inflorescencias por unidad de área basal siguió la misma tendencia que la biomasa y no se encontraron cambios en la proporción de inflorescencias por unidad biomasa excepto en *P. alpinum*. En esta especie, esta variable fue menor en BP que en el resto de los ambientes. En *P. pratensis* el esfuerzo reproductivo fue mayor que en *O. depauperata* y *P. alpinum*.

En invernáculo se demostró que la variable más importante que modifica el crecimiento de estas plantas es la luz. Si bien lograron sobrevivir en todos los tratamientos, su crecimiento disminuyó considerablemente en el tratamiento de menor irradiación. Las especies cambiaron su fenotipo de forma similar, en general aumentaron la proporción de área foliar, mediante una ampliación del área foliar específica y un incremento de la proporción de biomasa foliar, al disminuir la irradiación. Al mismo tiempo, aumentaron la proporción de biomasa de tallo y disminuyeron la proporción de biomasa radical. Las plantas en I26 lograron mantener una tasa de crecimiento relativa similar o superior a la de I64 mediante estos cambios; sin embargo, los mismos no fueron suficientes para mantener la tasa de crecimiento relativa en I4.

Las plantas de *P. alpinum* produjeron mayor biomasa total que *P. pratensis* en I64 y I4. Quizá esto se deba a que la primera mostró una mayor plasticidad que la segunda.

Asimismo, *P. alpinum* y *P. pratensis* mostraron los cambios típicos a nivel fisiológico: al aumentar la irradiación aumentó la tasa máxima de fotosíntesis y el punto de compensación lumínico. Se encontraron variaciones temporales que afectaron estos valores, aunque en *P. alpinum* no se modificó la relación de estos valores entre los diferentes tratamientos de irradiación. En cambio, en *P. pratensis* los cambios temporales determinaron que la tasa de fotosíntesis máxima fuese similar en marzo en todos los tratamientos. Al aumentar la irradiación disminuyó el

contenido de clorofila tanto por área como por peso fresco, y aumentaron las relaciones clorofila a/b y carotenoides/clorofila.

Todos estos resultados indican que *O. depauperata*, *P. alpinum* y *P. pratensis* son capaces de aclimatarse a varias situaciones ambientales. Sin embargo, *O. depauperata* tiene una mejor capacidad de aclimatación a niveles de irradiación muy bajos (Lencinas *et al.* 2012b; Selzer *et al.* 2013), mientras que las especies de gramíneas apenas lograron sobrevivir dado que su crecimiento fue muy lento.

### **Implicancias para el manejo forestal**

Las prescripciones de corta para el manejo de la lenga están basadas en la apertura del dosel para propiciar la regeneración natural mejorando los niveles de humedad y radiación solar a nivel del sotobosque (Promis *et al.* 2010; Martínez Pastur *et al.* 2007). Sin embargo, estas mismas condiciones favorecen el crecimiento de las plantas del sotobosque (Martínez Pastur *et al.* 2002). En esta tesis se encontró que las especies estudiadas aumentaron su biomasa, número de inflorescencias, y densidad de longitud de raíces a medida que aumentó la radiación solar del ambiente.

Estas especies podrían actuar como facilitadores o competidoras (Heinemann y Kitzberger 2006). *Poa pratensis* y *P. alpinum* podrían ser competidoras de la regeneración debido a la alta densidad de raíces que producen en condiciones luminosas. Así mismo, es sabido que *P. pratensis* inhibe la germinación de semillas de especies herbáceas (Bosy y Reader 1995); es probable que algo similar suceda con las semillas de lenga impidiendo la instalación de la regeneración.

Según Heinemann y Kitzberger (2006) las especies del sotobosque podrían ser facilitadoras para el establecimiento de la regeneración al aumentar la supervivencia de los plantines de lenga (por ejemplo, protegiendo los plantines de temperaturas e irradiaciones extremas) pero actuar como competidoras al inhibir el crecimiento de los mismos (al competir por recursos). Podría esperarse que *P. pratensis* y *P. alpinum* fuesen competidores más efectivos en la competencia por agua y nutrientes debido a la alta densidad de su longitud de raíces. Sin embargo,

Martínez Pastur *et al.* (2011) encontraron que un porcentaje mayor al 50% de cobertura del sotobosque favoreció la regeneración, quizás al reducir el impacto de agentes estresantes. Las gramíneas favorecieron más el crecimiento de la regeneración y renovales que las dicotiledóneas. En dicho trabajo, no se propusieron explicaciones para estas variaciones. Estos dos grupos de plantas difieren en la forma y disposición de las hojas lo que puede resultar en diferencias en la interceptación de la luz (Niinemets 2010). Quizá esto esté indicando que en estos bosques la competencia por la luz sea más importante que la competencia por los nutrientes y el agua. Estudios de competencia entre estas especies contribuirían a dilucidar las razones de estas diferencias.

### **Implicancias para la conservación de las especies**

Los bosques australes de lenga de Argentina y Chile son reconocidos como una de las áreas más prístinas y mejor conservadas del mundo (Lencinas *et al.* 2012a). Comparada con otros bosques de regiones templadas, las comunidades vegetales de los bosques de lenga de Tierra del Fuego tienen una baja riqueza de especies (Christensen y Emborg 1996; Elliott *et al.* 1997; Jenkins y Parker 1999; Martínez Pastur *et al.* 2002; Lencinas *et al.* 2011). De la conservación de estas comunidades depende el resto de los componentes del ecosistema como aves e insectos (Spagarino *et al.* 2001; Deferrari *et al.* 2001)

En esta tesis todas las especies estudiadas resultaron favorecidas por la apertura del dosel producida por el aprovechamiento forestal. Las mismas aumentaron su biomasa y la cantidad de inflorescencias producidas. Además, pudieron persistir en todos los ambientes, por lo que todas las especies podrían sobrevivir al ciclo completo de manejo forestal. Sin embargo, la continuidad de *P. pratensis* y *P. alpinum* en bosques cerrados puede ser difícil debido al bajo potencial de crecimiento que mostraron estas especies en el experimento de invernáculo.

Por otro lado, *P. pratensis*, una especie exótica, podría llegar a ser considerada una maleza debido a su gran capacidad de expandirse vegetativamente por medio de largos rizomas. Esta característica, sumada a su habilidad para impedir la germinación de semillas de otras especies, podría afectar no solo a la regeneración del bosque sino a la persistencia de otras especies de la comunidad. Debido a su alta

dependencia de la disponibilidad de luz para el crecimiento se deberían aplicar aquellos tratamientos que favorezcan un rápido restablecimiento de la cobertura del dosel arbóreo. En cambio, *P. alpinum* y *O. depauperata* no poseen estas características que le permiten a *P. pratensis* invadir nuevos espacios rápidamente. Sería importante realizar investigaciones con otras especies del sotobosque ya que estas tres especies son unas pocas del total de 24 especies, entre nativas y exóticas, que habitan el sotobosque (Lencinas *et al.* 2011). De especial interés son aquellas especies que ven disminuida su frecuencia luego del tratamiento forestal, ya que estas especies podrían estar en peligro de extinguirse localmente. Además de estos estudios auto-ecológicos, es necesario hacer estudios de competencia entre las distintas especies del sotobosque y la lenga para conocer en qué magnitud estas especies pueden afectar la regeneración del bosque.

# Bibliografía

- Aikio S, Rämö K, Manninen S (2009) Dynamics of biomass partitioning in two competing meadow plant species. *Plant Ecology* 205:129–137.
- Alberte RS, Thornber JP (1977) Water stress effects on the content and organization of chlorophyll in mesophyll and bundle sheath chloroplasts of maize. *Plant Physiology* 59:351–353.
- Aleric K, Kirkman L (2005) Growth and photosynthetic responses of the federally endangered shrub, *Lindera melissifolia* (Lauraceae), to varied light environments. *American Journal of Botany* 92:682–689.
- Amijee F, Tinker PB, Stribley DP (1989) The development of endomycorrhizal root systems. VII. A detailed study of effects of soil phosphorus on colonization. *New Phytologist* 111:435–446.
- Assuero S, Tognetti J (2010) Tillering regulation by endogenous and environmental factors and its agricultural management. *The Americas Journal of Plant Science and Biotechnology* 4:35–48.
- Atkin OK, Botman B, Lambers H (1996) The causes of inherently slow growth in alpine plants: an analysis based on the underlying carbon economies of alpine and lowland *Poa* species. *Functional Ecology* 10:698–707.
- Aussenac G (2000) Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* 57:287–301.
- Baeten L, Vanhellemont M, De Frenne P, De Schrijver A, Hermy M, Verheyen K (2010) Plasticity in response to phosphorus and light availability in four forest herbs. *Oecologia* 163:1021–1032.
- Bahmani I, Hazard L, Varlet-Grancher C, Betin M, Lemaire G, Matthew C, Thom ER (2000) Differences in tillering of long- and short-leaved perennial ryegrass genetic lines under full light and shade treatments. *Crop Science* 40:1095–1102.
- Bahmani I, Varlet Grancher C (2000) Post flowering tillering in contrasting light environments of two New Zealand perennial ryegrass cultivars with different perennation strategies. *Grass and Forage Science* 55:367–371.
- Bakker ES, Olf H, Vandenberghe C, De Maeyer K, Smit R, Gleichman JM, Vera, FWM (2004) Ecological anachronisms in the recruitment of temperate light-demanding tree species in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology* 41:571–582.
- Barden L (1987) Invasion of *Microstegium vimineum* (Poaceae), an exotic, annual, shade-tolerant, C4 grass, into a north carolina floodplain. *American Midland Naturalist* 118:40–45.
- Barrera MD, Frangi JL, Richter LL, Perdomo MH, Pinedo, LB (2000) Structural and functional changes in *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in

- Tierra del Fuego, Argentina.  
Journal Vegetation Science  
11:179–188.
- Barni E, Siniscalco C (2000) Vegetation dynamics and arbuscular mycorrhiza in old-field successions of the Western Italian Alps. *Mycorrhiza* 10:63–72.
- Baruch Z, Guenni O (2007) Irradiance and defoliation effects in three species of the forage grass *Brachiaria*. *Tropical Grasslands* 41:269–276.
- Bassett I, Paynter Q, Beggs J (2013) Effect of artificial shading on growth and competitiveness of *Alternanthera philoxeroides* (alligator weed). *New Zealand Journal of Agricultural Research* 54:251–260.
- Bazzaz FA, Carlson RW (1982) Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia* 54:313–316.
- Bazzaz FA (1996) *Plants in Changing Environments: linking physiological, population and community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, 320p.
- Bazzaz FA, Grace J (1997) *Plant Resource Allocation*. Academic Press, San Diego, USA, 305 p.
- Bazzaz FA, Ackerly DD, Reekie EG (2000) Reproductive allocation in plants. En: Fenner M (ed) *Seed: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2nd Ed. CAB International, Wallingford, UK, pp 1–30
- Beard J (1997) Shade stresses and adaptation mechanisms of turfgrasses. *International Turfgrass Society Research Journal* 8:1186–1195.
- Becklin KM, Pallo ML, Galen C (2012) Willows indirectly reduce arbuscular mycorrhizal fungal colonization in understory communities. *Journal of Ecology* 100:343–351.
- Begum FA, Paul NK (1993) Influence of soil moisture on growth, water use and yield of mustard. *Journal of Agronomy and Crop Science* 170:136–141.
- Beuselinck PR, Bouton JH, Lamp WO, Matches AG, Mccaslin MH, Nelson CJ, Rhodes LH, Sheaffer CC, Volenec JJ (1994) Improving legume persistence in forage crop systems. *Journal of Production Agriculture* 7:311–322.
- Bilbrough CJ, Caldwell MM (1995) The effects of shading and N status on root proliferation in nutrient patches by the perennial grass *Agropyron desertorum* in the field. *Oecologia* 103:10–16.
- Birch CJ, Vos J, Kiniry J, Bos HJ, Elings A (1998) Phyllochron responds to acclimation to temperature and irradiance in maize. *Field Crops Research* 59:187–200.
- Bloom AJ, Chapin FSI, Mooney HA (1985) Resource limitation in plants-an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:363–392.
- Boeker P (1974) Root development of selected turfgrass species and cultivars. *Proceedings of the*

- Second International Turfgrass Research Conference. pp 55–61. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Madison, 602 p.
- Bonino N, Pelliza Sbriller A (1991) Composición botánica de la dieta del guanaco (*Lama guanicoe*) en dos ambientes contrastantes de Tierra del Fuego, Argentina. *Ecología Austral* 1:97–102.
- Bonser SP, Aarssen LW (2003) Allometry and development in herbaceous plants: functional responses of meristem allocation to light and nutrient availability. *American Journal of Botany* 90:404–412.
- Bosy JL, Reader RJ (1995) Mechanisms underlying the suppression of forb seedling emergence by grass (*Poa pratensis*) litter. *Functional Ecology* 9:635–639.
- Bradford KJ, Hsiao TC (1982) Stomatal behavior and water relations of waterlogged tomato plants. *Plant Physiology* 70:1508–13.
- Bravo O, Busso CA, Lencinas MV, Martínez Pastur GJ (2002) Caracterización de suelos en bosques de *Nothofagus* y sus ambientes asociados en Tierra del Fuego. *Actas del XVIII Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo. Puerto Madryn*, p 110.
- Bretz F, Hothorn T, Westfall P (2011) Multiple comparisons using R. *Technometrics* 6:241.
- Briske DD, Richards JH (1995) Plant responses to defoliation: a physiological, morphological and demographic evaluation. En: Bedunah DJ, Sosebee RE (eds) *Wildland Plants: Physiological ecology and developmental morphology*. Society for Range Management, Denver, Colorado, pp 635–710.
- Briske DD, Derner JD (1998) Clonal biology of caespitose grasses. En: Cheplick GP (ed) *Population Biology of Grasses*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 106–134.
- Bristow KL, Campbell GS (1984) On the relationship between incoming solar radiation and daily maximum and minimum temperature. *Agricultural and Forest Meteorology* 31:159–166.
- Bruna EM, de Andrade AS (2011) Edge effects on growth and biomass partitioning of an amazonian understory herb (*Heliconia acuminata*; Heliconiaceae). *American Journal of Botany* 98:1727–1734.
- Brundrett M, Bougher N, Dell B, Grove T, Malajczuk N (1996) Working with Mycorrhizas in Forestry and Agriculture. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra.
- Brundrett M (2004) Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 79:473–95.
- Bubar C, Morrison I (1984) Growth responses of green and yellow foxtail (*Setaria viridis* and *S. lutescens*) to shade. *Weed Science* 32:774–780.
- Burner DM, Belesky DP (2008) Relative effects of irrigation and intense shade on productivity of

- alley-cropped tall fescue herbage. *Agroforestry Systems* 73:127–139.
- Busso CA, Mueller RJ, Richards JH (1989) Effects of drought and defoliation on bud viability in two caespitose grasses. *Annals of Botany* 63:477–485.
- Busso CA, Bolletta AI (2007) Perennial grasses of different successional stages under various soil water inputs: do they differ in root length density? *Interciencia* 32:206–212.
- Byrle DR, Eissenstat D (2005) Respiratory costs of mycorrhizal associations. En: Lambers H, Ribas-Carbo M (eds) *Plant Respiration From Cell to Ecosystem*. Springer, Berlin, 250 p.
- Caldentey J, Mayer H, Ibarra M, Promis A (2008) The effects of a regeneration felling on photosynthetic photon flux density and regeneration growth in a *Nothofagus pumilio* forest. *European Journal of Forest Research* 128:75–84.
- Callaway RM (2007) Direct mechanisms for facilitation. En: *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer Netherlands, Dordrecht, Netherlands, pp 17–116.
- Canham C, Kobe R, Latty E, Chazdon R (1999) Interspecific and intraspecific variation in tree seedling survival: effects of allocation to roots versus carbohydrate reserves. *Oecologia* 121:1–11.
- Casal JJ, Sánchez RA, Deregibus VA (1987) Tillering responses of *Lolium multiflorum* plants to changes of red/far-red ratio typical of sparse canopies. *Journal of Experimental Botany* 38:1432–1439.
- Casal JJ (1988) Light quality effects on the appearance of tillers of different order in wheat (*Triticum aestivum*). *Annals of Applied Biology* 112:167–173.
- Cavagnaro JB, Trione SO (2007) Physiological, morphological and biochemical responses to shade of *Trichloris crinita*, a forage grass from the arid zone of Argentina. *Journal of Arid Environments* 68:337–347.
- Cavieres LA, Fajardo A (2005) Browsing by guanaco (*Lama guanicoe*) on *Nothofagus pumilio* forest gaps in Tierra del Fuego, Chile. *Forest Ecology Management* 204:237–248.
- Chaves MM (2002) How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. *Annals of Botany* 89:907–916.
- Chazdon RL (1992) Photosynthetic plasticity of two rain forest shrubs across natural gap transects. *Oecologia* 92:586–595.
- Chazdon RL, Pearcy RW, Lee DW, Fetcher N, Mulkey SS, Smith AP (1996) Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. *Oecologia* 92:586–595.
- Cheng W, Coleman D C, Box J E (1990) Root dynamics, production and distribution in agroecosystems on the georgia piedmont using minirhizotrons. *Journal of Applied Ecology* 27:592–604.

