



COLEGIO DE POSTGRADUADOS
INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS VERACRUZ

POSTGRADO EN AGROECOSISTEMAS TROPICALES

**CRECIMIENTO, PRODUCTIVIDAD Y CALIDAD DE *Megathyrus maximus* BAJO
COBERTURA ARBÓREA DE *Gliricidia sepium***

LUCERO MEDINILLA SALINAS

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRA EN CIENCIAS

TEPETATES, MANLIO FABIO ALTAMIRANO, VERACRUZ

2012

La presente tesis, titulada: **Crecimiento, productividad y calidad de *Megathyrus maximus* bajo cobertura arbórea de *Gliricidia sepium***, realizada por la alumna: **Lucero Medinilla Salinas**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS

AGROECOSISTEMAS TROPICALES

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO:


DRA. MÓNICA DE LA CRUZ VARGAS MENDOZA

ASESOR:


DRA. SILVIA LÓPEZ ORTIZ

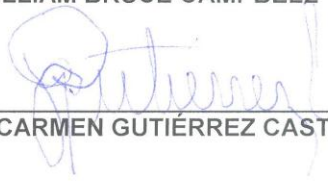
ASESOR:


DR. CATARINO ÁVILA RESÉNDIZ

ASESOR:


DR. WILLIAM BRUCE CAMPBELL

ASESOR:


DRA. MA DEL CARMEN GUTIÉRREZ CASTORENA

Tepetates, Manlio Fabio Altamirano, Veracruz, 24 de julio de 2012

CRECIMIENTO, PRODUCTIVIDAD Y CALIDAD DE *Megathyrus maximus* BAJO
COBERTURA ARBÓREA DE *Gliricidia sepium*

Lucero Medinilla Salinas, MC

Colegio de Postgraduados, 2012

El objetivo de esta investigación fue evaluar el efecto del dosel de *Gliricidia sepium* sobre el crecimiento, productividad y calidad del forraje de *Megathyrus maximus* en las épocas de nortes, seca y lluvias. Se trazaron cuatro parcelas contiguas (15 x 17 m cada una) en un acahual de *G. sepium*; en dos parcelas se eliminaron los árboles (SCA) y las otras se dejaron intactas (COA). En todas se plantó *M. maximus* a 50 cm entre plantas. La altura de la gramínea fue mayor en lluvias ($p < 0.0001$), y menor en COA ($p < 0.0001$), al igual que el número de tallos, aunque esta última fue mayor en la época de nortes ($p < 0.0001$) y menor en la época seca ($p = 0.002$). La cobertura arbórea y la época afectaron el rendimiento del forraje, siendo 22% mayor en SCA ($p = 0.039$), en lluvias ($p < 0.0001$). La RFA varió por la interacción tratamiento*época ($p = 0.0322$), siendo mayor en SCA, en nortes. La proteína de cruda varió entre tratamientos por la interacción tratamiento*época ($p = 0.046$), y fue superior en COA, en la época de nortes. La fibra detergente neutro varió por efecto de la época ($p = 0.044$), y en las otras variables de calidad sólo hubo diferencias entre épocas, con tendencia a mejorar en la época de nortes ($p < 0.05$). Las propiedades fisicoquímicas del suelo cambiaron negativamente después de un año del establecimiento del pasto en el sistema, siendo más evidente la reducción de la materia orgánica, en 3%. Se concluye que aunque el dosel redujo el crecimiento y rendimiento de la gramínea, este efecto es bajo considerando que la reducción en la RFA fue de hasta 51%, indicando capacidad de la gramínea para tolerar la sombra. Asimismo, la interferencia del dosel no afectó el contenido de proteína cruda. Por lo anterior, puede recomendarse la inclusión de árboles de *G. sepium* en los pastizales.

Palabras clave: Sistema silvopastoril, *Megathyrus maximus*, *Gliricidia sepium*, gramíneas, cobertura arbórea.

GROWTH, PRODUCTIVITY AND QUALITY OF *Megathyrus maximus* UNDER COVER FROM THE TREE *Gliricidia sepium*

Lucero Medinilla Salinas, MC

Colegio de Postgraduados, 2012

The objective of this investigation was to evaluate the effect of *Gliricidia sepium* on the growth, productivity and forage quality of *Megathyrus maximus* during the windy, dry, and rainy seasons. Four adjacent and equally sized plots (15 x 17 m) were delineated within a secondary deciduous forest patch dominated by *G. sepium*. Two of the plots were randomly selected to have the trees eliminated (SCA), and the remaining two were left intact (COA). *Megathyrus maximus* was planted in all plots with spacing between plants of 50 cm. Grass height was highest during the rainy season ($p < 0.0001$), and was shortest in COA ($p < 0.0001$). The number of stems also was lowest in COA ($P < 0.0001$), and was greatest during the windy season ($p < 0.0001$) and least during the dry season ($p = 0.002$). Tree cover and season affected forage performance, and was 22% greater in SCA ($p = 0.039$), and was greatest during the rainy season ($p < 0.0001$). The RFA varied because of the interaction treatment*season ($p = 0.0322$), and was greater during the windy season without tree cover (SCA). Crude protein varied among treatments because of the interaction treatment*season ($p = 0.046$), and was greatest under tree cover (COA) during the windy season, while neutral detergent fiber varied due to season ($p = 0.044$). The remaining variables differed due to seasonal effects, and were greater during the windy season ($p < 0.05$). The physico-chemical properties of the soil declined after a year of establishment of grass in the system, especially evidenced by a reduction of organic matter by 3%. It is concluded that although *G. sepium* canopy (COA) reduced the growth and performance of *M. maximus*, the effects were low despite a reduction in RFA of 51%, indicating the capacity of the grass to tolerate shade. As well, interference from the tree canopy did not affect the quantity of crude protein, supporting recommendations to include *G. sepium* in pastures.

Key Words: Silvopastoral system, *Megathyrus maximus*, *Gliricidia sepium*, grasses, tree cover.

AGRADECIMIENTOS

Por hacer siempre tu perfecta voluntad en mi vida y porque todo lo que hay en mí, está delante de tí...**DIOS**.

A mi hermana HILENIA, por ser la persona que ha hecho posible que pueda conseguir lo que busco y a mi Ariel por permitirme ser parte de su vida.

A Don Jorge Toscano, a mis "tías" Martha, Lulú e Isabel, por el cariño y apoyo que siempre me han manifestado.

Al Colegio de Postgraduados Campus Veracruz, por haberme aceptado como estudiante.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por hacer posible la realización de este Postgrado.

Al Fideicomiso Revocable de Administración e Inversión No. 167304 para el establecimiento y operación de los fondos para la investigación científica y desarrollo tecnológico del centro público Colegio de Postgraduados, por el financiamiento parcial de la investigación de tesis.

A mi Consejo Particular: Dra. Mónica de la Cruz Vargas Mendoza (consejera), Dra. Silvia López Ortiz, Dr. Catarino Ávila Reséndiz, Dr. W. Bruce Campbell, Dra. Carmen Gutiérrez Castorena. Por la confianza y apoyo que siempre me brindaron y que me permitieron alcanzar metas académicas y personales.

A los que me apoyaron de una u otra manera en la fase de campo de esta investigación: a Don Humberto Domínguez por facilitarme el sitio experimental, a los trabajadores del colegio, Carlos, Arturo, Alonso, Ignacio, Patty, Gregorio, Amparo, Eloísa, Moisés, Abraham, Will, Mary y Oliver. A Don Julián Contreras y familia por la amistad y el apoyo que siempre me brindaron en esta etapa y a la familia Martínez Martínez por las facilidades brindadas durante mi estancia en Montecillo.

A mis amigos COLPOS, por el cariño que me mostraron y por todo lo compartido en este camino (cuando cuento las bendiciones en mi vida, los cuento a ustedes).

A todo el personal que labora en cada una de las áreas del campus Veracruz, por su siempre amable atención.

CONTENIDO

	Página
1. INTRODUCCIÓN	1
2. SITUACIÓN PROBLEMÁTICA	3
2.1. Eje físico-biológico.....	3
2.2. Eje económico.....	4
2.3. Eje técnico-productivo.....	5
3. OBJETIVOS	6
3.1. Objetivo general.....	6
3.2. Objetivos particulares.....	6
4. HIPÓTESIS	7
4.1. Hipótesis general.....	7
4.2. Hipótesis particulares.....	7
5. REVISIÓN DE LITERATURA	7
5.1. Los sistemas silvopastoriles.....	7
5.2. Interacciones biológicas.....	9
5.2.1. Competencia.....	10
5.2.1.1. Competencia por luz.....	12
5.2.1.2. Competencia por agua.....	15
5.2.2. Interacciones positivas.....	16
5.2.3. Interacción árbol-suelo en los sistemas silvopastoriles.....	19
5.2.4. Interacción árbol-pasto en los sistemas silvopastoriles.....	20
5.3. Radiación solar bajo cobertura arbórea.....	21
5.4. <i>Gliricidia sepium</i>	22
5.5. <i>Megathyrsus maximus</i>	23
6. MATERIALES Y MÉTODOS	24
6.1. Área de estudio.....	24
6.2. Especies estudiadas.....	25

6.2.1.	<i>Gliricidia sepium</i>	25
6.2.2.	<i>Megathyrsus maximus</i>	26
6.3.	Diseño experimental y tratamientos.....	26
6.4.	Monitoreo de las condiciones microambientales.....	26
6.4.1.	Variables del suelo.....	27
6.4.2.	Análisis de imágenes.....	29
6.4.3.	Radiación fotosintéticamente activa (RFA).....	33
6.4.4.	Índice de área foliar del dosel de <i>Gliricidia sepium</i>	33
6.5.	Crecimiento de <i>Megathyrsus maximus</i>	33
6.6.	Productividad de <i>Megathyrsus maximus</i>	35
6.7.	Calidad de forraje de <i>Megathyrsus maximus</i>	35
6.8.	Análisis estadístico.....	36
7.	RESULTADOS Y DISCUSIÓN	37
7.1.	Condiciones microambientales.....	37
7.1.2.	Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA).....	42
7.2.	Crecimiento de <i>Megathyrsus maximus</i>	44
7.3	Tasa de asimilación neta de CO ₂ y radiación fotosintéticamente activa incidente en la hoja de <i>Megathyrsus maximus</i>	47
7.3.1.	Comportamiento ecofisiológico de <i>Megathyrsus maximus</i> en la época de nortes.....	48
7.3.2	Comportamiento ecofisiológico de <i>Megathyrsus maximus</i> en la época seca.....	56
7.3.3.	Comportamiento ecofisiológico de <i>Megathyrsus maximus</i> en la época de lluvias.....	53
7.4.	Productividad de <i>Megathyrsus maximus</i>	60
7.5.	Calidad químico-nutricional de <i>Megathyrsus maximus</i>	62
8.	CONCLUSIONES	64
9.	RECOMENDACIONES	65
10.	LITERATURA CITADA	66

LISTA DE CUADROS

	Página
Cuadro 1. Interacciones positivas y negativas en comunidades ecológicas.....	9
Cuadro 2. Propiedades físicas y químicas del suelo al antes y después del establecimiento de <i>Megathyrsus maximus</i> bajo cobertura arbórea (COA) y sin cobertura arbórea (SCA) de <i>Gliricidia sepium</i> (junio 2010-agosto 2010).....	37
Cuadro 3. Comparación de los agregados del suelo al inicio y final de la evaluación del establecimiento de <i>Megathyrsus maximus</i> bajo cobertura arbórea (COA) y sin cobertura arbórea (SCA) de <i>Gliricidia sepium</i> (junio 2010-agosto 2010).....	40
Cuadro 4. Composición nutricional de <i>Megathyrsus maximus</i> bajo cobertura arbórea (COA) y sin cobertura arbórea (SCA) de <i>Gliricidia sepium</i> en las épocas de nortes y lluvias.....	63

LISTA DE FIGURAS

		Página
Figura 1.	Distribución de fotografías sobre una sección delgada, en la sección delgada (a) y arreglo de las mismas en una sola imagen (b) para determinar los agregados y porosidad del suelo en condiciones sin y con dosel de un sistema silvopastoril compuesto por <i>Gliricidia sepium</i> y <i>Megathyrus maximus</i>	30
Figura 2.	Microfotografía para la cuantificación del espacio poroso presente en el suelo.....	31
Figura 3.	Asignación de colores a los componentes de la imagen para diferenciar el espacio poroso y la estructura sólida presente del suelo.....	31
Figura 4.	Registro de los valores X1 y X2, en la cuantificación del espacio poroso presente en el suelo.....	32
Figura 5.	Diferencias en la estructura y distribución de los agregados al inicio y final del experimento en condiciones sin cobertura arbórea.....	41
Figura 6.	Radiación fotosintéticamente activa (RFA) en condiciones sin cobertura arbórea (SCA) y con cobertura arbórea (COA) de <i>Gliricidia sepium</i> , durante tres épocas del año. Letras distintas indican diferencias significativas según prueba de TUKEY ($p < 0.05$) sobre datos transformados logarítmicamente.....	43
Figura 7.	Altura de individuos de <i>Megathyrus maximus</i> en tres épocas del año (datos agrupados por tratamiento y replica). Letras distintas indican diferencias significativas según prueba de TUKEY ($p < 0.05$) sobre datos transformados logarítmicamente.....	45