- Cheng Y, Han Y, Wang Q, Wang Z (2006) Seasonal dynamics of fine root biomass, root length density, specific root length, and soil resource availability in a *Larix gmelinii* plantation. *Frontiers of Biology in China* 3:310–317.
- Cheplick GP (2006) A modular approach to biomass allocation in an invasive annual (*Microstegium vimineum*; Poaceae). *American Journal of Botany* 93:539–545.
- Christensen M, Emborg J (1996) Biodiversity in natural versus managed forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 85:47–51.
- Clapperton MJ, Reid DM (1992) A relationship between plant growth and increasing va mycorrhizal inoculum density. *New Phytologist* 120:227–234.
- Clinton BD, Vose JM (1996) Effects of *Rhododendron maximum* L. on *Acer rubrum* L. seedling establishment. *Castanea* 61:38–45.
- Collado L, Farina S (2006) El Bosque de Tierra del Fuego: Caracterización, regiones ecológicas, actividad forestal, problemáticas y desafíos actuales. Subsecretaría de Recursos Naturales, Dirección de Bosques, Ushuaia, 24 p.
- Collantes MB, Anchorena J (1993) Las malezas exóticas y plantas escapadas de cultivo en la región de estepa de Tierra del Fuego. *Parodiana* 8:213–217.
- Colmer TD, Greenway H (2005) Oxygen transport, respiration and anaerobic carbohydrate catabolism in roots in flooded soils. En: Lambers H, Ribas-Carbo M (eds) *Plant Respiration From Cell to Ecosystem*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp 137–154.
- Colmet-Daage F, Irisarri J, Lanciotti ML (1991) Suelos con aluminio activo and montmorillonita, clorita, illita, vermiculita, interestratificados regulares o irregulares. *Convenio Franco-Argentino INTA ORSTOM*, Bariloche, 174 p.
- Connell JH, Slatyer RO (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111:1119–1144.
- Craine J, Wedin D, Chapin FSI, Reich PB (2002) Relationship between the structure of root systems and resource use for 11 North American grassland plants. *Plant Ecology* 165:85–100.
- Cruz P (1997) Effect of shade on the carbon and nitrogen allocation in a perennial tropical grass, *Dichanthium aristatum*. *Journal of Experimental Botany* 48:15–24.
- Cui M, Caldwell MM (1997) Shading reduces exploitation of soil nitrate and phosphate by *Agropyron desertorum* and *Artemisia tridentata* from soils with patchy and uniform nutrient distributions. *Oecologia* 109:177–183.
- Dai Y, Shen Z, Liu Y, Wang L, Hannaway D, Lu H (2009) Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg.

- Environmental and Experimental Botany 65:177–182.
- Dale MP, Causton DR (1992a) The ecophysiology of *Veronica chamaedrys*, *V. montana* and *V. officinalis*. I. Light quality and light quantity. *Journal of Ecology* 80:483–492.
- Dale MP, Causton DR (1992b) The ecophysiology of *Veronica chamaedrys*, *V. montana* and *V. officinalis* III. effects of shading on the of biomass allocations - a field experiment phenology. *Journal of Ecology* 80:505–515.
- Davis MH, Simmons SR (1994) Tillering response of barley to shifts in light quality caused by neighboring plants. *Crop Science* 34:1604–1610.
- Deferrari G, Camili3n C, Mart3nez Pastur GJ, Luis Peri P (2001) Changes in *Nothofagus pumilio* forest biodiversity during the forest management cycle. 2. Birds. *Biodiversity and Conservation* 10:2093–2108.
- Demmig-Adams B, Adams WW (1996) Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta* 198:460–470.
- Demig-Adams B, Adams III WW (1992) Carotenoid composition in sun and shade leaves of plants with different life forms. *Plant, Cell and Environment* 15:411–419.
- Deregibus V. A, Sanchez RA, Casal JJ (1983) Effects of light quality on tiller production in *Lolium spp.* *Plant Physiology* 72:900–2.
- Derner JD, Briske DD (1999) Intraclonal regulation in a perennial caespitose grass: a field evaluation of above- and below-ground resource availability. *Journal of Ecology* 87:737–747.
- Dias-filho MB (2000) Growth and biomass allocation of the C4 grasses *Brachiaria brizantha* and *B. humidicola* under shade. *Pesquisa Agropecu3ria Brasileira* 35:2335–2341.
- Dias-filho MB (2002) Photosynthetic light response of the C4 grasses *Brachiaria brizantha* and *B. humidicola* under shade. *Scientia Agricola* 59:65–68.
- Ditomaso JM, Kyser GB, Piroosko CB (2003) Effect of light and density on yellow starthistle (*Centaurea solstitialis*) root growth and soil moisture use. *Weed Science* 51:334–341.
- Dodd M, McGowan A (2005) Effects of variation in shade level, shade duration and light quality on perennial pastures. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 48:37–41.
- Duchoslav M (2009) Effects of contrasting habitats on the phenology, seasonal growth, and dry-mass allocation pattern of two bulbous geophytes (Alliaceae) with partly different geographic ranges. *Polish Journal of Ecology* 57:15–32.
- Duccid MG, Murace M, Cellini JM (2005) Diversidad f3ngica en el filoplano de *Osmorhiza spp.* relacionado con el sistema de regeneraci3n empleado en bosques de *Nothofagus pumilio* en Tierra

- del Fuego, Argentina. Bosque (Valdivia) 26:33–42.
- Dymova OV, Golovko TK (2007) Pigment apparatus in *Ajuga reptans* plants as affected by adaptation to light growth conditions. Russian Journal of Plant Physiology 54:39–45.
- Dzyubenko NI, Dzyubenko EA (2008) *Phleum alpinum*. Interactive Agricultural Ecological Atlas of Russia and Neighboring Countries. Economic Plants and their Diseases, Pests and Weeds [http://www.agroatlas.ru/en/content/related/Phleum\_alpinum/]
- Eickmeier WG, Schussler EE (1994) Responses of the spring ephemeral *Claytonia virginica* L. to light and nutrient manipulations and implications for the “vernal-dam” hypothesis. Bulletin of the Torrey Botanical Club 120:157–165.
- Elemans M (2004) Light, nutrients and the growth of herbaceous forest species. Acta Oecologica 26:197–202.
- Elliott KJ, Boring LR, Swank WT, Haines BR (1997) Successional changes in plant species diversity and composition after clearcutting a southern Appalachian watershed. Forest Ecology and Management 92:67–85.
- Evans JR (2004) Developmental constraints on photosynthesis: effects of light and nutrition. En: Baker NR (ed) Photosynthesis and the Environment. Kluwer Academic Publishers, New York, Boston, Dordrecht, London, Moscow, pp 281–304
- Evans JR, 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.
- Fitter AH, Graves JD, Self GK, Brown TK, Bogie DS, Taylor K (1998) Root production, turnover and respiration under two grassland types along an altitudinal gradient: influence of temperature and solar radiation. Oecologia 114:20–30.
- Flessner TR, Trindle JDC (2003) Propagation protocol for production of *Phleum alpinum* L. seeds (seed); USDA NRCS - Corvallis Plant Materials Center, Corvallis, Oregon. En: Native Plant Network. URL: <http://www.nativeplantnetwork.org>
- Flower DJ, Ludlow M (1986) Contribution of osmotic adjustment to the dehydration tolerance of water-stressed pigeon pea (*Cajanus cajan* (L.) Millsp.) leaves. Plant, Cell and Environment 9:33–40.
- Fontenla S, Godoy R, Rosso P, Havrylenko M (1998) Root associations in *Austrocedrus* forests and seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizas. Mycorrhiza 8:29–33.
- Fort F, Jouany C, Cruz P (2012) Root and leaf functional trait relations in Poaceae species: implications of differing resource-acquisition strategies. Journal of Plant Ecology 6:211–219.
- Fournier C, Durand JL, Ljutovac S, Schäufele R, Gastal F, Andrieu B (2005) A functional-structural

- model of elongation of the grass leaf and its relationships with the phyllochron. *New Phytologist* 166:881–94.
- Franklin JF, Berg DR, Thornborough DA, Tappeiner JC (1997) Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: variable retention systems. En: Kohm KA, Franklin JF (eds) *Creating a forestry for the 21st century: the science of ecosystem management*, 1st ed. Island Press, pp 111–136
- Fukuzawa K, Shibata H, Takagi K, Satoh F, Koike T, Sasa K (2006) Vertical distribution and seasonal pattern of fine-root dynamics in a cool-temperate forest in northern Japan: implication of the understory vegetation, *Sasa* dwarf bamboo. *Ecological Research* 22:485–495.
- Furlan V, Fortin J-A (1977) Effects of light intensity on the formation of vesicular-arbuscular endomycorrhizas on *Allium cepa* by *Gigaspora calospora*. *New Phytologist* 79:335–340.
- Gautier H, Varlet-Grancher C, Hazard L (1999) Tillering responses to the light environment and to defoliation in populations of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) selected for contrasting leaf length. *Annals of Botany* 83:423–429.
- Gea-Izquierdo G, Martínez Pastur GJ, Cellini JM, Lencinas MV (2004) Forty years of silvicultural management in southern primary forests. *Forest Ecology and Management* 201:335–347.
- Gibson DJ (2009) *Grasses And Grassland Ecology*. Oxford University Press, New York, 305 p.
- Gifford RM, Thorne JH, Hitz WD, Giaquinta RT (1984) Crop productivity and photoassimilate partitioning. *Science* 225:801–808.
- Gilliam FS, Roberts MR (2003) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. Oxford University Press, New York, 464 p.
- Gist GR, Smith RM (1948) Root development of several common forage grasses to a depth of eighteen inches. *Journal of the American Society of Agronomy* 40:1036–1042.
- Givnish TJ (1988) Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15:63–92.
- Givnish TJ, Montgomery RA, Goldstein G, Kelly A, Durand L, Koo N, Wood K (2004) Radiation of photosynthetic physiology in the hawaiian lobeliads: light regimes, static light responses, and whole-plant compensation points. *American Journal of Botany* 91:228–246.
- Gold W, Caldwell MM (1990) The effects of the spatial pattern of defoliation on regrowth of a tussock grass. II. Canopy gas exchange. *Oecologia* 82:12–17.
- Graham JH, Abbott LK (2000) Wheat responses to aggressive and non-aggressive arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 220:207–218.

- Greenwood DJ, Gerwitz A, Stone DA, Barnes A (1982) Root development of vegetable crops. *Plant and Soil* 68:75–96.
- Grime AJP, Hunt R (1975) Relative growth-rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology* 63:393–422.
- Grman E (2012) Plant species differ in their ability to reduce allocation to non-beneficial arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology* 93:711–718.
- Griffith M, Ala P, Yang DSC, Hon W-C, Moffat B (1992) Antifreeze protein produced endogenously in winter rye leaves. *Plant Physiology* 100:593–596
- Grubb PJ, Lee WG, Kollmann J, Wilson JB (1996) Interaction of irradiance and soil nutrient supply on growth of seedlings of ten european tall-shrub species and *Fagus sylvatica*. *Journal of Ecology* 84:827–840.
- Guglielmini AC, Satorre EH (2002) Shading effects on spatial growth and biomass partitioning of *Cynodon dactylon*. *Weed Research* 42:123–134.
- Habte M, Manjunath A (1987) Soil solution phosphorus status and mycorrhizal dependency in *Leucaena leucocephala*. *Applied Environment Microbiology* 53:797–801.
- Hay RKM, Heide OM (1983) Specific photoperiodic stimulation of dry matter production in a high latitude cultivar of *Poa pratensis*. *Physiologia Plantarum* 57:135–142.
- Hay RKM, Pedersen K (1986) Influence of long photoperiods on the growth of timothy (*Phleum pratense* L.) varieties from different latitudes in northern europe. *Grass and Forage Science* 41:311–317.
- Hayman DS (1974) Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. VI. Effect of light and temperature. *New Phytologist* 73:71–80.
- He H, Kirkham M, Lawlor D, Kanemasu E (1992) Photosynthesis and water relations of big bluestem (C4) and kentucky bluegrass (C3) under high concentration carbon dioxide. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 95:139–152.
- Heide O, Bush M, Evans L (1985) Interaction of photoperiod and gibberellin on growth and photosynthesis of high-latitude *Poa pratensis*. *Physiologia Plantarum* 65:135–145.
- Heide O (1994) Control of flowering and reproduction in temperate grasses. *New Phytologist* 128:347–362.
- Heide O, Solhaug K (2001) Growth and reproduction capacities of two bipolar *Phleum alpinum* populations from Norway and South Georgia. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 3:173–180.
- Heinemann K, Kitzberger T (2006) Effects of position, understory vegetation and coarse woody debris on tree regeneration in two environmentally contrasting forests of North-Western Patagonia: a manipulative approach. *Journal of Biogeography* 33:1357–1367.

- Heinemeyer A, Ridgway KP, Edwards EJ, Benham DG, Young PW, Fitter AH (2003) Impact of soil warming and shading on colonization and community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of a native grassland community. *Global Change Biology* 10:52–64.
- Hendrickson A, Veihmeyer F (1945) Permanent wilting percentages of soils obtained from field and laboratory trials. *Plant Physiology* 20:517.
- Hodge A (2004) The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist* 162:9–24.
- Hodge A, Fitter AH (2010) Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 107:13754–13759.
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008) Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal* 50:346–63.
- Hunt R, Causton DR, Shipley B, Askew AP (2002) A modern tool for classical plant growth analysis. *Annals of Botany* 90:485–488.
- Hwangbo J-K, Seel WE, Woodin SJ (2003) Short-term exposure to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> benefits the growth of a facultative annual root hemiparasite, *Rhinanthus minor* (L.), more than that of its host, *Poa pratensis* (L.). *Journal of Experimental Botany* 54:1951–1955.
- Ibáñez I, Schupp E (2001) Positive and negative interactions between environmental conditions affecting *Cercocarpus ledifolius* seedling survival. *Oecologia* 129:543–550.
- Jackson RB, Manwaring JH, Caldwell MM (1990) Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichment. *Nature* 344:58–60.
- Jackson RB, Caldwell MM (1992) Shading and the capture of localized soil nutrients: nutrient contents, carbohydrates, and root uptake kinetics of a perennial tussock grass. *Oecologia* 91:457–462.
- Jackson, RB, Mooney, HA, Schulze, ED. (1997). A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94: 7362–7366.
- Jenkins MA, Parker GR (1999) Composition and diversity of ground-layer vegetation in silvicultural openings of southern Indiana forests. *The American Midland Naturalist* 142:1–16.
- Jensen K, Meyer C (2001) Effects of light competition and litter on the performance of *Viola palustris* and on species composition and diversity of an abandoned fen meadow. *Plant Ecology* 155:169–181.
- Joachimiak A, Kula A (1997) Systematics and karyology of the section *Phleum* in the genus *Phleum*. *Journal of Applied Genetics* 38:463–470.
- Johnson G, Young A, Scholes J, Horton P (1993) The dissipation of excess excitation energy in british plant species. *Plant, Cell and Environment* 16:673–679.

- Johnson NC, Graham JH, Smith FA. (1997) Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist* 135:575–585.
- Junttila O, Heide O (1997) Gibberellins and the photoperiodic control of leaf growth in *Poa pratensis*. *Physiologia Plantarum* 101:599–605.
- Kaseperbauer MJ, Karlen DL (1986) Light-mediated bioregulation of tillering and photosynthate partitioning in wheat. *Physiologia Plantarum* 66:159–163.
- Kaspar TC, Ewing RP (1997) Rootedge: software for measuring root length from desktop scanner images. *Agronomy Journal* 89:932–940.
- Kays S, Harper JL (1974) The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *Journal of Ecology* 62:97–105.
- Kelly EF, Chadwick OA, Hilinski TE (1998) The effect of plants on mineral weathering. *Biogeochemistry* 42:21–53.
- Kempel A, Schmidt AK, Brandl R, Schädler M (2010) Support from the underground: induced plant resistance depends on arbuscular mycorrhizal fungi. *Functional Ecology* 24:293–300.
- Knapp AK, Gilliam FS (1985) Response of *Andropogon gerardii* (Poaceae) to fire-induced high vs low irradiance environments in tallgrass prairie: leaf structure and photosynthetic pigments. *American Journal of Botany* 72:1668–1671.
- Koltai H, Kapulnik Y (2010) *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*. Springer, Dordrecht, Netherlands, 320 p.
- Kristensen H, Thorup-Kristensen K (2004) Uptake of <sup>15</sup>N labeled nitrate by root systems of sweet corn, carrot and white cabbage from 0.2 – 2.5 meters depth. *Plant and Soil* 93:93–100.
- Kull O, Niinemets Ü (1998) Distribution of leaf photosynthetic properties in tree canopies: comparison of species with different shade tolerance. *Functional Ecology* 12:472–479.
- Kursar TA, Coley PD (1999) Contrasting modes of light acclimation in two species of the rainforest understory. *Oecologia* 121:489–498.
- Lambers H, Chapin FSI, Pons TL (2008) *Plant Physiological Ecology*, 2nd ed. Springer, New York, NY, 610 p.
- Larcher W (2003) *Physiological Plant Ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*, 4th ed. Springer, New York, NY, 513 p.
- Lawlor DW, Al H (1995) Photosynthesis, productivity and environment. *Journal of Experimental Botany* 46:1449–1461.
- Leishman MR, Sanbrooke KJ, Woodfin RM (1999) The effects of elevated CO<sub>2</sub> and light environment on growth and reproductive performance of four annual species. *New Phytologist* 144:455–462.

- Lencinas MV, Martínez Pastur GJ, Rivero P, Busso CA (2008a) Conservation value of timber quality versus associated non-timber quality stands for understory diversity in *Nothofagus* forests. *Biodiversity and Conservation* 17:2579–2597.
- Lencinas MV, Martínez Pastur GJ, Solán R, Gallo E, Cellini JM (2008b) Forest management with variable retention impact over bryophyte communities of *Nothofagus pumilio* understory. *Forstarchiv* 79:77 – 82.
- Lencinas MV, Martínez Pastur G, Gallo E, Cellini JM (2009a) Conservación de la diversidad de insectos en bosques subantárticos mediante el uso de técnicas de manejo forestal con retención variable. En: Arrivillaga J, El Souki M, Herrera B (eds) *Enfoques y temáticas en entomología*, 1st ed. Ediciones Astro Data, pp 44–62
- Lencinas MV, Martínez Pastur GJ, Gallo E, Cellini JM (2009b) Alternative silvicultural practices with variable retention improve bird conservation in managed South Patagonian forests. *Forest Ecology and Management* 258:472–480.
- Lencinas MV, Martínez Pastur G, Gallo E, Cellini JM (2011) Alternative silvicultural practices with variable retention to improve understory plant diversity conservation in Southern Patagonian forests. *Forest Ecology and Management* 262:1236–1250.
- Lencinas MV, Martínez Pastur G, Manuel J, Busso CA (2012a) Improvement in conservation value of insect communities in south Patagonian forests managed with variable retention. En: Thangadurai D, Busso CA, Abarca Arenas LG, Jayabalan S (eds) *Frontiers of biodiversity studies*. I.K. International Publishing House Pvt. Ltd, New Delhi, Bangalore, India, pp 118–130
- Lencinas MV, Martínez Pastur GJ, Arena ME, Busso CA (2012b) Physiological traits on *Osmorhiza depauperata*, biodiversity component in the *Nothofagus* forests of Southern Patagonia. En: Thangadurai D, Busso CA, Abarca Arenas LG, Jayabalan S (eds) *Frontiers of Biodiversity Studies*. I.K. International Publishing House Pvt. Ltd, New Delhi, Bangalore, India, pp 164–178
- Lichtenthaler HK, Buschmann C, Doll M, Bach T, Kozel U, Meier D, Rahmsdorf U (1981) Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. *Photosynthesis Research* 2:115–141.
- Lichtenthaler HK, Kuhn G, Prenzel U, Meier D (1982) Chlorophyll-protein levels and degree of thylakoid stacking in radish chloroplasts from high-light, low-light and bentazon-treated plants. *Physiologia Plantarum* 56:183–188.
- Lieffers VJ, Messier C, Stadt KJ, Gendron F, Comeau PG (1999) Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 29:796–811.
- Lin S, Guan BT, Chang T-Y (2008) Fitting photosynthesis irradiance

- response curves with nonlinear mixed-effects models. *Taiwan Journal of Forestry Science* 23:55–69.
- Lowry PPI, Jones AG (1984) Systematics of *Osmorhiza* raf. (Apiaceae: Apioideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71:1128 – 1171.
- Mallik AU (2003) Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understory: role of disturbance, seedbed limitation, and keystone species change. *Critical Reviews in Plant Sciences* 22:341–366.
- Marschner P (2012) *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants*, 3rd Ed. Elsevier, Oxford, UK, 651 p.
- Martínez Pastur GJ, Peri PL, Vukasovic R, Vaccaro S, Piriz Carrillo V (1997) Site index equation for *Nothofagus pumilio* Patagonian forest. *Phyton (Buenos Aires)* 61:55–60.
- Martínez Pastur GJ, Peri PL, Fernández MC, Staffieri G, Rodríguez D (1999) Desarrollo de la regeneración a lo largo del ciclo del manejo forestal de un bosque de *Nothofagus pumilio*: 1. Incidencia de la cobertura y el aprovechamiento o cosecha. *Bosque (Valdivia)* 20:47–53.
- Martínez Pastur GJ, Peri PL, Fernández MC, Staffieri G, Lencinas MV (2002) Changes in understory species diversity during the *Nothofagus pumilio* forest management cycle. *Journal of Forest Research* 7:165–174.
- Martínez Pastur GJ, Lencinas MV, Peri PL, Moretto A, Cellini JM, Vukasovic R (2007a) Harvesting adaptation to biodiversity conservation in sawmill industry: technology innovation and monitoring program. *Technology Management & Innovation* 2:58–70.
- Martínez Pastur GJ, Lencinas MV, Peri PL, Arena ME (2007b) Photosynthetic plasticity of *Nothofagus pumilio* seedlings to light intensity and soil moisture. *Forest Ecology and Management* 243:274–282.
- Martínez Pastur GJ, Lencinas MV, Cellini JM, Peri PL, Soler Esteban R (2009) Timber management with variable retention in *Nothofagus pumilio* forests of Southern Patagonia. *Forest Ecology and Management* 258:436–443.
- Martínez Pastur G, Soler Esteban R, Lencinas MV, Borrelli L (2010) Indirect estimation of landscape uses by *Lama guanicoe* and domestic herbivorous through the study of diet composition in South Patagonia. In: Azevedo JC, Feliciano M, Castro J, Pinto MA (eds) *Forest Landscapes and Global Change: New Frontiers in Management, Conservation and Restoration*. Instituto Politécnico de Bragança, Bragança, Portugal, pp 153–158
- Martínez Pastur GJ, Cellini JM, Lencinas MV, Barrera M, Peri PL (2011) Environmental variables influencing regeneration of *Nothofagus pumilio* in a system with combined aggregated and dispersed retention. *Forest Ecology and Management* 261:178–186.

- McConnaughay KDM, Coleman JS (1999) Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology* 80:2581–2593.
- McGuire JP, Mitchell RJ, Moser EB, Pecot SD, Gjerstad DH, Hedman CW (2001) Gaps in a gappy forest: plant resources, longleaf pine regeneration, and understory response to tree removal in longleaf pine savannas. *Canadian Journal of Forest Research* 31:765–778.
- Mcpherson GR, Weltzin JF (1998) Herbaceous response oak woodlands to canopy removal in Southwestern oak woodlands. *Journal of Range Management* 51:674–678.
- Meekins JF, McCarthy BC (2000) Responses of the biennial forest herb *Alliaria petiolata* to variation in population density, nutrient addition and light availability. *Journal of Ecology* 88:447–463.
- Méndez M, Obeso J (1993) Size-dependent reproductive and vegetative allocation in *Arum italicum* (Araceae). *Canadian Journal of Botany* 71:310–314.
- Menge J, Steirle D (1978) Phosphorus concentrations in plants responsible for inhibition of mycorrhizal infection. *New Phytologist* 80:575–578.
- Messier C, Kimmins JP (1990) Nutritional stress in *Picea sitchensis* plantations in coastal british columbia: the effects of *Gaultheria shallon* and declining site fertility. *Water, Air, and Soil Pollution* 54:257–267.
- Meter D, Lichtenthaler HK (1981) Ultrastructural development of chloroplasts in radish seedlings grown at high- and low-light conditions and in the presence of the herbicide bentazon. *Protoplasma* 107:195–207.
- Miller RM, Hetrick BAD, Wilson GWT (1997) Mycorrhizal fungi affect root stele tissue in grasses. *Canadian Journal of Botany* 75:1778–1784.
- Minichin PEH, Thorpe MR, Farrar JJ (1994). Short-term control of root: shoot partitioning. *Journal of Experimental Botany* 45(274): 615–622.
- Mitchell PL, Woodward FI (1988) Responses of three woodland herbs to reduced photosynthetically active radiation and low red to far-red ratio in shade. *Journal of Ecology* 76:807–825.
- Monaco TA, Briske DD (2000) Does resource availability modulate shade avoidance responses to the ratio of red to far-red irradiation? An assessment of radiation quantity and soil volume. *New Phytologist* 146:37–46.
- Monaco TA, Briske DD (2001) Contrasting shade avoidance responses in two perennial grasses: a field investigation in simulated sparse and dense canopies. *Plant Ecology* 156:173–182.
- Moore DM, Goodall RNP (1977) La flora adventicia de Tierra del Fuego. *Anales del Instituto de la Patagonia, Chile* 8:263–274.
- Moore DM (1983) *Flora of Tierra del Fuego*. Anthony Nelson Ltd. Oswestry, England, 338 p.

- Mordelet P, Menaut J-C (1995) Influence of trees on above-ground production dynamics of grasses in a humid savanna. *Journal of Vegetation Science* 6:223–228.
- Morgan DC, Smith H (1979) A systematic relationship between phytochrome-controlled development and species habitat, for plants grown in simulated natural radiation. *Planta* 145:253–258.
- Mormeneo I, Martínez Pastur G, Moretto A, Lencinas V (2004) Análisis de las deficiencias hídricas en bosques primarios e intervenidos de *Nothofagus pumilio*. X Reunión Argentina and IV Latinoamericana de Agrometeorología, Mar del Plata, Argentina.
- Munné-Bosch S, Alegre L (2002) Plant aging increases oxidative stress in chloroplasts. *Planta* 214:608–615.
- Murphy JS, Briske DD (1992) Regulation of tillering by apical dominance: Chronology, interpretive value, and current perspectives. *Journal of Range Management* 45:419–429.
- Niinemets Ü, Kull O, Tenhunen JD (1998) An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Tree Physiology* 18:681–696.
- Niinemets Ü, Valladares F (2004) Photosynthetic acclimation to simultaneous and interacting environmental stresses along natural light gradients: optimality and constraints. *Plant Biology* 6:254–68.
- Niinemets Ü (2010) A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecological Research* 25:693–714.
- Novoa JC, Pontevedra X, Moretto A, Martínez-Cortizas A, García-Rodeja E (2007) Caracterización geoquímica de suelos forestales de *Nothofagus pumilio* (lenga) en un gradiente altitudinal en Tierra del Fuego, Argentina. En: Bellinfante, N., Jordán, A. (eds) *Tendencias Actuales de la Ciencia del Suelo*. Sevilla.
- Novoa-Muñoz JC, Pontevedra-Pombal X, Moretto A, Peña S, Escobar J, García-Rodeja Gayoso E (2008) Caracterización geoquímica de suelos forestales de lenga en el ecotono de Tierra del Fuego (Argentina). En: Barbosa O (ed) *Resúmenes del XXI Congreso Argentino de Ciencia del Suelo, Asociación Argentina de Ciencia del Suelo*. Buenos Aires, pp 1–6
- Nyahoza F, Marshall C, Sagar GR (1973) The interrelationship between tillers and rhizomes of *Poa pratensis* L.—an autoradiographic study. *Weed Research* 13:304–309.
- Obeso J (2002) The costs of reproduction in plants. *New Phytologist* 155:321–348.
- Ogren E (1993) Convexity of the photosynthetic light-response curve in relation to intensity and direction of light during growth. *Plant Physiology* 101:1013–1019.
- Olsson PA, Baath E, Jakobsen I (1997) Phosphorus effects on the mycelium and storage structures of