Figura 8.	Número de tallos de individuos de <i>Megathyrsus maximus</i> en tres épocas del año (datos agrupados por tratamiento y replica). Letras distintas indican diferencias significativas según prueba de TUKEY ($p < 0.05$) sobre datos transformados logarítmicamente.....	46
Figura 9.	Diámetro de macollas en individuos de <i>Megathyrsus maximus</i> en tres épocas del año (datos agrupados por tratamiento y replica). Letras distintas indican diferencias significativas según prueba de TUKEY ($p < 0.05$) sobre datos transformados logarítmicamente.....	47
Figura 10.	Tasa neta de asimilación de CO ₂ y Radiación fotosintéticamente activa de <i>Megathyrsus maximus</i> en siete meses de evaluación correspondiente a tres épocas del año. Líneas punteadas denotan la RFA y líneas continuas la asimilación de CO ₂	48
Figura 11.	Tasa neta de asimilación de CO ₂ (A) Conductancia estomática (B) Transpiración (C) y Radiación fotosintéticamente activa (D). Estas medidas se obtuvieron en individuos de <i>Megathyrsus maximus</i> bajo cobertura arbórea (COA) y sin cobertura arbórea (SCA) de <i>Gliricidia sepium</i> , entre 8:00 y 18:00 horas, durante la época de nortes. Los datos de conductancia estomática fueron transformados logarítmicamente.....	50
Figura 12.	Uso eficiente del agua (UEA). Estas medidas se obtuvieron en individuos de <i>Megathyrsus maximus</i> bajo cobertura arbórea (COA) y sin cobertura arbórea (SCA) de <i>Gliricidia sepium</i> , entre 8:00 y 18:00 horas, durante la época de nortes. Las barras denotan la desviación estándar.....	52
Figura 13.	Tasa neta de asimilación de CO ₂ (A) Conductancia estomática (B) Transpiración (C) y Radiación fotosintéticamente activa (D). Estas medidas se obtuvieron en individuos de <i>Megathyrsus maximus</i> bajo cobertura arbórea (COA) y sin cobertura arbórea (SCA) de <i>Gliricidia sepium</i> , entre 9:00 y 17:00 horas, durante la época seca. Los datos de conductancia estomática fueron transformados logarítmicamente. Las barras denotan la desviación	

	estándar.....	54
Figura 14.	Uso eficiente del agua (UEA). Estas medidas se obtuvieron en individuos de <i>Megathyrus maximus</i> bajo cobertura arbórea (COA) y sin cobertura arbórea (SCA) de <i>Gliricidia sepium</i> , entre 9:00 y 17:00 horas, durante la época seca.....	55
Figura 15.	Tasa de asimilación de CO ₂ (A) Conductancia estomática (B) Transpiración (C) y Radiación fotosintéticamente activa (D). Estas medidas se obtuvieron en individuos de <i>Megathyrus maximus</i> bajo cobertura arbórea (COA) y sin cobertura arbórea (SCA) de <i>Gliricidia sepium</i> , durante la época de lluvias. Los datos de conductancia estomática fueron transformados logarítmicamente. Las barras denotan la desviación estándar.....	57
Figura 16.	Uso eficiente del agua (UEA). Estas medidas se obtuvieron en individuos de <i>Megathyrus maximus</i> bajo cobertura arbórea (COA) y sin cobertura arbórea (SCA) de <i>Gliricidia sepium</i> , entre 9:00 y 17:00 horas, durante la época de lluvias. Las barras denotan la desviación	58
Figura 17.	Concentración de clorofila en individuos de <i>Megathyrus maximus</i> bajo cobertura arbórea (COA) y sin cobertura arbórea (SCA) de <i>Gliricidia sepium</i> en 8 semanas durante la época de lluvias. Los datos de clorofila fueron transformados logarítmicamente. Las barras denotan la desviación estándar.....	60

1. INTRODUCCIÓN

Los sistemas silvopastoriles han tomado importancia como alternativa hacia la sostenibilidad en la ganadería de las zonas tropicales, ya que presentan diversas ventajas en comparación con las modalidades de pastoreo convencionales. Entre las ventajas destacan que previenen la erosión y evaporación del agua del suelo, así como el mejoramiento de las condiciones microclimáticas bajo el dosel, proveyendo mejoría en el confort térmico de los animales, y el mantenimiento de una mayor proporción de tejidos verdes en pasturas (Renolfi y Fumagalli, 1998; Andrade *et al.*, 2008).

Además, al incorporar un componente arbóreo, se incrementa la productividad biológica (Souza de Abreu *et al.*, 1999; Casasola *et al.*, 2007), y aminora la compra de insumos e incluso ofrece ingresos a las familias, ya sea a corto o a largo plazo, al diversificar la producción (Del Pozo, 2004). Sin embargo, también se les ha relacionado con baja producción, poco crecimiento y reducción en la calidad de las pasturas. Esta aparente contradicción es probable que resulte de las complejas interacciones que ocurren entre las especies asociadas, particularmente de competencia por recursos que pudieran ser limitados (Soares *et al.*, 2004; Casanova *et al.*, 2007).

Las interacciones planta-planta que suceden entre los componentes de los sistemas silvopastoriles pueden ser de competencia o facilitación, y han sido reconocidas como factores importantes en la estructuración de las comunidades vegetales (Kitzberger *et al.*, 2000).

Frecuentemente estas interacciones y sus mecanismos han sido estudiados de manera aislada y no de manera conjunta en el mismo sistema (Callaway y Walker, 1997; Maestre *et al.*, 2003). La mayoría de estas interacciones ocurren de modo indirecto, mediadas a través de un recurso (luz, nutrimentos, agua) o a través del efecto de una especie sobre la temperatura y humedad relativa de su microambiente. De esta manera, los efectos que un individuo ejerce sobre otro dependen de la abundancia de los recursos. El balance de competencia y facilitación en un sistema silvopastoril podría estar asociado con diversos factores como estado de vida, edad, densidad de las plantas, fisiología de las especies, y factores abióticos como la luz, agua, entre otros (Belsky, 1994; Callaway, 1994).

Diversas especies de árboles asociadas con gramíneas como *Megathyrsus maximus* (Jacq.) B.K. Simon y S.W.L. Jacobs, *Urochloa brizantha* (Hochst. ex A. Rich) R.D. Webster (antes *Brachiaria brizantha*) y *Urochloa decumbens* (Stapf) R.D. Webster (antes *Brachiaria decumbens*) han sido empleadas para conocer el efecto que tiene la cobertura arbórea sobre su calidad, productividad y disponibilidad (Andrade *et al.*, 2008; Obispo *et al.*, 2008). No obstante, todavía falta generar conocimiento sobre las interacciones entre árbol-gramínea, suelo y clima, ya que en las comunidades vegetales son complejas y dinámicas (Callaway, 1995).

De acuerdo con lo anterior, la presente investigación tuvo como objetivo evaluar los efectos del dosel de *Gliricidia sepium* (Jacq.) (Kunth ex Walp.) sobre el crecimiento, productividad y calidad de la gramínea *M. maximus* en tres épocas del año.

2. SITUACIÓN PROBLEMÁTICA

2.1. Eje físico-biológico

La pérdida de la biodiversidad es uno de los principales problemas ambientales globales de la actualidad. En las regiones tropicales, se practica la deforestación para convertir el uso del suelo a pastizal en áreas de desarrollo agrícola, causando un desequilibrio que se inicia con el deterioro de la vegetación natural (Esquivel *et al.*, 2004). La cubierta vegetal nativa, junto con su fauna asociada, es muchas veces eliminada y sustituida por especies forrajeras exóticas, lo cual conlleva a una reducción drástica del número de especies presentes en los agroecosistemas.

En el municipio de Paso de Ovejas, del estado de Veracruz, las principales actividades económicas son la ganadería de doble propósito y la siembra de maíz. Este es un sistema terrestre de lomeríos en donde se puede encontrar de manera natural en los potreros una amplia variedad de árboles de la selva baja caducifolia (López *et al.*, 2011), por lo que generar información de cómo aprovechar estas condiciones podría contrarrestar los efectos negativos que se han venido suscitando a causa de la eliminación de la vegetación nativa (Andrade *et al.*, 2008).

La SEMARNAP-CP (2002) reportó que en el estado de Veracruz el sobrepastoreo y la compactación de los suelos son unos de los principales problemas de degradación física. El manejo inadecuado de los monocultivos de gramíneas que por muchos años ha dominado en los sistemas ganaderos, está contribuyendo a la pérdida de fertilidad de los suelos (Schroth *et al.*, 2001). Muchos de los suelos deben su fertilidad a la

materia orgánica y a la dinámica de los organismos biológicos que ahí mismo se desarrollan. La pérdida de vegetación tiene una influencia fundamental en esta degradación, así mismo, esta contribuye a la pérdida de flora y fauna silvestre (Simón *et al.*, 2005).

2.2. Eje económico

El clima de la región de estudio es del tipo $Aw_0''(w)$ (i)'g el cual se caracteriza por un prolongado periodo de estiaje durante los meses de invierno y primavera, y su concomitante escasez de forraje, lo cual es una limitante de la actividad ganadera (Köppen, modificado por García, 1973).

La estacionalidad de la precipitación y por consecuencia en la producción de forraje, provoca pérdidas económicas por muerte de animales, disminución de la condición corporal, disminución de la producción de carne y leche, o la venta comprometida de animales a precios bajos (López *et al.*, 2011). En el más benigno de los casos, el periodo de estiaje puede significar un gasto adicional en la producción del ganado, derivado de la compra de forraje, la renta de terrenos alternativos de pastura, o de labores de ensilado y preparación de alimento para el ganado.

2.3. Eje técnico-productivo

Muchos de los productores tienen el conocimiento local del potencial de los árboles leguminosos y de cómo manejar un sistema silvopastoril. Sin embargo, se requiere documentar a detalle dicha información a través del conocimiento científico, y transferir

la tecnología para que los productores hagan un uso racional de los recursos naturales que poseen y cubran muchas de las necesidades que impiden que la zona se desarrolle.

La combinación de árboles-gramíneas está dada por el criterio y conocimiento empírico del productor, y estas asociaciones han sido clasificadas de acuerdo con su función dentro de la finca (Mahecha, 2002; Mijail *et al.*, 2003), entre las que destacan:

1. El uso de postes para la delimitación de los potreros (cercas vivas), y como bloques de alta densidad para maximizar la producción de biomasa que se utilice en la suplementación animal (bancos de forraje).
2. La siembra de pasturas en callejones, es decir, entre las hileras de árboles o arbustos (pasturas en callejones), árboles dispersos en potreros para proveer sombra y alimentos para los animales (árboles dispersos en potreros).
3. Diseños de pastoreos dentro de plantaciones forestales que generan ingresos a corto plazo y reducen considerablemente el riesgo contra incendios (plantaciones forestales).
4. Barreras protectoras contra el viento.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general

Evaluar el efecto del dosel de un acahual dominado por *Gliricidia sepium* sobre el crecimiento, productividad y la calidad químico-nutricional del forraje de *Megathyrus maximus*, en la radiación fotosintéticamente y en las características físico-químicas y estructurales del suelo, en tres épocas del año.

3.2. Objetivos particulares

- 1) Evaluar el efecto del dosel de *G. sepium* sobre las condiciones físico-químicas y estructurales del suelo.
- 2) Evaluar el crecimiento de *M. maximus* bajo y fuera del dosel de un acahual dominado por *G. sepium* en relación con las condiciones microambientales del suelo y de radiación RFA, en las estaciones de nortes, seca y lluvias.
- 3) Evaluar la productividad de *M. maximus* bajo y fuera del dosel de un acahual dominado por *G. sepium* en las estaciones de nortes, seca y lluvias.
- 4) Evaluar la calidad del forraje de *M. maximus* bajo y fuera del dosel de un acahual dominado por *G. sepium* en las estaciones de nortes, seca y lluvias.

4. HIPÓTESIS

4.1. Hipótesis general

La presencia y fenología del dosel arbóreo modifica las condiciones microambientales del suelo y de la radiación fotosintéticamente activa afectando el crecimiento, productividad y calidad del forraje de *Megathyrus maximus* de manera diferencial dependiendo de la estacionalidad climática.

4.2. Hipótesis particulares

- 1) La eliminación del componente arbóreo modifica las condiciones microambientales del suelo y de la RFA del acahual.
- 2) El componente arbóreo del acahual dominado por *G. sepium* tendrá un efecto negativo sobre el crecimiento de *M. maximus* durante la estación de lluvias y positivo en las estaciones nortes y seca, debido a sus cambios fenológicos.
- 3) El componente arbóreo del acahual dominado por *G. sepium* tendrá un efecto negativo sobre la productividad de *M. maximus* durante la estación de lluvias, positivo y menor en la estación seca.
- 4) El componente arbóreo del acahual dominado por *G. sepium* tendrá un efecto negativo sobre la calidad de *M. maximus* durante la estación seca.

5. REVISIÓN DE LITERATURA

5.1. Los sistemas silvopastoriles

Existen diversos conceptos de un sistema silvopastoril (SSP). De acuerdo con Murgueitio (2008), los sistemas silvopastoriles son una modalidad de la agroforestería

en la que se combinan en el mismo espacio plantas forrajeras como gramíneas y leguminosas rastreras con arbustos y árboles, destinados a la alimentación animal y usos complementarios.

Mahecha (2002), los define como sistemas de producción pecuaria en donde las leñosas perennes (árboles y/o arbustos) interactúan con los componentes tradicionales (forrajeras herbáceas y animales) bajo un sistema de manejo integral, como una alternativa de producción sostenible que permite reducir el impacto ambiental de los sistemas tradicionales de producción.

En la presente investigación, el SSP se plantea como un tipo de sistema agroforestal con un arreglo espacial, en donde se asocian dos componentes en la misma superficie, en este caso árbol-gramínea, en el cual, los elementos interaccionan de manera directa, con el objetivo de aprovechar de manera racional los recursos, aminorando los efectos negativos de competencia que se ejerce entre las especies involucradas, debido a la disminución de algún recurso, esto bajo el manejo integral del sistema (Mahecha *et al.*, 1999; Ojeda *et al.*, 2003; Pérez y Linares, 2008).