- an arbuscular mycorrhizal fungus as studied in the soil and roots by analysis of fatty acid signatures. *Applied Environmental Microbiology* 63:3531–3538.
- Olsson PA, Rahm J, Aliasghar zad N (2010) Carbon dynamics in mycorrhizal symbioses is linked to carbon costs and phosphorus benefits. *FEMS Microbiology Ecology* 72:125–131.
- Onipchenko VG, Blinnikov MS, Gerasimova MA., Volkova EV, Cornelissen JHC (2009) Experimental comparison of competition and facilitation in alpine communities varying in productivity. *Journal of Vegetation Science* 20:718–727.
- Peek M, Russek-Cohen E, Wait A, Forseth I (2002) Physiological response curve analysis using nonlinear mixed models. *Oecologia* 132:175–180.
- Peña-Rodríguez S, Moretto A, Pontevedra-Pombal X, Oro N, García-Rodeja Gayoso E, Rodríguez-Racedo I, Rodríguez-Racedo J, Escobar J, Nóvoa-Muñoz JC (2013) Trends in nutrient reservoirs stored in uppermost soil horizons of subantarctic forests differing in their structure. *Agroforestry Systems* [Online] doi: 10.1007/s10457-013-9635-8
- Peri PL, Lucas RJ, Moot DJ (2007) Dry matter production, morphology and nutritive value of *Dactylis glomerata* growing under different light regimes. *Agroforestry Systems* 70:63–79.
- Peri PL, Martínez Pastur GJ, Lencinas MV (2009) Photosynthetic response to different light intensities and water status of two main *Nothofagus* species of southern Patagonian forest, Argentina. *Journal of Forest Science* 55:101–111.
- Phillips J, Hayman DS (1970) Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society* 55:158–160.
- Pinheiro J, Bates DM (2000) Mixed-effects models in S and S-PLUS, 1st ed. Springer, New York, 530 p.
- Poorter H, van der Werf A (1998) Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. En: Lambers H, Poorter H, Van Vuuren MMI (eds) *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands. pp. 309-336.
- Poorter H, Nagel O (2000) The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* 27:596–607.
- Poorter H (2002) Plant growth and carbon economy. *Encyclopedia of Life Sciences*, Wiley. [Online] doi: 10.1038/npg.els.0003200
- Popovic Z, Mijovic A, Karadzic B, Mijatovic M (2006) Response of growth dynamics of two spring geophytes to light regime in a lime-beech forest. *Journal of*

- Integrative Plant Biology 48:527–535.
- Potvin C, Lechowicz MJ, Tardif S (1990) The statistical analysis of ecophysiological response curves obtained from experiments involving repeated measures. *Ecology* 71:1389–1400.
- Promis A, Caldentey J, Ibarra M (2010) Microclima en el interior de un bosque de *Nothofagus pumilio* y efecto de una corta de regeneración. *Bosque (Valdivia)* 31:129–139.
- Promis A, Caldentey J, Cruz G (2012) Evaluating the usefulness of hemispherical photographs as a means to estimate photosynthetic photon flux density during a growing season in the understory of *Nothofagus pumilio* forests. *Plant Biosystems* 146:237–243.
- Pulido F, Díaz B, Martínez Pastur GJ (2000) Incidencia del ramoneo del guanaco (*Lama guanicoe* Müller) sobre la regeneración temprana en bosques de lenga [*Nothofagus pumilio* (Poepp et Endl) Krasser] de Tierra del Fuego, Argentina. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 9:1–9.
- Quail PH, Boylan MT, Parks BM, Short TW, Xu Y, Wagner D (1995) Phytochromes: photosensory and perception signal transduction. *Science* 268:675–680.
- R Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Raunkiaer C (1934) *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*, Oxford University Press, Oxford, UK. 632 p.
- Raven JA (2011) The cost of photoinhibition. *Physiologia Plantarum* 142:87–104.
- Read DJ, Wandter KH (1981) Observations on the mycorrhizal status of some alpine plant communities. *New Phytologist* 88:341–352.
- Reekie EG, Bazzaz FA (1987) Reproductive effort in plants. 1. Carbon allocation to reproduction. *American Naturalist* 129:876–896.
- Reekie EG (1998) An explanation for size-dependent reproductive allocation in *Plantago major*. *Canadian Journal of Botany* 76:43–50.
- Rhodes I (1973) Relationship between canopy structure and productivity in herbage grasses and its implications for plant breeding. *Herbage Abstracts* 43:129–133.
- Riegel GM, Miller RF, Krueger WC (1995) The effects of aboveground and belowground competition on understory species composition in a *Pinus ponderosa* forest. *Forest Science* 41:864–889.
- Robinson D, Hodge A, Griffiths BS, Fitter AH (1999) Plant root proliferation in nitrogen-rich patches confers competitive advantage. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 266:431–435.
- Robison SA, McCarthy BC (1999) Growth responses of *Carya ovata* (Juglandaceae) seedlings to experimental sun patches. *The*

- American Midland Naturalist 141:69–84.
- Rosevear MJ, Young AJ, Johnson GN (2001) Growth conditions are more important than species origin in determining leaf pigment content of british plant species. *Functional Ecology* 15:474–480.
- Rünk K, Zobel K (2006) Phenotypic plasticity and biomass allocation pattern in three *Dryopteris* (Dryopteridaceae) species on an experimental light-availability gradient. *Plant Ecology* 193:85–99.
- Ryle G (1967) Effects of shading on inflorescence size and development in temperate perennial grasses. *Annals of Applied Biology* 59:297–308.
- Ryser P, Eek L (2000) Consequences of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. *American Journal of Botany* 87:402–411.
- Sadras VO, Hall AJ, Trapani N, Vilella F (1989) Dynamics of rooting and root-length: leaf-area relationships as affected by plant population in sunflower crops. *Field Crops Research* 22:45–57.
- Sanderson MA, Stair DW, Hussey MA (1997) Physiological and morphological responses of perennial forages to stress. *Advances in Agronomy* 59:171–224
- Sarijeva G, Knapp M, Lichtenthaler HK (2007) Differences in photosynthetic activity, chlorophyll and carotenoid levels, and in chlorophyll fluorescence parameters in green sun and shade leaves of *Ginkgo* and *Fagus*. *Journal Plant Physiology* 164:950–955.
- Sarker AM, Rahman MS, Paul NK (1999) Effect of soil moisture on relative leaf water content, chlorophyll, proline and sugar accumulation in wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science* 183:225–229.
- Schmidt H., Urzúa A. (1982) Transformación y manejo de los bosques de lenga en Magallanes. Universidad de Chile. Ciencias Agrícolas n° 11
- Schroeder MS, Janos DP (2004) Phosphorus and intraspecific density alter plant responses to arbuscular mycorrhizas. *Plant and Soil* 264:335–348.
- Schulze ED, Mooney HA, Sala OE, Jobbagy E, Buchmann N, Bauer G, Canadell J, Jackson RB, Loreti J, Oesterheld M, Ehleringer JR (1996) Rooting depth, water availability, and vegetation cover along an aridity gradient in patagonia. *Oecologia* 108:503–511.
- Schulze ED, Beck E, Müller-Hohenstein K (2005) *Plant Ecology*. Springer, Berlin. 702 p.
- Schüßler A, Schwarzott D, Walker C (2001) A new fungal phylum, the glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research* 105:1413–1421.
- Sociedad Española de Ciencias Forestales (2005) *Diccionario Forestal*. Mund-Prensa Libros, Madrid, 1326 p.

- Selzer LJ, Lencinas MV, Martínez Pastur GJ, Busso CA (2013) Light and soil moisture effects on biomass and its allocation in *Osmorhiza depauperata* Philippi (Apiaceae). *Ecological Research* 28:469–480.
- Sharma GP, Raghubanshi AS (2010) How *Lantana* invades dry deciduous forest: a case study from Vindhyan highlands, India. *Tropical Ecology* 51:305–316.
- Shukla A, Kumar A, Jha A, Chaturvedi OP, Prasad R (2008) Effects of shade on arbuscular mycorrhizal colonization and growth of crops and tree seedlings in central India. *Agroforestry Systems* 76:95–109.
- Sims DA, Pearcy RW (1989) Photosynthetic characteristics of a tropical forest understory herb, *Alocasia macrorrhiza*, and a related crop species, *Colocasia esculenta* grown in contrasting light environments. *Oecologia* 79:53–59.
- Sims DA, Pearcy RW (1991) Photosynthesis and respiration in *Alocasia macrorrhiza* following transfers to high and low light. *Plant Physiology* 86:447–453.
- Sims DA, Pearcy RW (1994) Scaling sun and shade photosynthetic acclimation of *Alocasia macrorrhiza* to whole-plant performance - I. Carbon balance and allocation at different daily photon flux densities. *Plant, Cell and Environment* 17:881–887.
- Sims DA, Gamon JA (2002) Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sensing of Environment* 81:337–354.
- Skalova H, Krahulec F (1992) The response of three *Festuca rubra* clones to changes in light quality and plant density. *Functional Ecology* 6:282–290.
- Smit C, Den Ouden J, Müller-Schärer H (2006) Unpalatable plants facilitate tree sapling survival in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology* 43:305–312.
- Smit C, Vandenberghe C, den Ouden J, Müller-Schärer H (2007) Nurse plants, tree saplings and grazing pressure: changes in facilitation along a biotic environmental gradient. *Oecologia* 152:265–273.
- Smith H (1995) Physiological and ecological function within the phytochrome family. *Annual review of Plant Biology* 46:289–315.
- Smith M, Martin CE (1987) Field studies of photosynthetic and growth responses to irradiance in three forest understory species of the C4 grass genus *Muhlenbergia*. *Botanical Gazette* 148:456–462.
- Soriano Soto D, Pons Martí V (2004) Determinación de la humedad de capacidad de campo de un suelo. In: Universidad Politécnica de Valencia (ed) *Edafología y Climatología Alfaomega*, España, p 40
- Spagarino C, Martínez Pastur GJ, Peri PL (2001) Changes in *Nothofagus pumilio* forest biodiversity during the forest management cycle . 1. Insects. *Biodiversity and Conservation* 10:2077–2092.

- Sugiyama S (1995) The relationship between growth and development of vegetative shoots in genotypes of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Annals of Botany* 76:553–558.
- Sultan SE, Bazzaz FA (1993) Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. I. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evolution* 47:1009–1031.
- Sun OJ, Sweet GB, Whitehead D, Buchan GD (1995) Physiological responses to water stress and waterlogging in *Nothofagus* species. *Tree Physiology* 15:629–38.
- Tani T, Hiroshi K, Kachi N (2001) Responses of photosynthesis and biomass allocation of an understory herb, *Pteridophyllum racemosum*, to gradual increases in irradiance. *Annals of Botany* 88:393–402.
- Tawarayama K (2003) Arbuscular mycorrhizal dependency of different plant species and cultivars. *Soil Science and Plant Nutrition* 49:655–668.
- Tester M, Smith FA, Smith SE (1985) Phosphate inflow into *Trifolium subterraneum* L.: effects of photon irradiance and mycorrhizal infection. *Soil Biology and Biochemistry* 17:807–810.
- Tester M, Smith SE, Smith FA, Walker NA (1986) Effects of photon irradiance on the growth of shoots and roots, on the rate of initiation of mycorrhizal infection and on the growth of infection units in *Trifolium subterraneum* L. *New Phytologist* 103:375–390.
- Tilman D, Wedin D (1991) Oscillations and chaos in the dynamics of a perennial grass. *Nature* 353:653–655.
- Toledo-Aceves T, Swaine M (2008) Biomass allocation and photosynthetic responses of lianas and pioneer tree seedlings to light. *Acta Oecologica* 34:38–49.
- Uchytel RJ (1993) *Poa pratensis*. En: Fire Effects Information System. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory (Producer). <http://www.fs.fed.us/database/feis/plants/graminoid/poapra/introductory.html>.
- Van Huylenbroeck JM, Van Bockstaele E (2001) Effects of shading on photosynthetic capacity and growth of turfgrass species. *International Turfgrass Society Research Journal* 9:353–359.
- Vare H, Vestberg M, Ohtonen R (1997) Shifts in mycorrhiza and microbial activity along an Oroarctic altitudinal gradient in northern Fennoscandia. *Arctic and Alpine Research* 29:93–104.
- Veneklaas EJ, den Ouden F (2005) Dynamics of non-structural carbohydrates in two *Ficus* species after transfer to deep shade. *Environmental and Experimental Botany* 54:148–154.
- Verhoeven AS, Adams III WW, Demmig-Adams B (1996) Close relationship between the state of the xanthophyll cycle pigments and photosystem II efficiency during recovery from winter stress. *Physiologia Plantarum* 96:567–576.

- Vincent G (2006) Leaf life span plasticity in tropical seedlings grown under contrasting light regimes. *Annals of Botany* 97:245–255.
- Vogt K, Vogt D, Palmiotto P, Boon P (1996) Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant Soil* 187:159–219.
- Wahl S (2001) Phenotypic plasticity of grass root anatomy in response to light intensity and nutrient supply. *Annals of Botany* 88:1071–1078.
- Walck JL, Hidayati SN (2004) Germination ecophysiology of the western north american species *Osmorhiza depauperata* (Apiaceae): implications of preadaptation and phylogenetic niche conservatism in seed dormancy evolution. *Seed Science Research* 14:387–394.
- Wang B, Qiu Y-L (2006) Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16:299–363.
- Wardlaw IF (1990) The control of carbon partitioning in plants. *New Phytologist* 116:341–381.
- Weiner J, Campbell LG, Pino J, Echarte L (2009) The allometry of reproduction within plant populations. *Journal of Ecology* 97:1220–1233.
- Wen J, Lowry PPI, Walck JL, Yoo K-O (2002) Phylogenetic and biogeographic diversification in *Osmorhiza* (Apiaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89:414 – 428.
- Werger MJA, Huber H (2006) Tuber size variation and organ preformation constrain growth responses of a spring geophyte. *Oecologia* 147:396–405.
- Westbeek M, Pons T, Cambridge M, Atkin OK (1999) Analysis of differences in photosynthetic nitrogen use efficiency of alpine and lowland *Poa* species. *Oecologia* 120:19–26.
- Whitbeck JL (2001) Effects of light environment on vesicular-arbuscular mycorrhiza development in *Inga leiocalycina*, a tropical wet forest tree. *Biotropica* 33:303–311.
- Wickham H (2009) *ggplot2* Elegant Graphics for Data Analysis. Springer, New York. 224 p.
- Wilkinson J, Beard J (1975) Anatomical responses of “Merion” kentucky bluegrass and “Pennlawn” red fescue at reduced light intensities. *Crop Science* 15:189–194 .
- Wilkinson J, Beard J, Krans J (1975) Photosynthetic-respiratory responses of “Merion” kentucky bluegrass and “Pennlawn” red fescue at reduced light intensities. *Crop Science* 15:165–168.
- Wilson GWT, Hartnett DC (1997) Effects of mycorrhizae on plant growth and dynamics in experimental tallgrass prairie microcosms. *American Journal of Botany* 84:478–482.
- Wilson GWT, Hartnett DC (1998) Interspecific variation in plant responses to mycorrhizal colonization in tallgrass prairie. *American Journal of Botany* 85:1732–1738.

- Winter K, Edwards GE (1982) *Microstegium vimineum*, a shade adapted C4 grass. Plant Science Letters 24:311–318.
- Woledge J (1972) The effect of shading on the photosynthetic rate and longevity of grass leaves. Annals of Botany 36:551–561.
- Woodward FI (1979) The differential temperature responses of the growth of certain plant from different altitudes. I. Growth analysis of *Phleum alpinum* L. *P. bertolonii* D.C., *Sesleria albicans* Kit. and *Dactylis glomerata* L. New Phytologist 82:385–395.
- Yoder CK, Thurow TL, Carlson DH, Caesar BL (1995) Root distribution patterns of common curlymesquite and sideoats grama on two texas rangeland sites. The Southwestern Naturalist 40:273–280.
- Zar JH (1996) Biostatistical Analysis, 3rd Ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey. 927 p.