Los SSP tradicionales están basados en el criterio y la experiencia del productor, así como en las condiciones climáticas de la zona, por lo que pueden asumir varios objetivos, ya sea proporcionando servicios ambientales, incrementando la productividad del forraje o aminorando los efectos del clima sobre los animales y pasturas (Ojeda *et al.*, 2003).

Este sistema ha sido de gran interés en las regiones tropicales en Centroamérica, con el propósito de mejorar y diversificar los potreros, no solo aumentando su producción sino al mismo tiempo brindando servicios ambientales y conservando la biodiversidad (Ibrahim y Harvey, 2003). Otros de los beneficios de la incorporación y retención de árboles en potreros se reflejan en la calidad del suelo con respecto a los monocultivos; por ello, la incursión de árboles leguminosos en los potreros son los sistemas más estudiados (Mahecha, 2002; Murgueitio, 2008).

5.2. Interacciones biológicas

En la literatura se pueden encontrar las diferentes interrelaciones que se efectúan en las comunidades ecológicas, tales como, interacción animal-animal, animal-planta e interacción planta-planta, aunque, se han clasificado de manera general en positivas y negativas (CATIE, 1994). En el Cuadro 1, se muestran las interacciones más reconocibles de acuerdo al mecanismo en el que actúan.

Cuadro 1. Interacciones positivas y negativas en comunidades ecológicas.

Interacciones Positivas	Mecanismo	Interacciones Negativas	Mecanismo
Mutualismo	Ambos organismos son beneficiados	Depredación y Parasitismo	Uno de los dos organismos obtiene el mayor beneficio
Comensalismo	Un organismo es beneficiado y el otro no es beneficiado ni perjudicado	Amensalismo	Un organismo es perjudicado y en el otro resulta neutra
Proto-cooperación	Asociación en que ambos organismos resultan beneficiados	Competencia	Ambos organismos se perjudican

Modificado de Curtis y Barnes (2004)

El entendimiento de las interacciones en las comunidades ecológicas, particularmente en comunidades vegetales, está fundamentado en el estudio de la ecología básica (Went, 1942; Callaway, 1995). Autores como Franco y Nobel (1990), Callaway (1998), Barnes y Archer (1999), han sostenido la idea de que la estructura y dinámica de dichas comunidades está influenciada por las interacciones que acontecen entre las plantas involucradas, ya sea de la misma o de diferentes especies, debido a que al desarrollarse, una de las especies está limitando la disponibilidad de recursos de otras que coexisten en el mismo espacio.

Como se mencionó anteriormente, las interacciones pueden clasificarse de manera opuesta (por ejemplo, competencia o facilitación) y estas pueden ocurrir a nivel aéreo o a nivel radical, a través del efecto de los recursos en las plantas (agua, luz, nutrimentos), por lo que comúnmente se les llama interacciones indirectas (Grace y Tilman, 1990).

5.2.1. Competencia

El concepto de competencia ha sido un tema ampliamente discutido en el área de ecología (Grime, 1979; Schoener, 1982; Tilman, 1982), concibiéndose como aquella que ocurre entre dos organismos en la cual ambos ven reducida su aptitud, y tiene como factores intermediarios recursos que se encuentran en condiciones limitadas en el mismo tiempo y espacio. Dicho concepto ha sido asociado como la principal fuerza estructuradora de las comunidades vegetales (y animales), y su efecto no se limita a

las partes aéreas de las plantas, también puede ejercer impacto en el subsuelo (Schenk, 2006; Casanova *et al.*, 2007).

Dentro del mismo concepto se pueden identificar dos vertientes; la primera; se presenta en organismos de la misma especie (competencia intraespecífica), y la segunda; es aquella que se da en los organismos de diferentes especies (competencia interespecífica) (Barnes y Curtis, 2004). En ambas, los individuos compiten por factores que comparten y que se encuentran en forma limitada. La competencia interespecífica es común en comunidades vegetales donde la intercepción de luz, disponibilidad de agua y nutrimentos pueden operar como agentes intermediarios. Como resultado de esta interrelación, el éxito biológico puede ser reducido: la reproducción y la sobrevivencia disminuyen (Maestre *et al.*, 2003).

La magnitud e intensidad de competencia entre las especies depende del grado de limitación y de la similitud de los requerimientos de recursos por parte de las especies. Además, muchas veces las especies no pueden coexistir a largo plazo usando el mismo recurso, al final una especie será excluida, y el éxito dependerá de los mecanismos y estrategias que cada una emplee para sobrevivir (Schoener, 1982; Falster y Westoby, 2003). Uno de estos mecanismos es la distribución espacial y densidad que los organismos adoptan, pudiendo formar grupos pequeños o grandes para el aprovechamiento de los recursos frente a sus competidores, determinándose así cuántas y cuáles especies coexisten en la comunidad (Grace y Tilman, 1990).

Las plantas no solo compiten por recursos como agua y luz, también disputan por elementos como el carbono, nitrógeno, fósforo, oxígeno, que son elementos móviles que varían en el tiempo y espacio, que son esenciales para el desarrollo óptimo de cualquier organismo. Las plantas los requieren en cantidades que dependen de su ciclo de vida; si los elementos nutricionales se encuentran presentes en cantidades limitadas y en tiempos cortos, la aptitud puede ser afectada (Price, 1984).

5.2.1.1. Competencia por luz

Cuando las especies están asociadas, los componentes vegetales pueden entrar en conflicto por los recursos que se encuentran más escasos; estos recursos van a estar condicionados por el estrato arbóreo, clima y fases fenológicas de las plantas involucradas (Armas, 2004). La luz es el recurso de mayor competencia a nivel aéreo en plantas asociadas, aun entre hojas de la misma planta (Ludwig *et al.*, 2004).

Por otra parte, se ha demostrado que en condiciones ambientales donde existe la humedad suficiente, el factor limitante es la disponibilidad de luz y no la disponibilidad del agua y nutrimentos (Callaway, 1995; Casper y Jackson, 1997; Ludwig *et al.*, 2004). La luz es un recurso que está considerado como asimétrico, es decir, el estrato mayor absorbe luz y limita que llegue en la misma calidad a las gramíneas, mientras que los recursos en el suelo tienen distribución simétrica, es decir, todos los componentes tienen la misma cantidad de nutrientes y agua (Teyssonneyre *et al.*, 2002), por lo que la aptitud de las plantas puede ser más afectada por la captura de luz que por la captura de nutrientes (Barnes y Archer, 1999).

En condiciones naturales, la reducción de la calidad e intensidad de la luz que llega al estrato herbáceo está influenciada por la arquitectura del dosel del estrato arbóreo, con ventajas significativas cuando comparten orientación de sus hojas (Talbot y Dupraz, 2012); es decir, cuando la arquitectura de la copa del estrato arbóreo es vertical, las plantas herbáceas pueden captar la radiación difusa que se intercepta. En cambio, en copas con dosel horizontal puede haber no solo competencia con otras especies, sino también con hojas del mismo árbol que se encuentran debajo, sobre todo en árboles con follaje denso (Anten y Werger, 1996). Esta competencia por luz puede provocar cambios morfológicos y fisiológicos en las plantas que se encuentran bajo el dosel (Fullbright *et al.*, 1997). Ejemplo de ello, reportan Kitzberger *et al.* (2000), quienes observaron que la densidad de follaje del arbusto *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. & Bizzarri suprime el crecimiento en altura del ciprés.

En SSP, Villanueva *et al.* (2008) observaron que la disponibilidad de la gramínea *U. brizantha* se redujo de 4 a 97% a medida que la densidad del dosel aumentaba comparado con sistemas abiertos. En el mismo año, Obispo *et al.* (2008) evaluaron la producción y calidad de *M. maximus*, y encontraron que la productividad se redujo a mayor densidad de dosel; a pesar de eso, la calidad del pasto se incrementó. Estas variaciones en la producción y en la calidad de las gramíneas están relacionadas con las limitaciones de luz que reciben bajo dosel, aminorando la eficiencia fotosintética. Debido a que las gramíneas presentan vía metabólica C4, caracterizada por alcanzar su máxima producción a niveles elevados de luz, si esta se reduce, provoca

alteraciones que impactan en su productividad que está estrechamente correlacionada con la masa de hojas (Vanninen y Mäkelä, 2000).

Deinum *et al.* (1996) describieron los efectos de la intensidad de luz en plántulas de *U. brizantha* y *M. maximus* bajo condiciones de invernadero, observando de 8 a 13 tallos por macolla en altas intensidades de luz, respectivamente, mientras que en sombra se redujeron a cinco y siete tallos, respectivamente, aunque también reportan una mejora en la calidad de ambas gramíneas.

Fisiológicamente, bajo reducciones de luz, los cloroplastos se separan en dos grupos distribuidos a lo largo de las paredes más cercanas, y lejanas, de la fuente de luz. Este movimiento de organelos, depende de la dirección de la radiación; caso contrario cuando los niveles de luz son elevados, los cloroplastos se alinean a lo largo de las paredes radiales de las células quedando bajo la sombra que se proporcionan unas a otras, por lo que se protegen de los daños que causa el exceso de luz (Salisbury y Ross, 1994).

La asimilación de CO₂ está controlada por la cantidad de radiación solar absorbida; sin embargo, se ha reportado que la radiación difusa que llega a estratos inferiores es mejor utilizada que la radiación directa (Roderick, 2001) debido a que la difusa está dada mayormente por ondas azules, siendo la más efectiva para el proceso fotosintético (Hernández y Rodríguez, 2008), y siendo regulada por factores

ambientales, aunque el mecanismo por el cual esas ondas actúan aun no es claro (Urban *et al.*, 2007).

5.2.1.2. Competencia por agua

La competencia en comunidades vegetales no está restringida al nivel aéreo, sino que también se presenta por recursos edáficos, particularmente por el uso del agua, superando muchas veces la competencia por nutrimentos (Bonilla, 2005). Una hipótesis generalizada en la agroforestería, es que los diferentes componentes vegetales toman los recursos que requieren en diferentes estratos del suelo, de modo que no se traslapen, evitando o reduciendo al mínimo la competencia (Casanova *et al.*, 2007; Fernández *et al.*, 2008).

Se ha generalizado que el estrato arbóreo posee mayor capacidad fisiológica y morfológica en las raíces, lo que le permite la captación de agua a mayores profundidades del suelo, mientras que las gramíneas se limitan a tomar el recurso disponible de la capa superficial del suelo (Casanova *et al.*, 2007). Aunque esto puede suceder, está condicionado por las especies, el manejo que se les dé y las características del suelo, entre otras (Belsky, 1994, Solorio y Solorio, 2002).

En SSP, las especies leñosas pueden favorecer el incremento de la fertilidad del suelo, mediante la fijación de nitrógeno, esto como un efecto facilitativo. Sin embargo, en condiciones tropicales donde muchas veces el agua es un recurso limitado, la competencia por la obtención de este recurso puede ser más fuerte (Huber y

Trecaman, 2000). De hecho, se ha reportado que esta puede ser más acentuada entre las mismas especies, debido a la corta distancia entre raíces (Rubio *et al.*, 2001).

Las raíces de las plantas se pueden distribuir horizontales y/o verticales, dependiendo de la fisiología de cada especie. Si ambas especies asociadas lo hacen en la misma orientación, la competencia por recursos se intensifica. Por ello, se requiere conocer tal característica de las especies asociadas, debido a que las plantas presentan estrategias y adaptaciones fisiológicas para su persistencia (Franco y Nobel, 1989; Barnes y Archer, 1999).

5.2.2. Interacciones positivas

Aunque se ha reconocido que la competencia impacta en la estructura de las comunidades, el reconocimiento de la facilitación también ha sido descrito, especialmente en condiciones donde las especies se encuentran en ambientes extremos, como por ejemplo en condiciones áridas y semiáridas (Callaway, 1995; Maestre *et al.*, 2003). Así también se han reportado los beneficios que otorga una planta nodriza, al mejorar las condiciones del microclima, permitiendo así el establecimiento de otras especies (Barnes y Archer, 1999; Kitzberger *et al.*, 2000). Aunque en algunas ocasiones las plantas nodrizas pueden ser excluidas totalmente del sitio por aquellas que en un principio eran beneficiadas, también se debe de tomar como referencia que este beneficio puede ser relativamente corto y está ligado a las condiciones del suelo, estado fenológico de la especie, ciclo de vida y retención de agua (Franco y Nobel, 1990; Aguiar *et al.*, 1992; Moro *et al.*, 1997).

En SSP, la asociación árbol-gramínea es posible si se trata de gramíneas con características fisiológicas y morfológicas que les brinden adaptación específica y tolerancia a la sombra, aminorando los efectos negativos en su crecimiento y muchas veces aumentando su calidad. En condiciones tropicales, las gramíneas se ven seriamente afectadas por la intensidad de la radiación solar durante la época seca, por lo que se ha podido comprobar que, la inclusión de árboles puede aminorar sus efectos (Del Pozo, 2004).

El efecto de facilitación en un SSP puede ocurrir en la época de estiaje, asociado a que la copa del árbol mantiene una temperatura menor bajo su sombra que en condiciones abiertas, por lo que permite la conservación del forraje por más tiempo (Shelton *et al.*, 1991). Viáfara *et al.* (1997) evaluaron *M. maximus* en la época seca y no encontraron diferencia significativa en calidad nutricional de la gramínea en sombra y en condiciones de radiación total, aunque esto podría estar asociado a que la especie *Samanea saman* (Jacq.) Merr. (antes *Pithecellobium saman*) es un árbol deciduo, lo que permitió la incidencia de luz necesaria para que la gramínea fotosintetizara.

En un SSP la interacción pastura-animal es muy importante, ya que se considera que los animales favorecen el equilibrio del pastizal y estimulan el rebrote del mismo (Augustine y McNaughton, 1998). Se ha demostrado que al asociar *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit y *Leucaena leucocephala* ssp. *leucocephala* (Lam.) de Wit (antes *Leucaena glauca*) con *Clitoria ternatea* L. y *Urochloa brizantha*, el ganado influyó en la relación leguminosa-gramínea, ya que controlaban el crecimiento de ambas

especies, además, de evitar la invasión de arvenses no deseadas (Bugarín *et al.*, 2009).

Especies de gramíneas como *U. brizantha*, *Urochloa humidicola* (Rendle) Morrone & Zuloaga (antes *Brachiaria humidicola* y *M. maximus* han sido ampliamente evaluadas por su valor proteico (Viáfara *et al.*, 1997; Dias-Filho, 2002; Obispo *et al.*, 2008). Otras especies menos estudiadas como *Paspalum atratum* Swallen y *Bothriochloa saccharoides* (Sw.) Rydb. han mostrado alta capacidad productiva y un buen desempeño agronómico al sombreado, aunque sería importante evaluarlas en sombreado natural (Bhatt *et al.*, 2002; Piñeros *et al.*, 2009).

Por lo anterior, es importante señalar que para una asociación benéfica es necesario considerar al sistema de manera integral, tomando en cuenta que los componentes son dinámicos en el tiempo y no solo la fisiología de las especies involucradas.

Las asociaciones de un SSP a corto plazo no presentan un aumento de producción significativa; sin embargo, la sustentabilidad de los agroecosistemas es medida en el tiempo, por lo que se tendría que hacer un balance de los efectos a largo plazo (Viáfara *et al.*, 1997).

La facilitación y la competencia son dos interacciones comúnmente observadas entre las plantas que se dan simultáneamente (Callaway y Walker, 1997; Holmgren *et al.*, 1997), y por eso es difícil precisar en qué tiempo inicia o termina cada una. Por ello, la mayoría de los estudios suelen informar resultados relacionados con el balance de

ambas interacciones. Este balance puede variar de facilitación a competencia o viceversa, como consecuencia de cambios en los factores y condiciones involucrados.

5.2.3. Interacción árbol-suelo en los sistemas silvopastoriles

Gran parte de la importancia que han tomado los SSP está ligada a los beneficios que los árboles aportan al suelo. Diversos estudios han soportado la hipótesis que incorporar árboles leguminosos en el potrero puede alterar de manera positiva las propiedades físicas, químicas y biológicas en el componente edáfico. Otros autores han probado la hipótesis haciendo inferencias que especies leñosas incrementan la materia orgánica y los nutrimentos por la acumulación de la hojarasca (Nair, 2004; Ruiz *et al.*, 2006; Hernández, 2008).

Por otra parte, la implementación de SSP ayuda a contrarrestar los efectos negativos en el suelo por causa del ganado. Aunque se ha reportado la competencia por recursos en el componente edáfico, también se han señalado los beneficios que se obtienen al incorporar al estrato arbóreo en el sistema, como la fijación de nitrógeno, mayor ciclaje de nutrimentos e incorporación de materia orgánica (Nair, 2004).

Aparicio *et al.* (2005) evaluaron los cambios en las propiedades del suelo y el efecto de plantas nodriza, y observaron que el dosel ejerce un fuerte efecto permitiendo que otras especies puedan establecerse, aunque, no encontraron modificaciones en las características físicas, materia orgánica, nitrógeno total y fósforo, pero sí un incremento en la disponibilidad de potasio.

Hernández *et al.* (2008), evaluaron la fertilidad edáfica en un sistema silvopastoril de *L. leucocephala* con 10 años en uso, comparado con un monocultivo. Sus resultados indicaron que la materia orgánica fue mayor en la primera condición. Estos resultados coinciden con los reportados por Mahecha *et al.* (1999) al asociar *L. leucocephala* con *Cynodon plectostachyus* (K. Schum.) Pilg. y *Prosopis juliflora* Sw. D.C., manifestando un efecto positivo sobre la composición química del suelo, favoreciendo a un mayor reciclaje de nutrimentos.

5.2.4. Interacción árbol-pasto en los sistemas silvopastoriles

Al asociar árboles con gramíneas, las respuestas pueden ser negativas y positivas, y el grado de interacción dependerá de las especies involucradas, las condiciones climáticas, edáficas y del manejo del sistema (Ojeda *et al.*, 2003). Las respuestas negativas pueden ser la competencia por luz, agua y nutrimentos, y estas se acentúan cuando los recursos son limitados. Por otra parte, los efectos también pueden ser positivos, tales como la fijación de nitrógeno cuando el estrato arbóreo es leguminoso, mejoramiento del microclima, confort animal, y mejoramiento del suelo (Renolfi y Fumagalli, 1998; Sánchez *et al.*, 2003; Andrade *et al.*, 2008).

Al evaluar el crecimiento y desarrollo de *M. maximus* en la época seca, se mostró que al asociarse con *Samanea saman* la gramínea no es afectada, aunque esta respuesta se pudiera deber a que esta especie de árbol es decidua y se defolia en una época del año, permitiendo el paso de la luz para recuperarse (Viáfara *et al.*, 1997). Por otra parte, Mahecha *et al.* (2007) evaluaron la misma variedad de gramínea asociada con

árboles de *Eucalyptus tereticornis* Sm. entre 10 y 5 m de altura. Los resultados mostraron una tendencia negativa a mayor altura arbórea, hecho asociado con la disminución de la radiación solar bajo dosel.

A pesar de que hay un beneficio al incorporar árboles en los potreros, aún existe desconocimiento de los efectos de la sombra sobre la calidad, productividad y disponibilidad de forraje (Andrade *et al.*, 2008), cuando en el sistema interactúan factores que originan una gama de respuestas de las gramíneas, como por ejemplo, la especie de árbol, la variedad de gramínea, tipo de suelo, clima, y dos importantes factores que influyen de manera directa, como lo son la densidad de follaje del árbol y la época del año (Mahecha *et al.*, 2007).

5.3. Radiación solar bajo cobertura arbórea

La luz es un recurso vital en el planeta, que desencadena una serie de reacciones bioquímicas en los organismos vivos (Valladares, 2001). No obstante, este es el recurso que más varía en el espacio. En SSP, la luz solar que atraviesa el estrato arbóreo determina la eficiencia del proceso fotosintético que llevan a cabo las plantas bajo dosel. De manera particular, bajo cobertura arbórea se intercepta radiación directa y radiación difusa determinada por la nubosidad, siendo la radiación difusa la más favorable para el proceso fotosintético (Jaramillo, 2005; Hernández y Rodríguez, 2008).

La radiación directa depende de la posición del sol y de los espacios abiertos de la arquitectura de la copa del árbol, características que hacen que no se distribuyan

uniformemente. La radiación difusa se encuentra en la misma proporción dentro del sistema, debido a que penetra uniformemente en todas las direcciones (Parent y Messier, 1996) y presenta la ventaja de que las hojas no aumentan su temperatura al utilizarla, mientras que, la radiación directa puede dar lugar al fenómeno de fotoinhibición por las altas temperaturas interceptadas. Además, la densidad de fotón de flujo en la radiación difusa es relativamente constante (400-900 nm) con partículas en su mayoría de ondas azules, que son las más eficientes en el proceso de la fotosíntesis (Urban *et al.*, 2007). Sin embargo, se desconoce el mecanismo por el cual actúa (Roderick, 2001). Si las aberturas en la copa del árbol son grandes, los destellos también, las ondas se hacen más largas e intensas perdiendo su efectividad (Valladares, 2001).

5.4. *Gliricidia sepium*

Gliricidia sepium es un árbol nativo de México y América Central, se encuentra distribuida ampliamente en regiones tropicales formando selvas medianas perennifolias y vegetación secundaria (CATIE, 1991). Se puede encontrar de manera natural en los paisajes tropicales de México (Veracruz, Oaxaca, Chiapas, Guerrero, Tabasco, Puebla, Jalisco, Tamaulipas, San Luis Potosí, Nayarit, Sinaloa, Quintana Roo, Michoacán), y comúnmente se conoce como; mata ratón, cocuite, madero negro y palo de sol. Esta especie es de gran interés en las regiones tropicales por las bondades que presenta, ya que se reproduce fácilmente (estacas o semillas) y es de rápido crecimiento, además de tener una gran capacidad de regeneración después de una perturbación, ya sea por poda, corte o ramoneo (Piedade y Antonio, 2001). Esta planta se usa en los

sistemas agroforestales, en linderos en los potreros, sombra, cortinas rompeviento y fijación de nitrógeno (Arias *et al.*, 2001) y también es altamente apreciada como forraje para el ganado, debido a su alto valor nutritivo en proteína cruda, llegando alcanzar hasta 19%, superior a cualquier gramínea mejorada (Razz y Clavero, 1998; Pedraza *et al.*, 2004).

5.5. *Megathyrsus maximus*

Las gramíneas han sido consideradas como la principal fuente de forraje para los animales domésticos, a pesar de su baja calidad nutricional, sobre todo, en regiones tropicales donde existe una época de estiaje prolongada (Homen *et al.*, 2010). *Megathyrsus maximus* (antes *Panicum maximum*) es una gramínea perenne rizomatosa, de tallo erecto, que puede alcanzar más de dos metros de altura, situación que la hace vulnerable ya que tiende a acamarse.

Esta especie se encuentra ampliamente distribuida en regiones cálidas, debido al alto rango de adaptación; su desarrollo es óptimo en suelos con alta fertilidad y tolera niveles moderados de sequía, debido a su profundo sistema radical (FEDEGAN, 2010). Su uso principal es en pastoreo, y se le encuentra en óptimo crecimiento a los 28 días; su valor nutricional es variado y depende del manejo, aunque una mayoría reporta niveles de proteína de 5 a 13.2% (González *et al.*, 1997; Carranza *et al.*, 2003). Se ha demostrado que bajo sombra alta o moderada su comportamiento nutricional mejora, alcanzando niveles de digestibilidad entre 62.6 y 65.9%, respectivamente (Obispo *et al.*, 2008).

Por otra parte, Homen *et al.* (2010) reportaron una variación en la productividad y calidad del pasto por efecto de la edad, evidenciándose a los 35 días una producción de 2,586 kg MS ha⁻¹ y menor a los 21 días (511 kg MS ha⁻¹), mientras que los valores proteicos fueron de 19.76% a los 21 y 35 días de cosecha, aunque mencionan que esto podría ser efecto de la fertilización al inicio de cada periodo. Bautista *et al.* (2011) reportaron que el rendimiento de materia seca de esta gramínea bajo dosel de *G. sepium* fue de 7,123 kg MS ha⁻¹ en la época de lluvias. En contraste, Obispo *et al.* (2008) obtuvieron 14,319 kg MS ha⁻¹ en condiciones sin sombra, y con tendencia a disminuir a medida que aumentaba la densidad del dosel, aunque con mejoras en la calidad nutricional de la misma. Sánchez *et al.* (2008) demostraron que en la época de lluvias tiene potencial si se asocia con *L. leucocephala* obteniendo rendimientos de 38.66 g m⁻², en comparación con monocultivo que alcanza 6.51 g m⁻².

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Área de estudio

La presente investigación se realizó en la comunidad de Angostillo, municipio de Paso de Ovejas, Veracruz, localizado geográficamente a 19°22' latitud N y 96°35' longitud O, en el centro del estado de Veracruz. Este municipio limita al noreste con La Antigua, al este con Veracruz, al sureste con Manlio Fabio Altamirano, al sur con Soledad de Doblado, al suroeste con Comapa, y al oeste y noreste con Puente Nacional (INAFED, 2009).

El clima en la región, según la clasificación de Köppen modificada por García (1973), es del tipo $Aw_0''(w)(i)g$, que es el más seco de los cálidos subhúmedos, con lluvias en verano con temperatura media anual de 25 °C y precipitación estacional, con una media anual no mayor a 1000 mm. La vegetación original fue selva baja caducifolia y en la actualidad el paisaje es un mosaico de vegetación secundaria (acahuales) de selva baja caducifolia, áreas de cultivo y potreros inducidos, compuestos principalmente por *M. maximus*, además de acahuales predominando especies como *Guazuma ulmifolia* Lam., *Tabebuia rosea* (Bertol.) D.C., *Cordia alliodora* Ruiz & Pavón Oken, *Psidium guajava* L., y *G. sepium* (Musálem, 2002). Los tipos de suelos predominantes en su denominación local son barrial, tierra negra, tierra amarilla, y cascajillo, arenosos poco profundos, pedregosos y con bajo contenido de materia orgánica (López, 2008) y de acuerdo con la Carta de Suelos (INIFAP-CONABIO, 1995), predominan los Vertisoles Pélicos.

6.2. Especies estudiadas

6.2.1. *Gliricidia sepium*

Se seleccionó un acahual de 12 años de crecimiento con una densidad de 1043.8 árboles/ha, perteneciente a un productor cooperante (Sr. Humberto Domínguez). Los árboles tenían una altura alrededor de 15 m, siendo la especie dominante del estrato arbóreo *G. sepium*, asociado a *Calyptanthus schiedeana* (O. Berg.) y *Acacia cochliacantha* (Humb. & Bonpl. ex Willd.), principalmente.