# Anexo: Tablas de ANOVA

Tabla A1 - Análisis de Modelo linear con efectos mixtos para un diseño de ANOVA bifactorial con ambiente (BP, RA, BRA, RD), especie (Spp; *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis*), mes (noviembre, diciembre, enero, febrero, marzo, abril) como efectos fijos sobre la cantidad de macollas (MA, n/cm<sup>2</sup>), cantidad de hojas verdes (HV, n), cantidad de hojas totales (HT; n), largo de hoja verde (LHV; cm), largo de hoja total (LHT; cm). Para los factores Mes, Ambiente, Especie y sus interacciones, se indican entre paréntesis los grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; para cada factor en la misma fila, también se indican los valores de la prueba de Fisher, y entre paréntesis los de probabilidad. Para cada variable estudiada, cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n= 105-229. Dentro de cada factor y variable estudiada, letras distintas indican diferencias significativas.

Factor	MA	HV	HT	LHV	LHT
<b>Ordenada (1; 494)</b>	177,71 (<0,0001)	12101,09 (<0,0001)	12157,69 (<0,0001)	8705,47 (<0,0001)	11942,82 (<0,0001)
<b>Mes (5; 494)</b>	12,96 (<0,0001)	72,32 (<0,0001)	39,01 (<0,0001)	75,08 (<0,0001)	70,82 (<0,0001)
Noviembre	0,69 $\pm$ 0,072a	3,35 $\pm$ 0,002b	3,57 $\pm$ 0,001a	21,77 $\pm$ 0,075ab	23,07 $\pm$ 0,065a
Diciembre	0,75 $\pm$ 0,073a	4,67 $\pm$ 0,001c	5,51 $\pm$ 0,001bc	49,58 $\pm$ 0,053c	54,58 $\pm$ 0,053c
Enero	0,71 $\pm$ 0,074a	4,23 $\pm$ 0,001c	5,97 $\pm$ 0,001c	58,13 $\pm$ 0,051d	70,92 $\pm$ 0,051d
Febrero	0,92 $\pm$ 0,073b	2,12 $\pm$ 0,003a	5,15 $\pm$ 0,001b	27,29 $\pm$ 0,086b	61,04 $\pm$ 0,053cd
Marzo	0,99 $\pm$ 0,073b	2,46 $\pm$ 0,002a	3,68 $\pm$ 0,001a	25,18 $\pm$ 0,075ab	38,15 $\pm$ 0,06b
Abril	1,01 $\pm$ 0,074b	2,09 $\pm$ 0,003a	3,91 $\pm$ 0,001a	19,34 $\pm$ 0,091a	39,96 $\pm$ 0,061b
<b>Ambiente (3; 108)</b>	16,13 (<0,0001)	5,69 (0,0012)	2,54 (0,0602)	9,73 (<0,0001)	8,3 (0,0001)
BP	0,37 $\pm$ 0,126a	3,54 $\pm$ 0,001c	4,77 $\pm$ 0,002a	44,05 $\pm$ 0,086b	58,16 $\pm$ 0,076b
RA	0,47 $\pm$ 0,126a	3,22 $\pm$ 0,001bc	4,9 $\pm$ 0,002a	28,67 $\pm$ 0,09a	41,97 $\pm$ 0,077a
BRA	1,18 $\pm$ 0,126b	2,99 $\pm$ 0,002ab	4,41 $\pm$ 0,002a	29,14 $\pm$ 0,09a	42,47 $\pm$ 0,077a
RD	1,36 $\pm$ 0,128b	2,58 $\pm$ 0,002a	4,27 $\pm$ 0,002a	24,25 $\pm$ 0,102a	39,8 $\pm$ 0,081a
<b>Spp (2; 108)</b>	7,07 (0,0013)	50,93 (<0,0001)	25,54 (<0,0001)	54,99 (<0,0001)	40,48 (<0,0001)
<i>O. depauperata</i>	0,52 $\pm$ 0,11a	3,31 $\pm$ 0,002b	4,46 $\pm$ 0,002b	43,65 $\pm$ 0,087b	64,11 $\pm$ 0,067b
<i>P. alpinum</i>	1,11 $\pm$ 0,109b	3,59 $\pm$ 0,001b	5,39 $\pm$ 0,001c	24,42 $\pm$ 0,076a	34,34 $\pm$ 0,069a
<i>P. pratensis</i>	0,91 $\pm$ 0,11b	2,38 $\pm$ 0,001a	3,96 $\pm$ 0,001a	27,21 $\pm$ 0,075a	41,52 $\pm$ 0,065a
<b>Mes x Ambiente (15; 494)</b>	4,18 (<0,0001)	3,94 (<0,0001)	3,31 (<0,0001)	2,31 (0,0035)	1,57 (0,0766)
<b>Mes x Spp (10; 494)</b>	10,2 (<0,0001)	9,77 (<0,0001)	12,43 (<0,0001)	11,97 (<0,0001)	21,73 (<0,0001)
<b>Ambiente x Spp (6; 108)</b>	2,8 (0,0143)	2,48 (0,0277)	2,21 (0,0473)	0,72 (0,6305)	1,21 (0,3063)
<b>Mes x Ambiente x Spp (30; 494)</b>	2,21 (0,0003)	1,2 (0,2181)	1,29 (0,1428)	1,44 (0,0655)	2,25 (0,0002)

Tabla A2 – ANOVA bifactorial para la biomasa aérea (g) y cantidad de inflorescencias estandarizados por área basal (cm<sup>2</sup>) de *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en cuatro ambientes del bosque (BP, RA, BRA, RD). Para los factores Mes, Ambiente, Especie y sus interacciones, se indican entre paréntesis los grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; para cada factor en la misma fila, también se indican los valores de la prueba de Fisher, y entre paréntesis los de probabilidad. Para cada variable estudiada, cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n= 30-120. Dentro de cada factor y variable estudiada, letras distintas indican diferencias significativas.

Factor	Biomasa	Inflorescencias
<b>Ambiente (3; 95)</b>	17,01 (0,0000)	28,64 (0,0000)
BP	0,05 $\pm$ 0,02 a	0,02 $\pm$ 0,01 a
RA	0,06 $\pm$ 0,02 a	0,11 $\pm$ 0,02 b
BRA	0,21 $\pm$ 0,03 b	0,29 $\pm$ 0,04 c
RD	0,28 $\pm$ 0,04 b	0,33 $\pm$ 0,04 c
<b>Especie (2; 95)</b>	49,77 (0,0000)	42,05 (0,0000)
<i>O. depauperata</i>	0,36 $\pm$ 0,04 b	0,37 $\pm$ 0,043 b
<i>P. alpinum</i>	0,08 $\pm$ 0,02 a	0,11 $\pm$ 0,02 a
<i>P. pratensis</i>	0,04 $\pm$ 0,01 a	0,06 $\pm$ 0,02 b
<b>Interacción (6; 95)</b>	2,30 (0,0404)	5,76 (0,0000)

Tabla A3 - Análisis de Modelo lineal con efectos mixtos para un diseño de ANOVA trifactorial con Ambiente (BP, RA, BRA, RD), Especie (*Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis*) y Mes (octubre, diciembre, febrero, abril) como efectos fijos de la densidad de longitud de raíces (cm/cm<sup>3</sup>). Para los factores Mes, Ambiente, Especie y sus interacciones, se indican entre paréntesis los grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; para cada factor en la misma fila, también se indican los valores de la prueba de Fisher, y entre paréntesis los de probabilidad. Para cada variable estudiada, cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n= 67-120. Dentro de cada factor y variable estudiada, letras distintas indican diferencias significativas.

Factor	Densidad de longitud de raíces (cm cm <sup>-3</sup> )
<b>Ambiente (3; 85)</b>	25,68 (0,0000)
BP	0,67 $\pm$ 0,09 a
RA	1,01 $\pm$ 0,12 a
BRA	1,84 $\pm$ 0,19 b
RD	2,35 $\pm$ 0,21 b
<b>Especie (2; 85)</b>	77,44 (0,0000)
<i>O. depauperata</i>	0,58 $\pm$ 0,08 a
<i>P. alpinum</i>	1,29 $\pm$ 0,12 b
<i>P. pratensis</i>	2,71 $\pm$ 0,21 c
<b>Mes (3; 176)</b>	36,85 (0,0000)
Octubre	0,82 $\pm$ 0,07 a
Diciembre	1,87 $\pm$ 0,17 c
Febrero	1,2 $\pm$ 0,08 b
Abril	1,77 $\pm$ 0,13 c
<b>Ambiente x Especie (6; 85)</b>	4,64 (0,0004)
<b>Ambiente x Mes (9; 176)</b>	2,96 (0,0027)
<b>Especie x Mes (6; 176)</b>	4,99 (0,0001)
<b>Ambiente x Especie x Mes (1; 176)</b>	0,68 (0,8301)

Tabla A4 - Análisis de Modelo lineal con efectos mixtos para un diseño de ANOVA trifactorial con Ambiente (BP, RA, BRA, RD), Especie (*Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis*) y Mes (octubre, diciembre, enero, abril) como efectos fijos del porcentaje de colonización por micorrizas vesículo-arbúsculares creciendo en cuatro ambientes del bosque. Para los factores Mes, Ambiente, Especie y sus interacciones, se indican entre paréntesis los grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; para cada factor en la misma fila, también se indican los valores de la prueba de Fisher, y entre paréntesis los de probabilidad. Para cada variable estudiada, cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n= 67-120$ . Dentro de cada factor y variable estudiada, letras distintas indican diferencias significativas.

Factor	Micorrizas (%)
<b>Ambiente (3; 136)</b>	14,06 (0,0000)
BP	2,07 $\pm$ 0,59% a
RA	4,39 $\pm$ 0,90% b
BRA	7,14 $\pm$ 1,18% b
RD	6,19 $\pm$ 1,03% b
<b>Especie (2; 136)</b>	5,17 (0,0068)
<i>O. depauperata</i>	6,38 $\pm$ 1,12% b
<i>P. alpinum</i>	3,90 $\pm$ 0,71% a
<i>P. pratensis</i>	3,95 $\pm$ 0,72% a
<b>Mes (3; 165)</b>	39,30 (0,0000)
Octubre	3,71 $\pm$ 0,72% b
Diciembre	9,57 $\pm$ 1,12% d
Febrero	0,88 $\pm$ 0,38% a
Abril	5,07 $\pm$ 1,00% c
<b>Ambiente x Especie (6; 136)</b>	1,18 (0,3197)
<b>Ambiente x Mes (9; 165)</b>	0,86 (0,5591)
<b>Especie x Mes (6; 165)</b>	0,74 (0,6151)
<b>Ambiente x Especie x Mes (18; 165)</b>	1,22 (0,2520)

Tabla A5 – ANOVA para la biomasa total y sus compartimientos (g planta<sup>-1</sup>) de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* (Spp) creciendo en invernáculo bajo tres niveles de disponibilidad de luz (Luz; I4, I26, I64), dos niveles de humedad del suelo (Hum; M30, M60) y tres fechas de cosecha (Mes; octubre, enero, abril). Para los factores Mes, Luz, Humedad, Especie y sus interacciones, se indican entre paréntesis los grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; para cada factor en la misma fila, también se indican los valores de la prueba de Fisher, y entre paréntesis los de probabilidad. Para cada variable estudiada, cada valor es el promedio ± 1 error estándar de n= 111-185. Dentro de cada factor y variable estudiada, letras distintas indican diferencias significativas.

Factor	Biomasa de			
	Hojas	Tallos	Raíces	Total
<b>Luz (2; 335)</b>	79,31 (0,0000)	83,47 (0,0000)	205,29 (0,0000)	203,31 (0,0000)
I64	0,33 ± 0,01 b	0,47 ± 0,02 b	0,65 ± 0,02 c	1,37 ± 0,04 c
I26	0,36 ± 0,01 b	0,46 ± 0,02 b	0,46 ± 0,02 b	1,2 ± 0,04 b
I4	0,16 ± 0,01 a	0,19 ± 0,02 a	0,08 ± 0,02 a	0,42 ± 0,03 a
<b>Hum (1; 335)</b>	7,14 (0,0079)	3,61 (0,0581)	10,32 (0,0014)	9,20 (0,0026)
M60	0,3 ± 0,01 b	0,39 ± 0,01 b	0,41 ± 0,02 b	1,02 ± 0,03 b
M30	0,26 ± 0,01 a	0,35 ± 0,01 a	0,33 ± 0,02 a	0,88 ± 0,03 a
<b>Mes (2; 335)</b>	59,34 (0,0000)	245,55 (0,0000)	278,61 (0,0000)	313,75 (0,0000)
Octubre	0,21 ± 0,01 a	0,1 ± 0,01 a	0,04 ± 0,02 a	0,36 ± 0,03 a
Enero	0,24 ± 0,01 b	0,43 ± 0,02 b	0,46 ± 0,02 b	1,09 ± 0,04 b
Abril	0,39 ± 0,01 b	0,63 ± 0,02 c	0,69 ± 0,03 c	1,62 ± 0,05 c
<b>Spp (1; 335)</b>	82,50 (0,0000)	77,30 (0,0000)	11,93 (0,0006)	73,30 (0,0000)
<i>P. alpinum</i>	0,34 ± 0,01 b	0,46 ± 0,02 b	0,41 ± 0,02 b	1,14 ± 0,03 b
<i>P. pratensis</i>	0,22 ± 0,01 a	0,28 ± 0,01 a	0,33 ± 0,02 a	0,78 ± 0,03 a
<b>Luz x Hum (2; 335)</b>	2,93 (0,0546)	1,39 (0,2515)	2,40 (0,0923)	1,91 (0,1503)
<b>Luz x Mes (4; 335)</b>	25,24 (0,0000)	27,79 (0,0000)	62,33 (0,0000)	60,87 (0,0000)
<b>Hum x Mes (2; 335)</b>	2,01 (0,1351)	2,41 (0,0916)	2,88 (0,0577)	3,08 (0,0474)
<b>Luz x Spp (2; 335)</b>	9,97 (0,0001)	10,08 (0,0001)	15,93 (0,0000)	13,77 (0,0000)
<b>Hum x Spp (1; 335)</b>	0,00 (0,9551)	0,01 (0,9058)	0,15 (0,7025)	0,00 (0,9923)
<b>Mes x Spp (2; 335)</b>	4,75 (0,0093)	4,47 (0,0121)	4,29 (0,0145)	2,52 (0,0822)
<b>Luz x Hum x Mes (4; 335)</b>	1,47 (0,2114)	0,59 (0,6681)	0,95 (0,4330)	0,58 (0,6749)
<b>Luz x Hum x Spp (2; 335)</b>	0,13 (0,8747)	0,36 (0,6990)	2,00 (0,1373)	0,33 (0,7165)
<b>Luz x Mes x Spp (4; 335)</b>	3,15 (0,0146)	4,72 (0,0010)	6,32 (0,0001)	5,22 (0,0004)
<b>Hum x Mes x Spp (2; 335)</b>	0,43 (0,6519)	0,27 (0,7648)	0,53 (0,5903)	0,12 (0,8908)
<b>Luz x Hum x Mes x Spp (4; 335)</b>	0,57 (0,6840)	0,31 (0,8703)	2,24 (0,0640)	0,56 (0,6894)

Tabla A6 – ANOVA de cuatro factores para la proporción de biomasa de hoja, tallo y raíz de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en invernáculo bajo tres niveles de disponibilidad de luz (Luz; I4, I26, I64), dos niveles de humedad del suelo (Hum; M30, M60) y tres fechas de cosecha (Mes; octubre, enero, abril). Para los factores Mes, Luz, Humedad, Especie y sus interacciones, se indican entre paréntesis los grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; para cada factor en la misma fila, también se indican los valores de la prueba de Fisher, y entre paréntesis los de probabilidad. Para cada variable estudiada, cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n= 111-185. Dentro de cada factor y variable estudiada, letras distintas indican diferencias significativas.