6.2.2. *Megathyrsus maximus*

El sitio elegido (acahual de *G. sepium*) tenía una población incipiente de plantas de *M. maximus*, que no se tomó en cuenta. Por lo tanto, se estableció *M. maximus* en las parcelas, durante los días 3 y 4 de julio del 2010, utilizando macollas de 2-3 culmos (2-5 cm de diámetro) de 20 cm de longitud. Las macollas se obtuvieron de cepas de un potrero adyacente y se plantaron a 50 cm entre plantas a 10 cm de profundidad, en un arreglo de tres bolillo. Después de la siembra, se realizaron labores de deshierbe de manera manual con el fin de asegurar el establecimiento adecuado.

6.3. Diseño experimental y tratamientos

El sitio presentaba un gradiente de densidad del arbolado, por lo que se trazaron cuatro parcelas contiguas (15 x 19 m cada una), y a cada una se asignó aleatoriamente una de dos condiciones: sin cobertura arbórea (SCA), donde se eliminó toda la vegetación arbórea, y con cobertura (COA), donde no se eliminó ningún árbol. Las cuatro parcelas presentaban el siguiente gradiente de cobertura arbórea, en donde los dos primeros fueron eliminados a fin de tener condiciones contrastantes (2065.19, 3020.81, 2503.88, 6600.15 cm²).

6.4. Monitoreo de las condiciones microambientales

A fin de examinar el efecto del dosel arbóreo sobre el crecimiento, productividad y calidad de *M. maximus*, en relación con las condiciones microambientales, y tomando en cuenta la estacionalidad climática del sitio de estudio, se definieron tres periodos de muestreo: 1) nortes (8 de octubre-22 de diciembre del 2010), 2) seca (23 de febrero-24

de marzo del 2011), y 3) lluvias (21 de junio-7 de septiembre del 2011). Al inicio de cada periodo de evaluación se realizó el corte de uniformización de la gramínea.

6.4.1. Variables del suelo

Se recolectaron muestras de suelo a mediados de la época de nortes (octubre), con el fin de conocer la disponibilidad de agua en las diferentes condiciones evaluadas. Se eligieron puntos (n= 4) al azar en cada condición y se tomó la muestra de 50 g a una profundidad de 10 cm. Las muestras se pesaron en fresco y posteriormente se secaron en una estufa de aire forzado a 65°C durante 24 h, hasta alcanzar el peso constante. El porcentaje de humedad se obtuvo utilizando el método gravimétrico (Radulovich, 2009) y a través de la siguiente fórmula:

$$\frac{\text{peso húmedo-peso seco}}{\text{peso húmedo}} (100)$$

Antes de aplicar los tratamientos y después de concluido el experimento, se tomaron muestras de suelo alteradas e inalteradas de cada parcela.

Muestras alteradas - Se emplearon para determinar las propiedades físicas y químicas del suelo. Se eligieron aleatoriamente dos puntos en cada parcela para extraer con un cavahoyo aproximadamente 2 kg de muestra de suelo a una profundidad de 20 cm. Se determinó densidad aparente (método probeta), carbono orgánico (CO), pH (en una relación agua: suelo 2:1), potasio (K), capacidad de intercambio catiónico (C.I.C), magnesio (Mg) basados en el manual de procedimiento de Van Reewijk (2003).

Muestras inalteradas – Se tomaron dos muestras de cada parcela utilizando cajas galvanizadas de forma redonda (10 cm de diámetro y 10 cm de profundidad) que se introdujeron al suelo cuidadosamente para evitar alterar la estructura original del mismo. Una vez obtenidos los bloques, se identificó y se marcó su orientación en el perfil; estas muestras se conservaron en bloques sin ninguna alteración y se secaron a temperatura ambiente. Se utilizaron para describir a detalle microscópico los componentes orgánicos que constituyen el suelo bajo dosel y sin dosel. Se realizaron comparaciones cualitativas entre sí, al principio (octubre, 2010) y final (septiembre, 2011) del experimento.

Se realizó la caracterización micromorfológica de los agregados y poros del suelo, para lo cual se hicieron secciones delgadas a partir de los bloques, mediante un procedimiento que constó de cuatro etapas:

a. *Proceso de impregnación*: Las muestras se secaron al aire durante 24 h; posteriormente se les agregó una mezcla de resina (HU543 poliformas) y el catalizador (peróxido metil-etil-cetona poliformas), en una relación 1:1. Las muestras se colocaron en un aparato de impregnación con una presión de 25 a 27 pulgadas de mercurio por un tiempo de aproximadamente 30 min. Finalmente, las muestras se colocaron en un horno bajo el siguiente régimen de temperaturas: 30 °C por 12 h, 50 °C por 3 o 4 h, 70 °C por 3 h, 90 °C por 2 h, y 100 °C por 1 h.

b. *Preparación de bloques*: Una vez impregnadas las muestras con resina se cortaron con un disco en punta de diamante. El tamaño de los cortes fue de 28 a 48 mm; después, una cara de los cortes se pulió utilizando lijas de óxido de aluminio y carburo de silíceo de diferentes granulometrías, hasta alcanzar un espesor de 30 micrones.

c. *Preparación de láminas delgadas*: Cada corte se fijó en un portaobjetos, empleando la misma mezcla de resinas con catalizador que se utilizó en la impregnación. La muestra se pulió hasta alcanzar un espesor de 30 micras aproximadamente (cuando el cuarzo muestra un color de interferencia blanco de primer orden); después, los pulimentos se cubrieron con un portaobjetos (Gutiérrez, 1988).

d. *Descripción de los microconstituyentes*: Para la descripción de secciones delgadas se emplearon los manuales propuestos por Bullock *et al.* (1985) y Stoops (2007), y se describieron sistemáticamente bajo un microscopio petrográfico marca Olympus 52X, equipado con cámara fotográfica. Las microconstituyentes del suelo que se describieron fueron, poros (tipos, tamaños y distribución), agregados, distribución de raíces y grado de descomposición y fragmentación de la materia orgánica.

6.4.2. Análisis de imágenes

De cada sección delgada (lámina) se obtuvieron nueve fotografías a 2x (5 mm de largo) y 4x (3 mm de ancho); las fotografías se distribuyeron en toda la lámina, para obtener representatividad de la misma (Figura 1).

Las imágenes obtenidas se procesaron con el programa Image Pro Plus versión 6.0 (Media Cybernetics Windows 2000/XP Professional 41M60032-00032). A continuación se detalla el procedimiento para obtener la cuantificación de porosidad en las secciones delgadas.

Se abrió la imagen deseada desde el programa Image Pro Plus. Antes de comenzar a trabajar sobre esta, se editó cada imagen para tener un contraste entre agregados y espacios vacíos (poros). En el menú *process* se seleccionó la opción *segmentation* (Figura 2). Una vez seleccionado la opción *segmentation*, en el cuadro desplegado se seleccionó el color para asignarle a los espacios vacíos (poros).

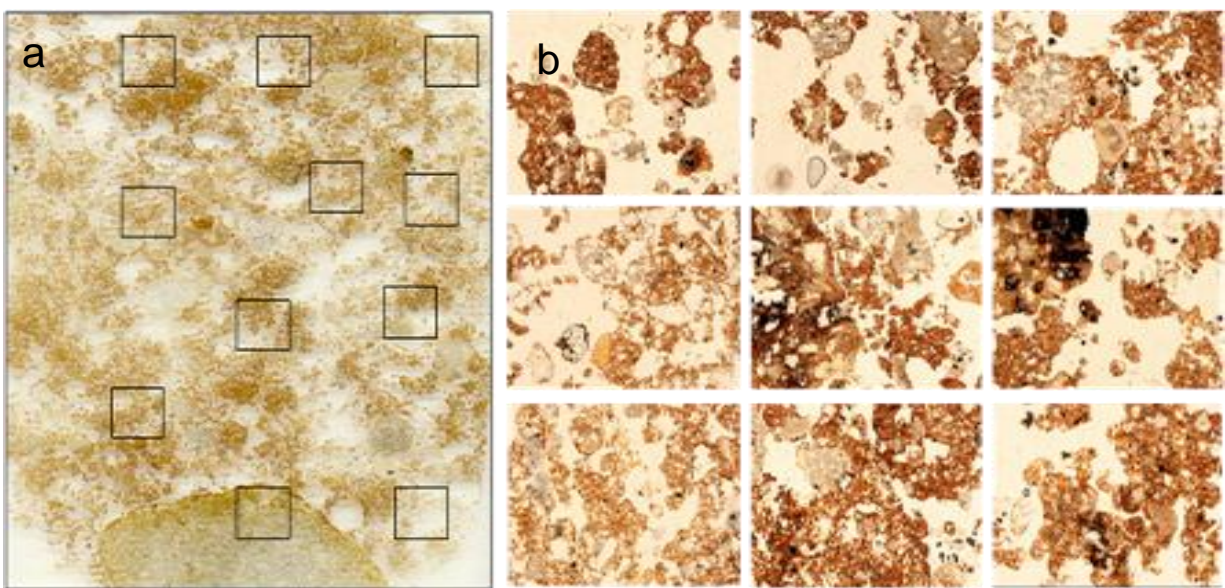


Figura 1. Distribución de fotografías sobre una sección delgada, en la sección delgada (a) y arreglo de las mismas en una sola imagen (b) para determinar los agregados y porosidad del suelo en condiciones sin y con dosel de un sistema silvopastoril compuesto por *Gliricidia sepium* y *Megathyrsus maximus*.

También se seleccionó el canal al que se le asignó dicho color (Red/Green/Blue), en este caso fue seleccionado el canal "R" (Figura 3). Después, se activó el tintero para

proceder a seleccionar las áreas blancas de la imagen correspondientes a poros. Posteriormente se seleccionaron los espacios de la imagen que presentaban color blanco, verificando en la imagen original que todos los espacios con ese color estuvieran incluidos.

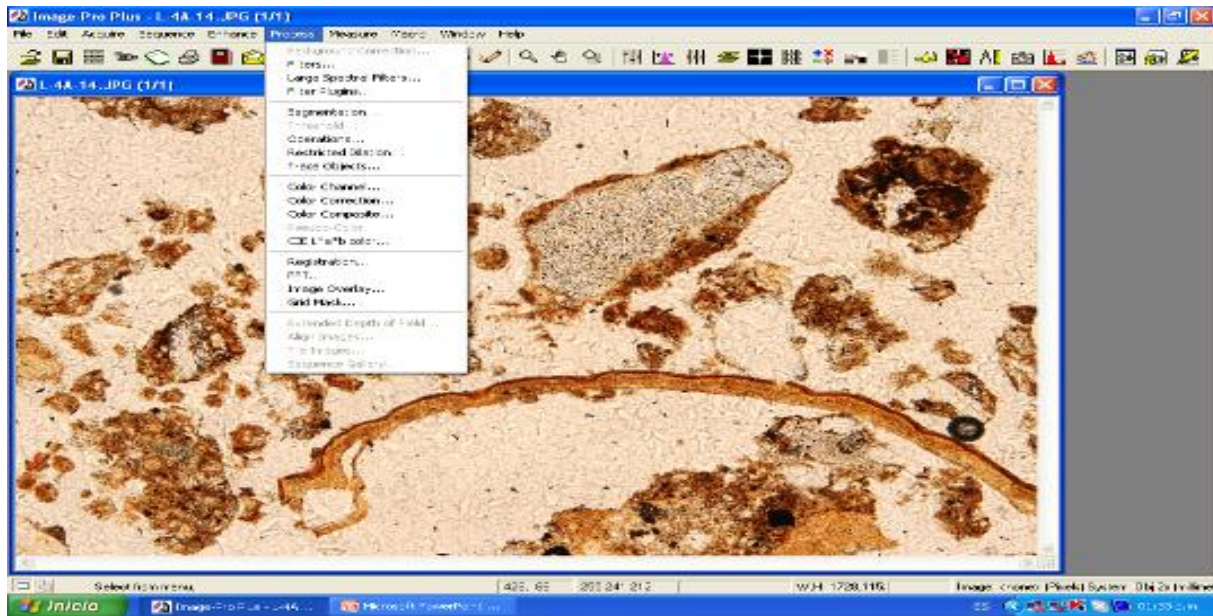


Figura 2. Microfotografía para la cuantificación del espacio poroso presente en el suelo.

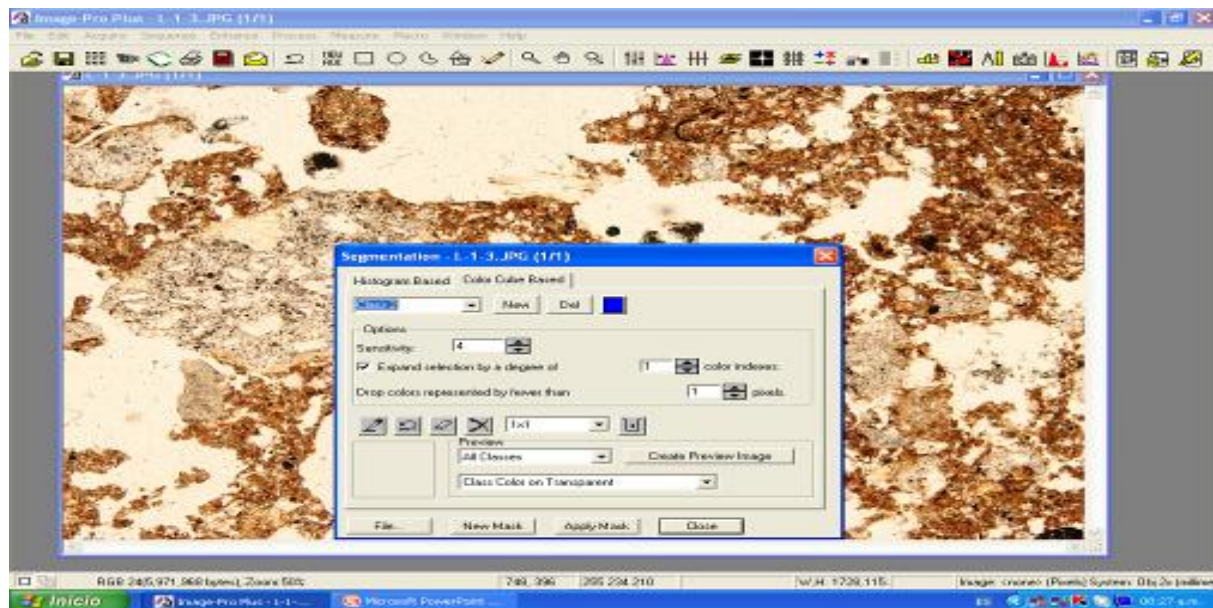


Figura 3. Asignación de colores a los componentes de la imagen para diferenciar el espacio poroso y la estructura sólida presente del suelo.

Una vez que se terminó de seleccionar todos los poros, se registraron los valores del rango asignado por el programa para el color de selección (X1 y X2), con los cuales se obtiene el porcentaje de área que ocupan las secciones coloreadas (Figura 4).

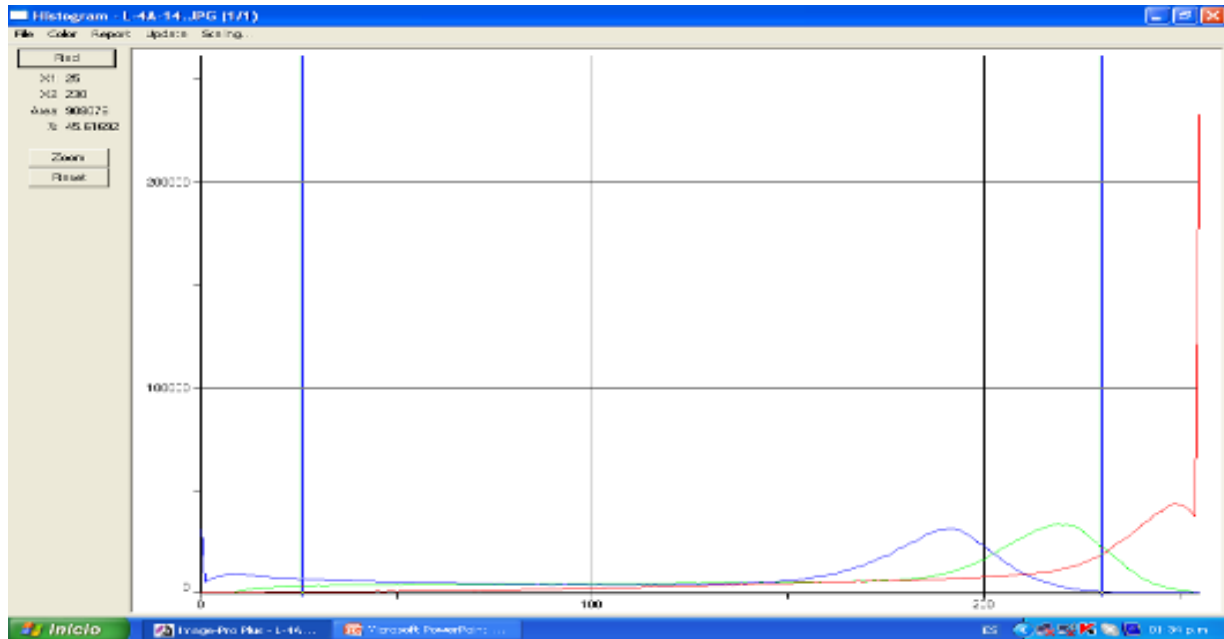


Figura 4. Registro de los valores X1 y X2, en la cuantificación del espacio poroso presente en el suelo.

Se activó el ícono histograma y se procedió a ubicar los valores del rango registrado en el paso anterior, el cual se hace moviendo las líneas en la gráfica para ajustar a los valores X1 y X2, designadas para el canal "R". Cuando se ajustaron dichos valores, el programa mostró el valor en porcentaje de área de la imagen seleccionada como espacios vacíos y que corresponde a la porosidad. Este procedimiento se repitió para las nueve imágenes de cada sección delgada.

6.4.3. Radiación fotosintéticamente activa (RFA)

Se midió la RFA dentro de cada tratamiento utilizando el SUN CANOPY ANALYSIS SYSTEM (Delta-T Devices Ltd, Cambridge, Inglaterra, UK), realizando una medición en la época de nortes (12 de noviembre del 2010) y otra en la época seca (14 de marzo del 2011), y dos durante la época de lluvias (24 de junio y 14 de julio del 2011). En cada parcela se trazaron 10 puntos al azar para colocar el aparato en dichos puntos a 1 m del suelo, con la finalidad de interceptar la radiación solar que atraviesa el estrato arbóreo y llega al estrato inferior. Las lecturas se obtuvieron a las 14:00 h, siendo la hora en que se registra mayor radiación solar, realizándose durante las tres épocas definidas.

6.4.4. Índice de área foliar del dosel de *Gliricidia sepium*

El índice de área foliar representa el área de follaje (m²) por una determinada superficie de suelo (m²). Esta variable se estimó en las dos parcelas con cobertura arbórea (COA) de *G. sepium* empleando el LAI-2000 Plant Canopy Analyzer (LI-COR Biosciences; Nebraska, USA), obteniendo 10 observaciones tomadas aleatoriamente, colocando el instrumento a 1.50 m de la superficie del suelo. Debido al incremento de la densidad del dosel durante los meses húmedos, el monitoreo se realizó cada semana solamente en la época de lluvias.

6.5. Crecimiento de *Megathyrsus maximus*

Para evaluar el efecto de los tratamientos sobre el crecimiento de *M. maximus*, se midieron las variables morfológicas: altura, número de tallos y diámetro de las

macollas, para lo cual se seleccionaron 30 plantas al azar en cada una de las parcelas (60 individuos por tratamiento). La altura de las plantas, se midió tomando desde la base del tallo hasta el ápice de la última hoja expandida utilizando un flexómetro.

Para evaluar la fisiología de las gramíneas, se midió la actividad fotosintética que incluye la asimilación de CO_2 (A_N), conductancia estomática (gs), transpiración (E), y (RFA); también se midió la concentración de clorofila en las hojas. Todas estas variables se midieron en las tres estaciones de muestreo definidas (octubre del 2010-agosto del 2011).

Para medir la actividad fotosintética, se seleccionaron al azar cuatro macollas en cada parcela y se tomó aleatoriamente un tallo para medir la tercera hoja expandida de la última hoja hacia la base. La hoja elegida se introdujo en la cámara de intercambio de gases, (LC-Pro Modelo SPA502 Portable PhotoSynthesis System, ADC BioScientific Limited; Hertfordshire, Inglaterra). Se realizaron dos mediciones en la época de nortes (8 de octubre y 2 de diciembre del 2010); la primera medición se realizó de 8:00 a 18:00 h cada dos horas; la segunda medición se realizó únicamente a las 14:00 h, debido a que se identificó que esa era la hora en la que las plantas alcanzan su máxima eficiencia fotosintética. En la época seca (17 de marzo del 2011) se midió de las 9:00 a 17:00 h. En la época de lluvias se midió solamente a las 14:00 h en todas las fechas (24 de junio, 4 de julio, 14 de julio, 8 de septiembre del 2011).

Para medir la concentración de clorofila en las hojas, se eligieron 10 macollas aleatoriamente de las 30 seleccionadas para el monitoreo de crecimiento, se eligió aleatoriamente la tercera hoja de un tallo y se le midió la concentración de clorofila empleando el clorofilómetro Minolta (SPAD modelo 502, Osaka, Minolta,), colocando el sensor a la mitad de la hoja con la lámina totalmente expandida. Esta variable se midió cada semana solamente en la época de lluvias.

6.6. Productividad de *Megathyrsus maximus*

Se evaluó el rendimiento de biomasa forrajera de *M. maximus*, mediante el método directo, que consiste en la destrucción del follaje (Bonham, 1989). Se posicionaron aleatoriamente 10 círculos de muestreo (0.25 m²) en cada una de las cuatro parcelas. El pasto se cortó, a 10 cm del suelo, y las muestras se secaron en una estufa de aire forzado a 60 °C por 48 h, con el propósito de obtener la materia seca. Esta estimación se realizó al final de cada periodo de evaluación (19 de enero de 2011 y 22 de agosto 2012, nortes y lluvias, respectivamente).

6.7. Calidad del forraje de *Megathyrsus maximus*

La calidad del pasto se determinó a los 30 días del rebrote en épocas de (nortes y lluvias), ya que en la época seca, debido a la intensa sequía, el pasto no creció. Se realizó el análisis bromatológico de la materia seca integrado por el contenido de proteína cruda (PC), fibra detergente neutro (FDN), fibra detergente ácido (FDA) y digestibilidad *in vitro* de la materia seca (DIVMS). Para esto se tomaron dos muestras de 1 kg de pasto en diferentes puntos aleatorios en cada una de las cuatro parcelas,

posteriormente se secaron en una estufa de aire forzado a 60 °C hasta alcanzar peso constante, y se molieron en un molino (Wiley con criba de 1 mm (modelo TS3375E15). Las determinaciones se realizaron por duplicado. Para determinar la PC se utilizó el método macro-Kjeldahl (AOAC, 1980); la DIVMS se determinó con el método de la bolsa de filtro y el equipo Daisy^{II} (Ankom Technology, New York, USA; Ankom, 2010); y la FDA y FDN se determinaron con el método de la bolsa de filtro Ankom y el equipo Ankom²⁰⁰ (Ankom Technology; New York, USA; Ankom, 2010).

6.8. Análisis estadístico

Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa Statistical Analysis System v 9.3 (SAS, Inc., 2010, Cary, NC, USA). Los datos de las variables de crecimiento, RFA, clorofila, rendimiento y calidad nutricional de la gramínea, se analizaron con el procedimiento GLM; los modelos incluyeron los efectos de tratamiento, época y la interacción de tratamientos con épocas. Todas las variables se transformaron a logaritmo natural para cumplir el criterio de normalidad, excepto la variable clorofila que se analizó sin transformar. Para las variables ecofisiológicas, tasa de asimilación de CO₂, conductancia estomática, RFA en la hoja y transpiración se utilizó el procedimiento MIXED para mediciones repetidas, seleccionando la matriz de covarianza por el procedimiento iterativo indicado por SAS (2010), e incluyendo los efectos del dosel, fecha, la hora del día y la interacción tratamiento por época. De las variables ecofisiológicas sólo la conductancia falló la prueba de normalidad, por lo que se transformó a rangos para su análisis.

Las variables medidas en el suelo, se analizaron mediante estadística descriptiva (porcentajes) y análisis comparativos de imágenes y superficies de secciones delgadas.

7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

7.1. Condiciones microambientales

Al comparar los indicadores del suelo en condiciones (COA) y (SCA) al inicio y final del experimento, se encontró que había una mayor disponibilidad de carbono orgánico al inicio (7.8 y 5.8%, respectivamente) que al final (4.2 y 4.8%, respectivamente). De igual manera, los elementos K y Mg que se encontraban con mayor cantidad inicialmente disminuyeron después de un año (Cuadro 2).

Cuadro 2. Propiedades físicas y químicas del suelo al inicio y final de la evaluación del experimento de *Megathyrsus maximus* bajo cobertura arbórea (COA) y sin cobertura arbórea (SCA) de *Gliricida sepium* (junio 2010-agosto 2011).

Indicadores	COA		SCA	
	Inicio	Final	Inicio	Final
Clase textural	Franco Arcilloso	Franco Arcilloso	Arcilla	Franco Arcilloso
pH	5.7	5.6	5.5	5.8
CO (%)	7.8	4.2	5.8	4.8
C.I.C (c mol kg ⁻¹)	38.1	40.6	36.7	39.1
Na (c mol kg ⁻¹)	0.1	0.1	0	0.1
K (c mol kg ⁻¹)	1.1	0.8	0.8	0.7
Ca (c mol kg ⁻¹)	19.7	21.5	20.4	23.2
Mg (c mol kg ⁻¹)	7.0	6.5	7.5	7.1

Los indicadores con tendencia a aumentar fueron el contenido de Ca y la CIC, mientras que el pH no sufrió modificaciones al final del experimento por la presencia del pasto en el sistema, manteniendo suelos moderadamente ácidos. La textura del suelo en COA permaneció como franco arcilloso al inicio y final, mientras que en SCA inicialmente

presentaba una textura más fina (arcilloso) y cambió a suelo de estructura moderadamente fina (franco).

La degradación de los suelos ha sido fuertemente influenciada por las prácticas agrícolas inadecuadas (Lugo y Rey, 2009). La pérdida de carbono orgánico de este experimento hasta tres unidades, está relacionada con el deterioro de la estabilidad estructural y la desintegración de los agregados convirtiéndolo posteriormente a suelos compactos (Shepherd et al., 2001). El valor de la CIC. ha sido altamente asociado con la acidez del suelo: a medida que aumenta el pH, aumentan las cargas eléctricas, aunque también está relacionado con la textura del suelo (Martínez et al., 2008). Por otra parte, se ha mencionado que la CIC es un indicador que es fácilmente modificado por factores externos como la temperatura y la presión, entre otros (Arias, 2001).