Factor	Proporción		
	Hojas	Tallos	Raíces
<b>Luz (2; 329)</b>	16,27 (0,0000)	31,04 (0,0000)	97,80 (0,0000)
I64	0,31 $\pm$ 0,01 a	0,3 $\pm$ 0,01 a	0,35 $\pm$ 0,01 c
I26	0,35 $\pm$ 0,01 b	0,34 $\pm$ 0,01 b	0,28 $\pm$ 0,01 b
I4	0,39 $\pm$ 0,01 c	0,42 $\pm$ 0,01 c	0,17 $\pm$ 0,01 a
<b>Hum (1; 329)</b>	0,16 (0,6888)	0,38 (0,5384)	0,15 (0,7000)
M60	0,35 $\pm$ 0,01 a	0,35 $\pm$ 0,01 a	0,26 $\pm$ 0,01 a
M30	0,35 $\pm$ 0,01 a	0,36 $\pm$ 0,01 a	0,26 $\pm$ 0,01 a
<b>Mes (2; 329)</b>	536,26 (0,0000)	54,60 (0,0000)	299,77 (0,0000)
Octubre	0,62 $\pm$ 0,01 a	0,27 $\pm$ 0,01 b	0,11 $\pm$ 0,01 b
Enero	0,22 $\pm$ 0,01 a	0,4 $\pm$ 0,01 b	0,36 $\pm$ 0,01 b
Abril	0,24 $\pm$ 0,01 b	0,39 $\pm$ 0,01 a	0,35 $\pm$ 0,01 a
<b>Spp (1; 329)</b>	0,44 (0,5087)	34,41 (0,0000)	32,31 (0,0000)
<i>P. alpinum</i>	0,35 $\pm$ 0,01 a	0,39 $\pm$ 0,01 b	0,23 $\pm$ 0,01 a
<i>P. pratensis</i>	0,35 $\pm$ 0,01 a	0,32 $\pm$ 0,01 a	0,29 $\pm$ 0,01 b
<b>Luz x Hum (2; 329)</b>	1,23 (0,2941)	0,87 (0,4218)	0,10 (0,9024)
<b>Luz x Mes (4; 329)</b>	5,23 (0,0004)	8,28 (0,0000)	27,36 (0,0000)
<b>Hum x Mes (2; 329)</b>	0,11 (0,8999)	0,51 (0,6004)	0,08 (0,9241)
<b>Luz x Spp (2; 329)</b>	0,04 (0,9626)	0,67 (0,5101)	1,09 (0,3391)
<b>Hum x Spp (1; 329)</b>	0,01 (0,9144)	0,00 (0,9700)	0,04 (0,8401)
<b>Mes x Spp (2; 329)</b>	6,74 (0,0014)	4,30 (0,0143)	0,51 (0,6012)
<b>Luz x Hum x Mes (4; 329)</b>	0,92 (0,4503)	0,31 (0,8710)	0,36 (0,8337)
<b>Luz x Hum x Spp (2; 329)</b>	0,07 (0,9297)	2,23 (0,1089)	1,98 (0,1401)
<b>Luz x Mes x Spp (4; 329)</b>	0,45 (0,7702)	0,28 (0,8877)	0,46 (0,7622)
<b>Hum x Mes x Spp (2; 329)</b>	0,30 (0,7405)	1,01 (0,3668)	0,09 (0,9106)
<b>Luz x Hum x Mes x Spp (4; 329)</b>	0,05 (0,9956)	1,82 (0,1253)	1,61 (0,1718)

Tabla A7 – ANOVA de cuatro factores para las tasas de crecimiento relativas ( $\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ) de la biomasa de hoja, tallo, raíz y de plantas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en invernáculo bajo tres niveles de disponibilidad de luz (Luz; I4, I26, I64), dos niveles de humedad del suelo (Hum; M30, M60) y dos periodos (Per; octubre- enero, enero-abril). Para los factores Mes, Luz, Humedad, Especie y sus interacciones, se indican entre paréntesis los grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; para cada factor en la misma fila, también se indican los valores de la prueba de Fisher, y entre paréntesis los de probabilidad. Para cada variable estudiada, cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n= 24$ -36. Dentro de cada factor y variable estudiada, letras distintas indican diferencias significativas.

	Hojas	Tallos	Raíces	Total
<b>Luz (2; 48)</b>	15,78 (0,0000)	28,34 (0,0000)	28,34 (0,0000)	28,29 (0,0000)
<b>I64</b>	0,0042 $\pm$ 0,0011 b	0,0194 $\pm$ 0,0015 b	0,0194 $\pm$ 0,0015 b	0,0107 $\pm$ 0,001 b
<b>I26</b>	0,0058 $\pm$ 0,0011 b	0,0188 $\pm$ 0,0015 b	0,0188 $\pm$ 0,0015 b	0,0113 $\pm$ 0,001 b
<b>I4</b>	-0,0023 $\pm$ 0,0011 a	0,0048 $\pm$ 0,0015 a	0,0048 $\pm$ 0,0015 a	0,002 $\pm$ 0,001 a
<b>Hum (1; 48)</b>	0,28 (0,5992)	0,20 (0,6542)	0,20 (0,6542)	0,33 (0,5666)
<b>M60</b>	0,0028 $\pm$ 0,0009 a	0,0136 $\pm$ 0,0013 a	0,0136 $\pm$ 0,0013 a	0,0073 $\pm$ 0,0008 a
<b>M30</b>	0,0023 $\pm$ 0,0009 a	0,015 $\pm$ 0,0013 a	0,015 $\pm$ 0,0013 a	0,0086 $\pm$ 0,0008 a
<b>Periodos (1; 48)</b>	17,12 (0,0001)	142,55 (0,0000)	142,55 (0,0000)	38,47 (0,0000)
<b>Octubre-Enero</b>	0 $\pm$ 0,0009 a	0,025 $\pm$ 0,0013 b	0,025 $\pm$ 0,0013 b	0,0115 $\pm$ 0,0008 b
<b>Enero-Abril</b>	0,0052 $\pm$ 0,0009 b	0,0037 $\pm$ 0,0013 a	0,0037 $\pm$ 0,0013 a	0,0045 $\pm$ 0,0008 a
<b>Spp (1; 48)</b>	0,15 (0,7021)	0,60 (0,4434)	0,60 (0,4434)	1,27 (0,2655)
<b><i>P. alpinum</i></b>	0,0028 $\pm$ 0,0009 a	0,0136 $\pm$ 0,0013 a	0,0136 $\pm$ 0,0013 a	0,0073 $\pm$ 0,0008 a
<b><i>P. pratensis</i></b>	0,0023 $\pm$ 0,0009 a	0,015 $\pm$ 0,0013 a	0,015 $\pm$ 0,0013 a	0,0086 $\pm$ 0,0008 a
<b>Luz x Hum (2; 48)</b>	0,42 (0,6615)	0,01 (0,9908)	0,01 (0,9908)	0,10 (0,9080)
<b>Luz x Per (2; 48)</b>	10,96 (0,0001)	16,79 (0,0000)	16,79 (0,0000)	22,87 (0,0000)
<b>Hum x Per (1; 48)</b>	4,39 (0,0414)	1,73 (0,1947)	1,73 (0,1947)	3,98 (0,0518)
<b>Luz x Spp (2; 48)</b>	0,95 (0,3928)	0,98 (0,3814)	0,98 (0,3814)	1,54 (0,2258)
<b>Hum x Spp (1; 48)</b>	0,09 (0,7679)	0,00 (0,9668)	0,00 (0,9668)	0,07 (0,7897)
<b>Per x Spp (1; 48)</b>	5,41 (0,0243)	3,33 (0,0743)	3,33 (0,0743)	5,99 (0,0181)
<b>Luz x Hum x Per (2; 48)</b>	1,69 (0,1946)	0,06 (0,9432)	0,06 (0,9432)	0,05 (0,9557)
<b>Luz x Hum x Spp (2; 48)</b>	0,03 (0,9748)	0,00 (0,9992)	0,00 (0,9992)	0,03 (0,9692)
<b>Luz x Per x Spp (2; 48)</b>	0,46 (0,6349)	0,15 (0,8620)	0,15 (0,8620)	0,21 (0,8094)
<b>Hum x Per x Spp (1; 48)</b>	0,40 (0,5290)	0,00 (0,9853)	0,00 (0,9853)	0,06 (0,8127)
<b>Luz x Hum x Per x Spp (2; 48)</b>	0,40 (0,6710)	1,14 (0,3296)	1,14 (0,3296)	0,43 (0,6549)

Tabla A8 - ANOVA de cuatro factores para la proporción de área foliar y el área foliar específica de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* (Spp) creciendo en invernáculo bajo tres niveles de disponibilidad de luz (Luz; I4, I26, I64), dos niveles de humedad del suelo (Hum; M30, M60) y dos fechas de cosecha (Mes; enero, abril). Para los factores Mes, Luz, Humedad, Especie y sus interacciones, se indican entre paréntesis los grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; para cada factor en la misma fila, también se indican los valores de la prueba de Fisher, y entre paréntesis los de probabilidad. Para cada variable estudiada, cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n= 74-118. Dentro de cada factor y variable estudiada, letras distintas indican diferencias significativas.

Factor	PAF	AFE
	(cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> planta)	(cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> hoja)
<b>Luz (2; 205)</b>	215,86 (0,0000)	198,88 (0,0000)
<b>I64</b>	19,93 $\pm$ 1,01 a	117 $\pm$ 4,29 a
<b>I26</b>	39,26 $\pm$ 1,99 b	173,27 $\pm$ 6,54 b
<b>I4</b>	82,8 $\pm$ 4,05 c	319,61 $\pm$ 11,73 c
<b>Hum (1; 205)</b>	1,3 (0,26)	3,94 (0,05)
<b>M60</b>	39,1 $\pm$ 1,62 a	179,03 $\pm$ 5,51 a
<b>M30</b>	41,61 $\pm$ 1,66 a	194,3 $\pm$ 5,77 a
<b>Mes (1; 205)</b>	6,5 (0,01)	28,09 (0,0000)
<b>Enero</b>	43,8 $\pm$ 1,81 a	209,55 $\pm$ 6,45 a
<b>Abril</b>	37,14 $\pm$ 1,48 b	165,99 $\pm$ 4,92 b
<b>Spp (1; 205)</b>	20,61 (0,0000)	12,53 (0,0000)
<b><i>P. alpinum</i></b>	45,87 $\pm$ 1,88 b	201,86 $\pm$ 6,15 b
<b><i>P. pratensis</i></b>	35,45 $\pm$ 1,43 a	172,32 $\pm$ 5,17 a
<b>Luz x Hum (2; 205)</b>	3,9 (0,02)	3,81 (0,02)
<b>Luz x Mes (2; 205)</b>	1,34 (0,27)	0,42 (0,66)
<b>Hum x Mes (1; 205)</b>	1,08 (0,3)	2,28 (0,13)
<b>Luz x Spp (2; 205)</b>	1,8 (0,17)	1,81 (0,17)
<b>Hum x Spp (1; 205)</b>	2,52 (0,11)	4,71 (0,03)
<b>Mes x Spp (1; 205)</b>	1,29 (0,26)	10,3 (0,0000)
<b>Luz x Hum x Mes (2; 205)</b>	0,14 (0,87)	4,71 (0,01)
<b>Luz x Hum x Spp (2; 205)</b>	0,46 (0,63)	1,6 (0,2)
<b>Luz x Mes x Spp (2; 205)</b>	0,74 (0,48)	0,05 (0,95)
<b>Hum x Mes x Spp (1; 205)</b>	0,02 (0,89)	0,32 (0,57)
<b>Luz x Hum x Mes x Spp (2; 205)</b>	0,1 (0,9)	0,06 (0,94)

Tabla A9 – ANOVA de modelos mixtos de cuatro factores para la proporción el número de macollas, hojas y longitud de hojas por macollas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* (Spp) creciendo en invernáculo bajo tres niveles de disponibilidad de luz (Luz), dos niveles de humedad del suelo (Hum) y 5 fechas (Mes; octubre- abril como variable continua). Para los factores Mes, Luz, Humedad, Especie y sus interacciones, se indican entre paréntesis los grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; para cada factor en la misma fila, también se indican los valores de la prueba de Fisher, y entre paréntesis los de probabilidad. Para cada variable estudiada, cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n= 72$ -180. Dentro de cada factor y variable estudiada, letras distintas indican diferencias significativas.

Factor	Macollas (n°)	Número de Hojas (n° macolla <sup>-1</sup> )	Largo de Hoja (cm macolla <sup>-1</sup> )
<b>Mes (1; 269)</b>	181,39 (0,0000)	24,35 (0,0000)	168,93 (0,0000)
<b>Luz (2; 60)</b>	5,44 (0,0068)	5,03 (0,0095)	17,49 (0,0000)
<b>I64</b>	4,95 $\pm$ 0,4 b	4,05 $\pm$ 0,16 a	27,26 $\pm$ 2,09 a
<b>I26</b>	3,88 $\pm$ 0,36 b	3,95 $\pm$ 0,16 a	44,41 $\pm$ 3,36 b
<b>I4</b>	1,99 $\pm$ 0,27 a	4,82 $\pm$ 0,19 b	52,97 $\pm$ 4,03 b
<b>Hum (1; 60)</b>	0,81 (0,3720)	0,27 (0,6075)	0,40 (0,5320)
<b>M60</b>	3,38 $\pm$ 0,28 a	4,29 $\pm$ 0,15 a	40,96 $\pm$ 2,6 a
<b>M30</b>	3,63 $\pm$ 0,29 a	4,23 $\pm$ 0,14 a	39,19 $\pm$ 2,49 a
<b>Spp (1; 60)</b>	6,67 (0,0123)	32,89 (0,0000)	0,01 (0,9269)
<b><i>P. alpinum</i></b>	3,16 $\pm$ 0,27 a	4,81 $\pm$ 0,16 b	40,42 $\pm$ 2,56 a
<b><i>P. pratensis</i></b>	3,86 $\pm$ 0,29 a	3,76 $\pm$ 0,13 a	39,71 $\pm$ 2,53 a
<b>Mes<sup>2</sup> (1; 269)</b>	1,26 (0,2630)	13,77 (0,0003)	101,90 (0,0000)
<b>Mes x Luz (2; 269)</b>	21,71 (0,0000)	9,36 (0,0001)	33,80 (0,0000)
<b>Mes x Hum (1; 269)</b>	0,00 (0,9701)	0,64 (0,4245)	0,03 (0,8660)
<b>Mes x Spp (1; 269)</b>	0,00 (0,9890)	0,55 (0,4572)	1,52 (0,2194)
<b>Luz x Hum (2; 60)</b>	0,34 (0,7114)	2,58 (0,0839)	1,15 (0,3242)
<b>Luz x Spp (2; 60)</b>	2,72 (0,0742)	1,51 (0,2295)	1,68 (0,1948)
<b>Hum x Spp (1; 60)</b>	0,28 (0,5974)	0,33 (0,5654)	0,81 (0,3715)
<b>Mes x Luz x Hum (2; 269)</b>	0,67 (0,5109)	0,13 (0,8812)	0,35 (0,7027)
<b>Mes x Luz x Spp (2; 269)</b>	0,81 (0,4453)	0,88 (0,4152)	2,33 (0,0995)
<b>Mes x Hum x Spp (1; 269)</b>	0,09 (0,7597)	0,10 (0,7484)	1,69 (0,1949)
<b>Luz x Hum x Spp (2; 60)</b>	3,10 (0,0523)	4,08 (0,0217)	0,63 (0,5339)
<b>Mes x Luz x Hum x Spp (2; 269)</b>	1,92 (0,1488)	0,13 (0,8792)	0,14 (0,8699)

Tabla A10 – ANOVA realizado con modelos mixtos no lineales de cuatro factores para los parámetros de la curva de fotosíntesis de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* (Spp) creciendo en invernáculo bajo tres niveles de disponibilidad de luz (Luz; I4, I26, I64), dos niveles de humedad del suelo (Hum, M30, M60) y tres fechas (Mes; diciembre, enero, marzo). F (p) F = Test de Fisher, p = probabilidad. Los valores de cada variable están dados en el capítulo correspondiente (4.2).

Factor	A <sub>qe</sub> (μmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> / μmol PPF m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )		
	A <sub>max</sub> (μmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )		LCP (μmol PPF m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )
<b>(Ordenada) (1; 1404)</b>	6050,21 (0,0000)	5639,64 (0,0000)	1252,64 (0,0000)
<b>Luz (2; 1404)</b>	604,86 (0,0000)	10,97 (0,0000)	21,99 (0,0000)
<b>Hum (1; 1404)</b>	0,19 (0,6665)	3,51 (0,0612)	0,40 (0,5252)
<b>Mes (2; 1404)</b>	133,40 (0,0000)	23,86 (0,0000)	17,69 (0,0000)
<b>Spp (1; 1404)</b>	24,56 (0,0000)	186,97 (0,0000)	57,73 (0,0000)
<b>Luz x Hum (2; 1404)</b>	0,30 (0,7384)	0,31 (0,7365)	0,49 (0,6099)
<b>Luz x Mes (4; 1404)</b>	36,77 (0,0000)	0,41 (0,8020)	0,53 (0,7139)
<b>Hum x Mes (2; 1404)</b>	0,36 (0,6968)	1,01 (0,3658)	0,81 (0,4466)
<b>Luz x Spp (2; 1404)</b>	61,46 (0,0000)	1,36 (0,2571)	4,37 (0,0128)
<b>Hum x Spp (2; 1404)</b>	0,07 (0,7896)	0,06 (0,8071)	0,02 (0,8962)
<b>Mes x Spp (2; 1404)</b>	11,01 (0,0000)	0,74 (0,4778)	1,71 (0,1811)
<b>Luz x Hum x Mes (4; 1404)</b>	0,04 (0,9964)	0,12 (0,9752)	0,17 (0,9557)
<b>Luz x Hum x Spp (2; 1404)</b>	0,27 (0,7649)	1,66 (0,1913)	0,40 (0,6686)
<b>Luz x Mes x Spp (4; 1404)</b>	3,20 (0,0125)	0,35 (0,8471)	2,36 (0,0517)
<b>Hum x Mes x Spp (2; 1404)</b>	0,36 (0,6999)	0,82 (0,4412)	0,17 (0,8421)
<b>Luz x Hum x Mes x Spp (4; 1404)</b>	0,17 (0,9559)	0,78 (0,5405)	0,42 (0,7942)

Tabla A11 – ANOVA de cuatro factores para la concentración de clorofila total por área y peso, la relación clorofila a/b, y carotenoides/clorofila de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* (Spp) creciendo en invernáculo bajo tres niveles de disponibilidad de luz (Luz), dos niveles de humedad del suelo (Hum) y tres fechas de cosecha (Mes; diciembre, enero, marzo). Para los factores Mes, Luz, Humedad, Especie y sus interacciones, se indican entre paréntesis los grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; para cada factor en la misma fila, también se indican los valores de la prueba de Fisher, y entre paréntesis los de probabilidad. Para cada variable estudiada, cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n= 59-90. Dentro de cada factor y variable estudiada, letras distintas indican diferencias significativas.

	Clorofila (mmol/m <sup>2</sup> )	Clorofila (mmol/Kg)	Clorofila a/b	Carotenoides/Cl
<b>Mes (2; 178)</b>	19,55 (0,0000)	20,78 (0,0000)	2,25 (0,1084)	15,14 (0,0000)
Diciembre	0,33 $\pm$ 0,01 b	2,48 $\pm$ 0,08 b	2,78 $\pm$ 0,05 a	0,32 $\pm$ 0,01 a
Enero	0,24 $\pm$ 0,01 a	1,81 $\pm$ 0,08 a	2,79 $\pm$ 0,05 a	0,4 $\pm$ 0,01 b
Marzo	0,25 $\pm$ 0,01 a	1,87 $\pm$ 0,08 a	2,65 $\pm$ 0,05 a	0,37 $\pm$ 0,01 b
<b>Spp (1; 178)</b>	19,45 (0,0000)	6,85 (0,0096)	3,08 (0,0810)	3,16 (0,0773)
<i>P. alpinum</i>	0,25 $\pm$ 0,01 a	1,93 $\pm$ 0,07 a	2,79 $\pm$ 0,04 a	0,38 $\pm$ 0,01 a
<i>P. pratensis</i>	0,3 $\pm$ 0,01 b	2,18 $\pm$ 0,07 b	2,69 $\pm$ 0,04 a	0,35 $\pm$ 0,01 a
<b>Luz (2; 178)</b>	18,90 (0,0000)	66,15 (0,0000)	39,53 (0,0000)	92,99 (0,0000)
I64	0,22 $\pm$ 0,01 b	1,34 $\pm$ 0,08 a	3,06 $\pm$ 0,05 a	0,48 $\pm$ 0,01 a
I26	0,3 $\pm$ 0,01 a	2,21 $\pm$ 0,08 b	2,7 $\pm$ 0,05 c	0,33 $\pm$ 0,01 c
I4	0,3 $\pm$ 0,01 b	2,61 $\pm$ 0,08 c	2,44 $\pm$ 0,06 b	0,28 $\pm$ 0,01 b
<b>Hum (1; 178)</b>	0,20 (0,6543)	0,15 (0,6959)	1,62 (0,2043)	0,01 (0,9386)
M60	0,28 $\pm$ 0,01 a	2,07 $\pm$ 0,07 a	2,71 $\pm$ 0,04 a	0,36 $\pm$ 0,01 a
M30	0,27 $\pm$ 0,01 a	2,04 $\pm$ 0,07 a	2,78 $\pm$ 0,04 a	0,36 $\pm$ 0,01 a
<b>Mes x Spp (2; 178)</b>	0,33 (0,7216)	1,63 (0,1982)	0,48 (0,6170)	0,28 (0,7550)
<b>Mes x Luz (4; 178)</b>	2,28 (0,0625)	0,54 (0,7092)	0,45 (0,7752)	1,59 (0,1794)
<b>Spp x Luz (2; 178)</b>	6,58 (0,0018)	9,16 (0,0002)	4,63 (0,0109)	1,88 (0,1554)
<b>Mes x Hum (2; 178)</b>	1,55 (0,2156)	0,43 (0,6543)	0,10 (0,9055)	2,57 (0,0796)
<b>Spp x Hum (2; 178)</b>	0,07 (0,7960)	0,73 (0,3927)	2,45 (0,1193)	1,28 (0,2592)
<b>Luz x Hum (2; 178)</b>	1,13 (0,3245)	1,44 (0,2395)	0,97 (0,3814)	0,25 (0,7821)
<b>Mes x Spp x Luz (4; 178)</b>	0,76 (0,5537)	0,96 (0,43)	0,26 (0,9037)	3,41 (0,0102)
<b>Mes x Spp x Hum (2; 178)</b>	2,11 (0,1242)	0,63 (0,5342)	0,64 (0,5309)	1,65 (0,1947)
<b>Mes x Luz x Hum (4; 178)</b>	2,31 (0,0594)	2,06 (0,088)	0,94 (0,4401)	1,15 (0,3364)
<b>Spp x Luz x Hum (2; 178)</b>	3,93 (0,0213)	3,70 (0,0267)	0,68 (0,5097)	0,77 (0,4626)
<b>Mes x Spp x Luz x Hum (4; 178)</b>	0,56 (0,6939)	0,20 (0,9386)	0,67 (0,6141)	0,84 (0,5001)

## Anexo: Tablas de Capítulo 3.1

Tabla A2.1 - Cantidad de tallos de *Osmorhiza depauperata* y de macollas de *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* por unidad de área basal (cm<sup>2</sup>) creciendo en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes desde noviembre de 2008 a abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. RD: Retención dispersa, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RA: Retención agregada, BP: Bosque primario. Cada media es el promedio de n = 8-10. Los intervalos de confianza asintóticos calculados mediante modelos mixtos, representan el 2,5% inferior y el 97,5% superior.

Especie	Tratamiento	Mes	Intervalo de confianza menor	Media	Intervalo de confianza mayor
<i>Osmorhiza depauperata</i>	RD	nov-08	0,59	1,08	1,57
		dic-08	0,30	0,80	1,30
		ene-09	0,14	0,66	1,18
		feb-09	0,66	1,21	1,76
		mar-09	0,56	1,09	1,62
		abr-09	0,21	0,76	1,31
	BRA	nov-08	0,09	0,58	1,07
		dic-08	0,06	0,55	1,04
		ene-09	-0,10	0,39	0,88
		feb-09	0,44	0,93	1,42
		mar-09	0,06	0,56	1,06
		abr-09	-0,01	0,49	0,99
	RA	nov-08	-0,13	0,36	0,85
		dic-08	-0,22	0,27	0,76
		ene-09	-0,20	0,29	0,78
		feb-09	0,04	0,53	1,02
		mar-09	-0,14	0,35	0,84
		abr-09	-0,11	0,38	0,87
	BP	nov-08	-0,29	0,21	0,71
		dic-08	-0,29	0,20	0,69
		ene-09	-0,31	0,19	0,69
		feb-09	-0,29	0,20	0,69
		mar-09	-0,28	0,21	0,70
		abr-09	-0,35	0,18	0,70
<i>Phleum alpinum</i>	RD	nov-08	0,51	0,99	1,48
		dic-08	0,68	1,17	1,66
		ene-09	1,01	1,52	2,03
		feb-09	1,41	1,90	2,39
		mar-09	1,99	2,48	2,97
		abr-09	2,64	3,14	3,64
	BRA	nov-08	0,69	1,18	1,67
		dic-08	1,15	1,64	2,13
		ene-09	1,33	1,82	2,31
		feb-09	1,35	1,84	2,33
		mar-09	1,94	2,43	2,92
		abr-09	2,18	2,67	3,16
	RA	nov-08	-0,25	0,24	0,73
		dic-08	-0,23	0,26	0,74
		ene-09	-0,22	0,28	0,78
		feb-09	-0,16	0,34	0,84
		mar-09	0,00	0,50	1,00
		abr-09	0,00	0,50	1,00

<i>Poa pratensis</i>	BP	nov-08	-0,25	0,24	0,72
		dic-08	-0,27	0,22	0,71
		ene-09	-0,24	0,25	0,74
		feb-09	-0,22	0,27	0,76
		mar-09	-0,20	0,30	0,79
		abr-09	-0,13	0,39	0,92
	RD	nov-08	0,67	1,16	1,65
		dic-08	0,93	1,45	1,97
		ene-09	0,27	0,82	1,37
		feb-09	0,85	1,37	1,89
		mar-09	0,93	1,45	1,97
		abr-09	0,89	1,41	1,93
	BRA	nov-08	0,36	0,85	1,34
		dic-08	0,65	1,14	1,63
		ene-09	0,51	1,00	1,49
		feb-09	0,54	1,03	1,52
		mar-09	0,66	1,15	1,64
		abr-09	0,55	1,04	1,53
	RA	nov-08	0,24	0,73	1,22
		dic-08	0,14	0,63	1,12
		ene-09	0,13	0,62	1,11
		feb-09	0,31	0,80	1,29
		mar-09	0,26	0,75	1,24
		abr-09	0,12	0,61	1,10
BP	nov-08	0,19	0,68	1,17	
	dic-08	0,18	0,69	1,20	
	ene-09	0,15	0,64	1,13	
	feb-09	0,12	0,61	1,10	
	mar-09	0,10	0,59	1,08	
	abr-09	0,05	0,54	1,03	

Tabla A2.2 - Número de hojas totales de *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes desde noviembre de 2008 a abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. RD: Retención dispersa, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RA: Retención agregada, BP: Bosque primario. Cada media es el promedio de n = 8-10. Los intervalos de confianza asintóticos calculados mediante modelos mixtos, representan el 2,5% inferior y el 97,5% superior.