La textura es una propiedad poco variable en el tiempo, particularmente los suelos arcillosos presentan de 40 a 60% de microporos, razón por la cual la infiltración se ve limitada, lo que genera un ambiente anaerobio que afecta el desarrollo de la raíz y el crecimiento de las plantas en general (Warrick, 2002). Así mismo, los suelos arcillosos tienen la característica de formar densos paquetes de agregados, reteniendo menos materia orgánica comparados con suelos arenosos (Matus y Mairé, 2000; Medina et al., 2006).

Los cambios que se observaron en el suelo confirman los cambios que este sufre cuando se transforma un ecosistema. Por otra parte Haynes (2000) refiere a un estudio

que de un pastizal con más de nueve años de manejo, donde aumentó el contenido de carbono orgánico. Sin embargo, en nuestro estudio es evidente que el cambio de suelo modificó las propiedades químicas, que en algunos casos puede ser un deterioro en los indicadores de calidad evaluadas (Villanueva et al., 2008).

De acuerdo con los análisis micromorfológicos (Cuadro 3), se compararon las condiciones al inicio y final de las evaluaciones. En el sitio COA se encontró una reducción de agregados de origen biológico (migajón y granular), ya que en un inicio había un total de 36.4% de agregados, moderadamente desarrollados, y después de un año su ocurrencia disminuyó a 23.5% con grado de agregación débil; además, se cuantificó 5.5% de presencia de raíces después de un año de evaluación.

Cuadro 3. Agregados del suelo al inicio y final de la evaluación del experimento de *Megathyrsus maximus* bajo cobertura arbórea (COA) y sin cobertura arbórea (SCA) de *Gliricida sepium* (junio 2010-agosto 2011).

Descripción	COA		SCA	
	Inicio	Final	Inicio	Final
	Bloques angulares 18.1	Granular, con presencia de fragmentos de roca 14.8	Migajón 12.7	Migajón 12.5
Agregados (%)	Bloques sub angulares 11.8 Granular 14.7 Migajón 9.8	Migajón 8.7 Raíces 5.5	Granular 11.7 Bloques sub angulares 7.3 Roca 12.5	Granular y micro-agregados entre granos por la presencia de fragmento de roca 11.0 Raíces 6.5
Grado de agregación	Moderadamente desarrollada	Débilmente desarrollada	Fuertemente desarrollada	Débilmente desarrollada
Porosidad (%)	56.6	54.8	53.8	52.8
Clasificación morfológica de los poros	Poros cavidad, poros de empaquetamiento complejo y poros de empaquetamiento compuesto	Poros de empaquetamiento complejo, cavidades y fisuras	Poros de empaquetamiento compuesto, complejo; además, canales y cavidades	Poros de empaquetamiento complejo y cavidades; además de fisuras

En cuanto a la porosidad total, esta se mantuvo muy similar (52 y 56%, respectivamente) al inicio y final de las evaluaciones en ambos tratamientos; sin embargo, el tipo de poros sí cambió de empaquetamiento complejo y compuestos, a la

formación de fisuras al final del experimento. Con base en estos resultados, se puede deducir que la condición COA es un sitio donde la presencia de organismos influyó de manera importante en la estructura y porosidad del suelo (Pape y Lager, 1995). No obstante, debido a la reducción de la materia orgánica en el suelo, los procesos físicos de expansión y contracción se desarrollaron, de ahí la presencia de fisuras al final del experimento. De igual manera, en la parcela (SCA) se encontró un decremento de los agregados biológicos, al iniciar con 31.7% y finalizar con 23.5%, con cambios en el grado de agregación de fuertemente a débilmente desarrollada (Figura 5).

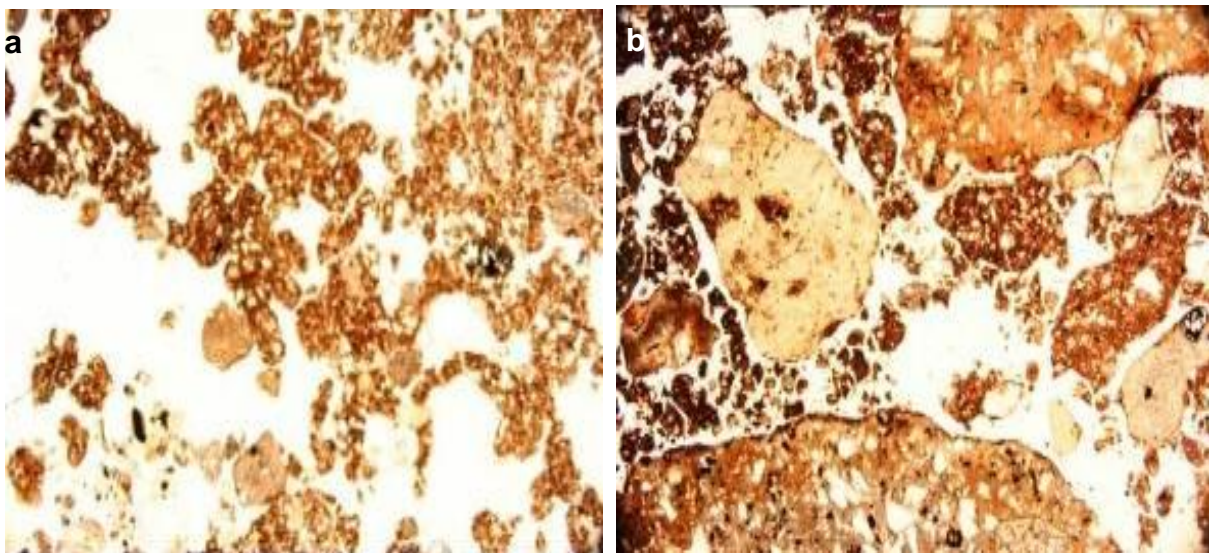


Figura 5. Diferencias en la estructura y distribución de los agregados al inicio y final del experimento en condiciones sin cobertura arbórea. Al inicio **(a)**, esta condición presentaba mayor estructura migajosa, granular, 56 % de porosidad y poros de empaquetamiento compuesto con un grado de agregación moderado; además de poros cavidad. Al final del experimento **(b)** se observó estructura rocosa, bloques sub angulares, además de pequeñas estructuras granulares; con 54 % de porosidad, con un grado de agregación débil.

Un porcentaje mayor al 50% en poros está relacionado con una mejora en la aireación de los suelos, permitiendo una mayor infiltración del agua, además de favorecer a la expansión radicular de las plantas en general (Sánchez *et al.*, 2005). No obstante, este

incremento pudiera estar relacionado con la destrucción de los agregados que se observó al final de las evaluaciones (Cuadro 3), ya que a mayores niveles de aireación existe una mayor descomposición de la materia orgánica por la flora microbiana del suelo, repercutiendo en la estabilidad de los agregados a los cambios del uso del suelo (Wilding y Oleschko, 1994).

7.1.2. Radiación fotosintéticamente activa (RFA)

La RFA varió por la interacción entre tratamiento y la época del año ($p = 0.0322$). En la época de nortes, esta variable fue mayor (Figura 6) en condiciones sin cobertura ($1752.6 \pm 203.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $p = 0.020$), y menor bajo cobertura ($857.4 \pm 500.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

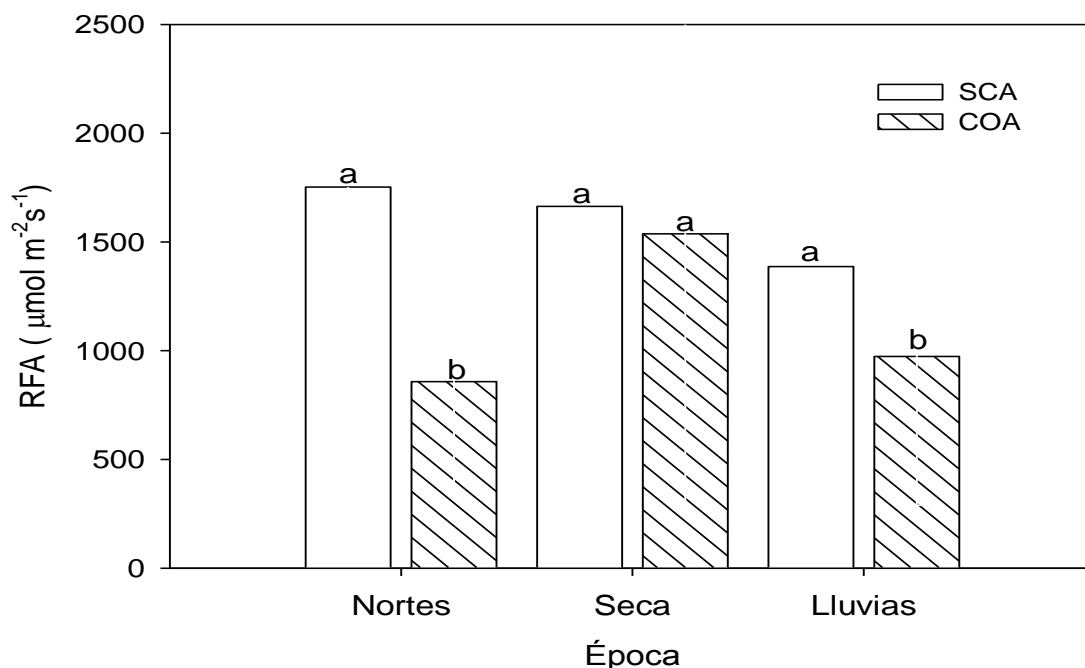


Figura 6. Radiación fotosintéticamente activa (RFA) en condiciones sin cobertura arbórea (SCA) y con cobertura arbórea (COA) de *Gliricidia sepium*, durante tres épocas del año. Letras distintas indican diferencias significativas según prueba de TUKEY ($p < 0.05$) sobre datos transformados logarítmicamente.

En la época seca, la RFA fue homogénea entre las condiciones ($p = 0.146$), mostrando un aumento de 79% en condiciones con cobertura en comparación a los resultados en la época de nortes. Este incremento está asociado con la pérdida de follaje de *G. sepium* (senescencia foliar) que inició en el mes de diciembre y que coincidió con el inicio de la floración del árbol, la cual es una fenología típica de los árboles caducifolios de la selva baja caducifolia.

En la época de lluvias, la tendencia de mayor RFA en SCA se mantiene ($1386.6 \pm 803.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; $p = 0.026$) siendo 29.8% menor en COA. Estas tendencias de mayor RFA en condiciones abiertas coinciden con lo que reportaron Bolívar *et al.*

(1999), de mayor radiación incidente ($2101 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en monocultivos de *U. humidicola* (Rendle) Schweickt que en asociación con *Acacia mangium* Willd ($1353 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

La densidad del follaje en condiciones con árboles aumentó progresivamente en el transcurso de las semanas durante la época de lluvias. El sitio COA que estaba conformado por 48 árboles midió $1.4 \text{ m}^2\text{-m}^2$. Este aumento en la densidad del follaje influenció la cantidad de RFA que llegaba al estrato herbáceo; las aberturas en la copa de *G. sepium* se fueron cerrando a medida que el árbol recuperaba el follaje, interceptando mayor cantidad de luz solar. Esta relación directa que existe entre el IAF y la RFA determina la permanencia del estrato herbáceo en los SSP, por la reducción de luz que conlleva una menor eficiencia fotosintética, a causa de la densidad y arquitectura del dosel (Anten y Hirose, 2001).

7.2. Crecimiento de *Megathyrsus maximus*

La altura de *M. maximus* fue 12.5% menor bajo COA ($77.7 \pm 56.8 \text{ cm}$) en comparación con la parcela SCA ($88.8 \pm 63.8 \text{ cm}$, $p < 0.0001$), y a su vez fue más alto en la época de lluvias ($p < 0.0001$, Figura 7), seguido por la época de nortes ($p < 0.0001$) y menor en la época seca ($p < 0.001$). Sin embargo, en la época de lluvias las gramíneas en condiciones abiertas presentaron la mayor altura; debido al rápido crecimiento de las mismas y al golpe de las lluvias, las macollas de este sitio se acamaron en su totalidad en la sexta semana de evaluación; en cambio, en el sistema silvopastoril, la copa de *G.*

sepium brindó protección al pasto, minimizando el golpe de la caída de las gotas de lluvia y el viento al interior del sistema evitando el acame (Navas, 2003).

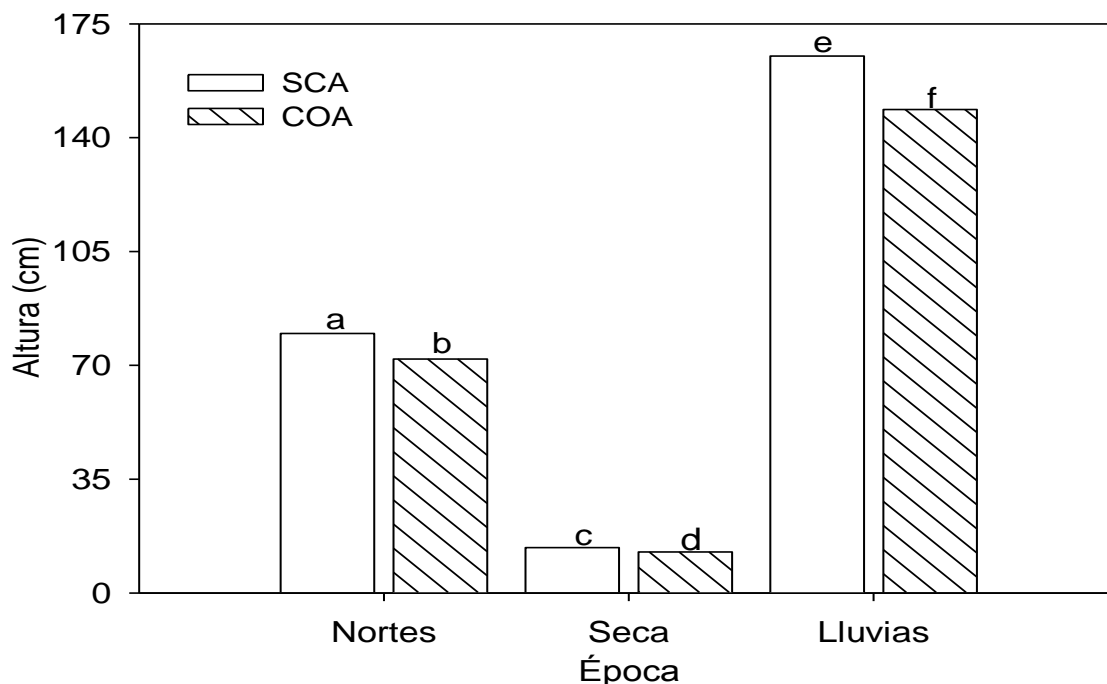


Figura 7. Altura de individuos de *Megathyrsus maximus* en tres épocas del año (datos agrupados por tratamiento y replica). Letras distintas indican diferencias significativas según prueba de TUKEY ($p < 0.05$) sobre datos transformados logarítmicamente.