Especie	Tratamiento	Mes	Intervalo de confianza menor	Media	Intervalo de confianza mayor
<i>Osmorhiza depauperata</i>	RD	nov-08	2,16	3,10	4,20
		dic-08	4,58	5,93	7,45
		ene-09	6,94	8,63	10,51
		feb-09	2,67	4,01	5,61
		mar-09	1,69	2,71	3,98
		abr-09	2,43	3,72	5,28
	BRA	nov-08	1,87	2,75	3,80
		dic-08	5,36	6,72	8,23
		ene-09	6,53	8,01	9,63
		feb-09	4,10	5,32	6,70
		mar-09	2,03	2,99	4,14
		abr-09	1,47	2,31	3,35
	RA	nov-08	2,29	3,25	4,38
		dic-08	5,49	6,87	8,40
		ene-09	5,95	7,37	8,95
		feb-09	4,43	5,69	7,11
		mar-09	1,93	2,82	3,89
		abr-09	2,14	3,07	4,17
	BP	nov-08	2,40	3,43	4,65
		dic-08	4,84	6,15	7,61
		ene-09	5,06	6,47	8,04
		feb-09	4,74	6,04	7,49
		mar-09	1,34	2,11	3,05
		abr-09	1,48	2,45	3,66
<i>Phleum alpinum</i>	RD	nov-08	3,54	4,48	5,53
		dic-08	4,72	5,76	6,90
		ene-09	4,17	5,28	6,51
		feb-09	3,65	4,59	5,65
		mar-09	2,48	3,31	4,24
		abr-09	2,77	3,68	4,70
	BRA	nov-08	2,97	3,85	4,84
		dic-08	4,59	5,62	6,75
		ene-09	5,40	6,49	7,68
		feb-09	4,09	5,07	6,17
		mar-09	3,70	4,66	5,72
		abr-09	3,37	4,29	5,32
	RA	nov-08	3,88	4,85	5,92
		dic-08	5,74	6,86	8,07
		ene-09	5,35	6,50	7,75
		feb-09	5,98	7,17	8,46
		mar-09	4,36	5,42	6,60
		abr-09	5,97	7,16	8,46
		nov-08	3,52	4,46	5,51

		<b>dic-08</b>	4,25	5,25	6,35
		<b>ene-09</b>	5,69	6,80	8,01
	<b>BP</b>	<b>feb-09</b>	5,84	6,96	8,18
		<b>mar-09</b>	5,10	6,22	7,46
		<b>abr-09</b>	4,92	6,17	7,55
<hr/>					
		<b>nov-08</b>	3,17	3,85	4,59
		<b>dic-08</b>	4,03	4,84	5,73
	<b>RD</b>	<b>ene-09</b>	3,38	4,25	5,22
		<b>feb-09</b>	2,75	3,47	4,28
		<b>mar-09</b>	2,55	3,25	4,04
		<b>abr-09</b>	2,87	3,61	4,42
<hr/>					
		<b>nov-08</b>	2,54	3,17	3,87
		<b>dic-08</b>	3,65	4,36	5,14
	<b>BRA</b>	<b>ene-09</b>	3,54	4,24	5,01
		<b>feb-09</b>	4,01	4,74	5,53
		<b>mar-09</b>	2,58	3,22	3,93
		<b>abr-09</b>	3,01	3,68	4,41
<hr/>					
<i>Poa</i>		<b>nov-08</b>	2,61	3,25	3,96
<i>pratensis</i>		<b>dic-08</b>	3,33	4,02	4,77
	<b>RA</b>	<b>ene-09</b>	3,63	4,34	5,11
		<b>feb-09</b>	3,81	4,53	5,32
		<b>mar-09</b>	2,94	3,60	4,33
		<b>abr-09</b>	2,95	3,61	4,34
<hr/>					
		<b>nov-08</b>	2,21	2,81	3,49
		<b>dic-08</b>	3,49	4,26	5,10
	<b>BP</b>	<b>ene-09</b>	3,65	4,36	5,14
		<b>feb-09</b>	4,13	4,86	5,66
		<b>mar-09</b>	4,12	4,86	5,66
		<b>abr-09</b>	3,73	4,45	5,22
<hr/>					

Tabla A2.3 - Número de hojas verdes de *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes desde noviembre de 2008 a abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. RD: Retención dispersa, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RA: Retención agregada, BP: Bosque primario. Cada media es el promedio de n = 8-10. Los intervalos de confianza asintóticos calculados mediante modelos mixtos, representan el 2,5% inferior y el 97,5% superior.

Especie	Tratamiento	Mes	Intervalo de confianza menor	Media	Intervalo de confianza mayor
<i>Osmorhiza depauperata</i>	RD	nov-08	1,37	2,49	3,94
		dic-08	2,83	4,11	5,64
		ene-09	5,06	6,44	7,99
		feb-09	0,08	0,97	2,83
		mar-09	1,24	2,54	4,30
		abr-09	0,83	2,15	4,08
	BRA	nov-08	1,29	2,40	3,85
		dic-08	3,87	5,11	6,53
		ene-09	5,78	7,02	8,38
		feb-09	1,09	2,17	3,62
		mar-09	1,42	2,60	4,14
		abr-09	0,68	1,72	3,23
	RA	nov-08	1,65	2,80	4,26
		dic-08	5,14	6,39	7,77
		ene-09	5,66	6,90	8,26
		feb-09	2,05	3,24	4,69
		mar-09	1,20	2,30	3,75
		abr-09	0,54	1,49	2,91
	BP	nov-08	1,98	3,22	4,75
		dic-08	5,00	6,25	7,63
		ene-09	3,90	5,20	6,69
		feb-09	2,62	3,84	5,28
		mar-09	0,69	1,68	3,12
		abr-09	0,80	2,01	3,77
<i>Phleum alpinum</i>	RD	nov-08	3,54	4,27	5,06
		dic-08	3,57	4,29	5,09
		ene-09	2,26	3,07	4,00
		feb-09	0,56	1,19	2,06
		mar-09	1,92	2,65	3,49
		abr-09	1,24	1,99	2,91
	BRA	nov-08	3,00	3,73	4,55
		dic-08	3,86	4,58	5,37
		ene-09	3,23	3,96	4,77
		feb-09	1,06	1,75	2,61
		mar-09	2,13	2,86	3,70
		abr-09	2,22	2,96	3,79
	RA	nov-08	3,76	4,49	5,28
		dic-08	4,73	5,44	6,20
		ene-09	3,66	4,42	5,25
		feb-09	2,38	3,15	4,02
		mar-09	2,74	3,51	4,37
		abr-09	3,09	3,86	4,71
		nov-08	3,68	4,40	5,20

		<b>dic-08</b>	4,58	5,30	6,07
		<b>ene-09</b>	3,90	4,63	5,41
	<b>BP</b>	<b>feb-09</b>	3,40	4,13	4,93
		<b>mar-09</b>	3,07	3,84	4,69
		<b>abr-09</b>	2,94	3,80	4,76
<hr/>					
		<b>nov-08</b>	3,18	3,69	4,23
		<b>dic-08</b>	3,18	3,74	4,34
	<b>RD</b>	<b>ene-09</b>	1,82	2,45	3,18
		<b>feb-09</b>	0,48	0,99	1,66
		<b>mar-09</b>	1,18	1,73	2,39
		<b>abr-09</b>	0,43	0,93	1,60
<hr/>					
		<b>nov-08</b>	2,66	3,17	3,72
		<b>dic-08</b>	3,48	3,98	4,52
	<b>BRA</b>	<b>ene-09</b>	2,17	2,68	3,25
		<b>feb-09</b>	1,52	2,03	2,61
		<b>mar-09</b>	1,33	1,83	2,42
		<b>abr-09</b>	1,16	1,66	2,25
<hr/>					
<i>Poa</i>		<b>nov-08</b>	2,69	3,20	3,75
<i>pratensis</i>		<b>dic-08</b>	2,69	3,19	3,75
		<b>ene-09</b>	1,77	2,28	2,86
	<b>RA</b>	<b>feb-09</b>	0,52	0,98	1,58
		<b>mar-09</b>	1,47	1,98	2,56
		<b>abr-09</b>	1,10	1,60	2,19
<hr/>					
		<b>nov-08</b>	2,23	2,74	3,30
		<b>dic-08</b>	3,63	4,19	4,78
	<b>BP</b>	<b>ene-09</b>	3,00	3,51	4,06
		<b>feb-09</b>	2,16	2,68	3,24
		<b>mar-09</b>	1,94	2,45	3,02
		<b>abr-09</b>	1,34	1,84	2,43
<hr/>					

Tabla A2.4 - Largo de hojas totales (cm) de *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes desde noviembre de 2008 a abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. RD: Retención dispersa, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RA: Retención agregada, BP: Bosque primario. Cada media es el promedio de n = 8-10. Los intervalos de confianza asintóticos calculados mediante modelos mixtos, representan el 2,5% inferior y el 97,5% superior.

Especie	Tratamiento	Mes	Intervalo de confianza menor	Media	Intervalo de confianza mayor
<i>Osmorhiza depauperata</i>	RD	nov-08	20,60	34,10	56,05
		dic-08	48,86	71,73	105,10
		ene-09	82,74	116,62	164,21
		feb-09	1,59	7,90	29,61
		mar-09	15,32	28,57	52,59
		abr-09	6,78	16,70	39,27
	BRA	nov-08	24,68	39,73	63,62
		dic-08	71,64	99,83	138,96
		ene-09	90,14	123,29	168,51
		feb-09	5,75	13,83	31,58
		mar-09	25,65	41,56	66,96
		abr-09	9,04	19,02	38,92
	RA	nov-08	26,46	42,05	66,47
		dic-08	86,09	118,12	161,94
		ene-09	91,38	124,83	170,39
		feb-09	27,42	43,29	68,03
		mar-09	20,09	33,68	56,03
		abr-09	7,53	16,45	34,72
	BP	nov-08	32,82	51,00	78,94
		dic-08	113,01	152,28	205,07
		ene-09	93,98	129,09	177,18
		feb-09	55,17	79,04	113,06
		mar-09	8,50	18,02	37,04
		abr-09	5,62	15,01	37,73
<i>Phleum alpinum</i>	RD	nov-08	8,08	14,44	25,25
		dic-08	17,58	26,46	39,59
		ene-09	23,16	34,46	51,05
		feb-09	9,86	16,72	27,92
		mar-09	5,38	10,90	21,21
		abr-09	10,05	17,34	29,43
	BRA	nov-08	6,49	12,29	22,60
		dic-08	23,76	34,13	48,83
		ene-09	26,34	37,35	52,80
		feb-09	14,94	23,07	35,34
		mar-09	10,49	17,45	28,62
		abr-09	10,11	16,96	28,05
	RA	nov-08	6,35	12,04	22,12
		dic-08	17,99	26,84	39,81
		ene-09	24,18	34,94	50,29
		feb-09	15,89	24,46	37,37
		mar-09	13,55	21,48	33,74
		abr-09	14,06	22,13	34,53
		nov-08	12,74	20,25	31,87

		<b>dic-08</b>	32,92	45,48	62,70
		<b>ene-09</b>	48,43	64,92	86,90
	<b>BP</b>	<b>feb-09</b>	43,08	58,20	78,51
		<b>mar-09</b>	17,11	26,02	39,32
		<b>abr-09</b>	23,23	34,55	51,14
		<b>nov-08</b>	11,65	19,00	30,62
		<b>dic-08</b>	21,75	32,79	49,21
	<b>RD</b>	<b>ene-09</b>	24,36	37,14	56,35
		<b>feb-09</b>	11,92	20,22	33,83
		<b>mar-09</b>	14,85	23,98	38,38
		<b>abr-09</b>	7,68	14,66	27,27
		<b>nov-08</b>	9,08	15,43	25,79
		<b>dic-08</b>	21,17	30,68	44,26
	<b>BRA</b>	<b>ene-09</b>	22,07	31,80	45,64
		<b>feb-09</b>	27,02	38,01	53,32
		<b>mar-09</b>	23,05	33,04	47,16
		<b>abr-09</b>	11,99	19,14	30,21
<i>Poa</i>		<b>nov-08</b>	8,31	14,57	25,04
<i>pratensis</i>		<b>dic-08</b>	21,23	30,88	44,72
		<b>ene-09</b>	19,27	28,42	41,70
	<b>RA</b>	<b>feb-09</b>	10,21	17,00	27,90
		<b>mar-09</b>	14,94	22,99	35,09
		<b>abr-09</b>	9,29	15,83	26,52
		<b>nov-08</b>	12,49	19,82	31,13
		<b>dic-08</b>	34,41	48,17	67,27
	<b>BP</b>	<b>ene-09</b>	47,26	63,36	84,84
		<b>feb-09</b>	42,73	57,67	77,72
		<b>mar-09</b>	32,59	44,96	61,89
		<b>abr-09</b>	23,95	34,16	48,56

Tabla A2.5 - Largo de hojas verdes (cm) de *Osmorhiza depauperata*, *Phleum alpinum* y *Poa pratensis* creciendo en el bosque bajo cuatro intensidades de luz diferentes desde noviembre de 2008 a abril de 2009. Dichas intensidades correspondieron a cuatro situaciones de aprovechamiento forestal. RD: Retención dispersa, BRA: Borde de retención dispersa con influencia de retención agregada, RA: Retención agregada, BP: Bosque primario. Cada media es el promedio de n = 8-10. Los intervalos de confianza asintóticos calculados mediante modelos mixtos, representan el 2,5% inferior y el 97,5% superior.

Especie	Tratamiento	Mes	Intervalo de confianza menor	Media	Intervalo de confianza mayor
<i>Osmorhiza depauperata</i>	RD	nov-08	20,60	34,10	56,05
		dic-08	48,86	71,73	105,10
		ene-09	82,74	116,62	164,21
		feb-09	1,59	7,90	29,61
		mar-09	15,32	28,57	52,59
		abr-09	6,78	16,70	39,27
	BRA	nov-08	24,68	39,73	63,62
		dic-08	71,64	99,83	138,96
		ene-09	90,14	123,29	168,51
		feb-09	5,75	13,83	31,58
		mar-09	25,65	41,56	66,96
		abr-09	9,04	19,02	38,92
	RA	nov-08	26,46	42,05	66,47
		dic-08	86,09	118,12	161,94
		ene-09	91,38	124,83	170,39
		feb-09	27,42	43,29	68,03
		mar-09	20,09	33,68	56,03
		abr-09	7,53	16,45	34,72
	BP	nov-08	32,82	51,00	78,94
		dic-08	113,01	152,28	205,07
		ene-09	93,98	129,09	177,18
		feb-09	55,17	79,04	113,06
		mar-09	8,50	18,02	37,04
		abr-09	5,62	15,01	37,73
<i>Phleum alpinum</i>	RD	nov-08	8,08	14,44	25,25
		dic-08	17,58	26,46	39,59
		ene-09	23,16	34,46	51,05
		feb-09	9,86	16,72	27,92
		mar-09	5,38	10,90	21,21
		abr-09	10,05	17,34	29,43
	BRA	nov-08	6,49	12,29	22,60
		dic-08	23,76	34,13	48,83
		ene-09	26,34	37,35	52,80
		feb-09	14,94	23,07	35,34
		mar-09	10,49	17,45	28,62
		abr-09	10,11	16,96	28,05
	RA	nov-08	6,35	12,04	22,12
		dic-08	17,99	26,84	39,81
		ene-09	24,18	34,94	50,29
		feb-09	15,89	24,46	37,37
		mar-09	13,55	21,48	33,74
		abr-09	14,06	22,13	34,53
		nov-08	12,74	20,25	31,87

		<b>dic-08</b>	32,92	45,48	62,70
		<b>ene-09</b>	48,43	64,92	86,90
	<b>BP</b>	<b>feb-09</b>	43,08	58,20	78,51
		<b>mar-09</b>	17,11	26,02	39,32
		<b>abr-09</b>	23,23	34,55	51,14
		<b>nov-08</b>	11,65	19,00	30,62
		<b>dic-08</b>	21,75	32,79	49,21
	<b>RD</b>	<b>ene-09</b>	24,36	37,14	56,35
		<b>feb-09</b>	11,92	20,22	33,83
		<b>mar-09</b>	14,85	23,98	38,38
		<b>abr-09</b>	7,68	14,66	27,27
		<b>nov-08</b>	9,08	15,43	25,79
		<b>dic-08</b>	21,17	30,68	44,26
	<b>BRA</b>	<b>ene-09</b>	22,07	31,80	45,64
		<b>feb-09</b>	27,02	38,01	53,32
		<b>mar-09</b>	23,05	33,04	47,16
		<b>abr-09</b>	11,99	19,14	30,21
<i>Poa</i>		<b>nov-08</b>	8,31	14,57	25,04
<i>pratensis</i>		<b>dic-08</b>	21,23	30,88	44,72
	<b>RA</b>	<b>ene-09</b>	19,27	28,42	41,70
		<b>feb-09</b>	10,21	17,00	27,90
		<b>mar-09</b>	14,94	22,99	35,09
		<b>abr-09</b>	9,29	15,83	26,52
		<b>nov-08</b>	12,49	19,82	31,13
		<b>dic-08</b>	34,41	48,17	67,27
	<b>BP</b>	<b>ene-09</b>	47,26	63,36	84,84
		<b>feb-09</b>	42,73	57,67	77,72
		<b>mar-09</b>	32,59	44,96	61,89
		<b>abr-09</b>	23,95	34,16	48,56