El número de tallos fue mayor en condiciones sin cobertura ($p < 0.0001$), mostrando también variación por efecto de la época (Figura 8), siendo mayor en la época de nortes (21.9 ± 10.1 , $p < 0.0001$), seguido por la época de lluvias (13.9 ± 4.9 , $p = 0.002$) y menor en la época seca (12.1 ± 5.2 , $p = 0.002$). El mayor número inicial se debió a que las plantas tuvieron mayor tiempo en crecimiento antes del corte de uniformidad (tres meses) y tuvieron tiempo de desarrollar más tallos que se mantuvieron vivos y rebrotaron después del corte; algunos senescieron en la época seca subsecuente, haciendo la diferencia entre épocas.

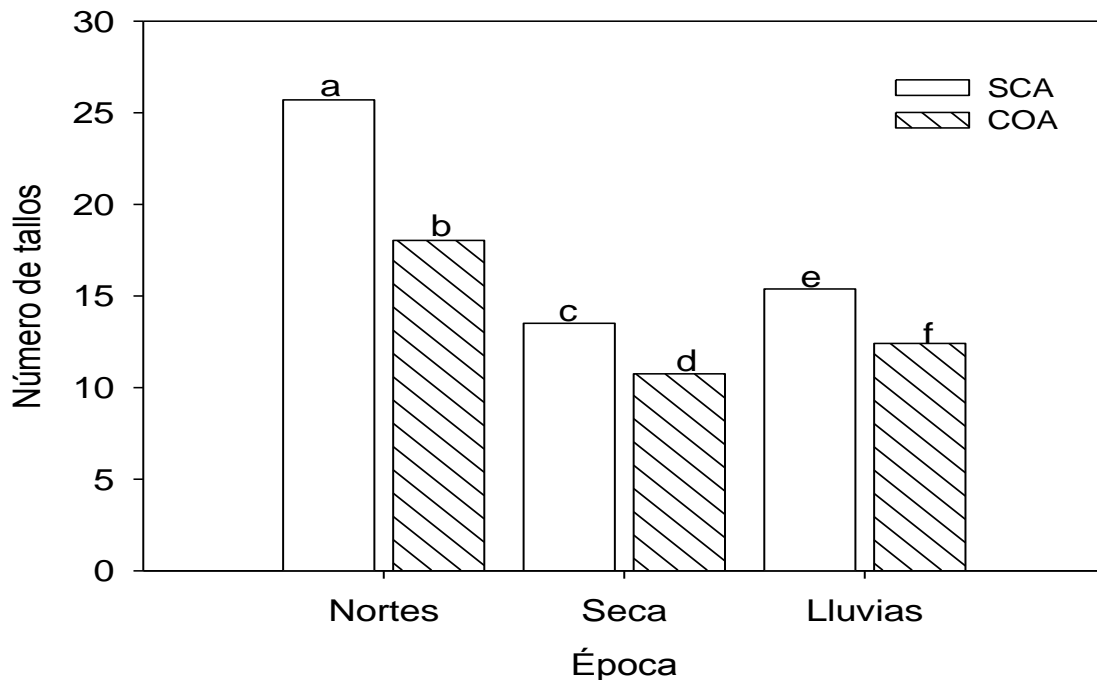


Figura 8. Número de tallos de individuos de *Megathyrsus maximus* en tres épocas del año (datos agrupados por tratamiento y replica). Letras distintas indican diferencias significativas según prueba de TUKEY ($p < 0.05$) sobre datos transformados logarítmicamente.

Además, se observaron cambios fisiológicos y morfológicos en las gramíneas, como la elongación de los tallos en la época de lluvias. Esta elongación se debió a la cobertura de follaje denso, porque las plantas en sombra buscan adaptarse alargándose y curvándose hacia la luz, con un mayor costo de energía en producir pigmentos para obtener este recurso y llevar a cabo del proceso de fotosíntesis (Salisbury y Ross, 1994; Taiz y Zeiger, 2006; Piñeros *et al.*, 2009). La incidencia de luz en las condiciones evaluadas explican las modificaciones en altura y diámetro de tallos bajo dosel en los momentos de mayor área foliar e intercepción de luz.

El diámetro de la macolla varió por la interacción entre tratamiento y la época ($p < 0.0014$, Figura 9). En la época de nortes el diámetro fue similar entre las condiciones ($p < 0.069$), mientras que en las épocas subsecuentes, las plantas de SCA tuvieron mayor diámetro que aquellas en COA ($p < 0.0001$). En este caso sucedió lo mismo que en el número de tallos, hubo un efecto residual del crecimiento de las plantas antes del corte de uniformidad.

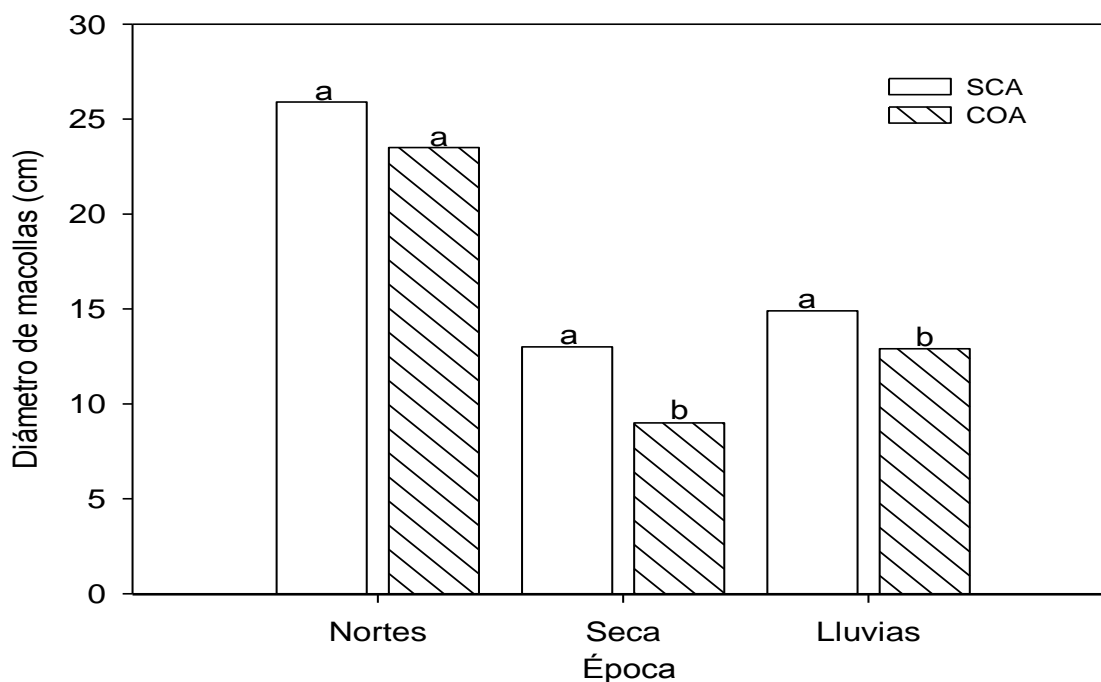


Figura 9. Diámetro en macollas de individuos de *Megathyrsus maximus* en tres épocas del año (datos agrupados por tratamiento y replica). Letras distintas indican diferencias significativas según prueba de TUKEY ($p < 0.05$) sobre datos transformados logarítmicamente.

7.3. Tasa de asimilación neta de CO₂ y radiación fotosintéticamente activa incidente en la hoja de *Megathyrsus maximus*

Los menores niveles de asimilación se registraron en los meses de marzo y junio en ambas condiciones (Figura 10), aun cuando en estas fechas se alcanzó uno de los

mayores niveles de RFA, esto se debe a que las gramíneas no utilizaban esta luz incidente para la fijación de CO₂ debido al estrés hídrico al que estaban sometidas, mientras en el periodo de julio la baja tasa de asimilación se explica por la variabilidad de la radiación que hay en este periodo de julio y agosto, en el que una radiación alta no necesariamente incrementa la tasa de asimilación, pero niveles bajos sí la disminuyen.

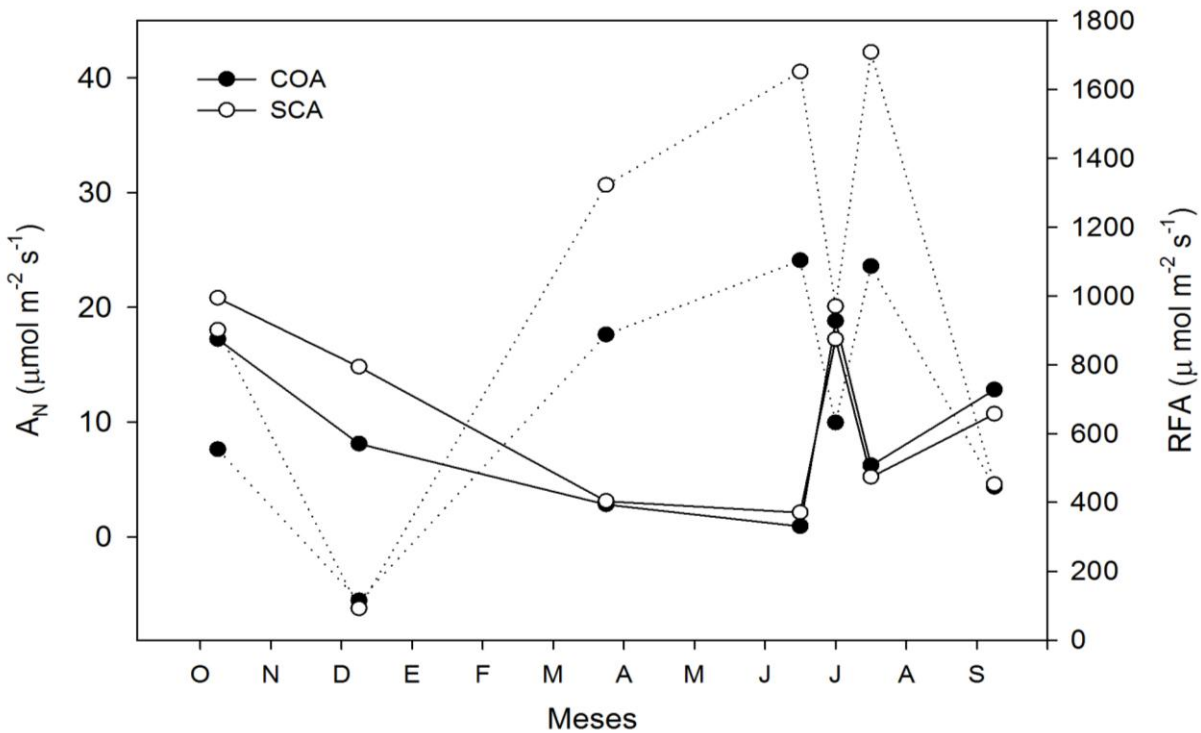


Figura 10. Tasa neta de asimilación de CO₂ y Radiación fotosintéticamente activa de *Megathyrus maximus* en siete meses de evaluación correspondiente a tres épocas del año. Líneas punteadas denotan la RFA y líneas continuas la asimilación de CO₂.

7.3.1. Comportamiento ecofisiológico de *Megathyrus maximus* en la época de nortes

La tasa neta de asimilación de CO₂ (A_N) no difirió entre tratamientos con y sin cobertura arbórea (p = 0.065, Figura 11, A), aunque sí hubo diferencias entre mediciones consecutivas durante el día (p < 0.01). Se observó que al inicio del día (primeras

mediciones), las hojas tardaban ligeramente más en abrir sus estomas para la difusión de CO₂ (valores menores de 5 μmol m⁻² s⁻¹), y la mayor tasa de asimilación sucedió a las 14:00 h en ambos tratamientos (20.08 y 17.19 μmol m⁻² s⁻¹ en SCA y COA, respectivamente; p < 0.0001).

La conductancia estomática, que denota la difusión intracelular de CO₂, fue diferente entre las condiciones y en el transcurso de las horas del día (p < 0.0001), siendo mayor en SCA en la primera hora (0.5 mol m⁻² s⁻¹) que bajo cobertura (0.1 mol m⁻² s⁻¹), disminuyendo de manera drástica alrededor de las 12:00 h en ambos sitios, y gradualmente durante el resto de las mediciones, hasta alcanzar valores cercanos a cero a las 18:00 h (Figura 11,B).

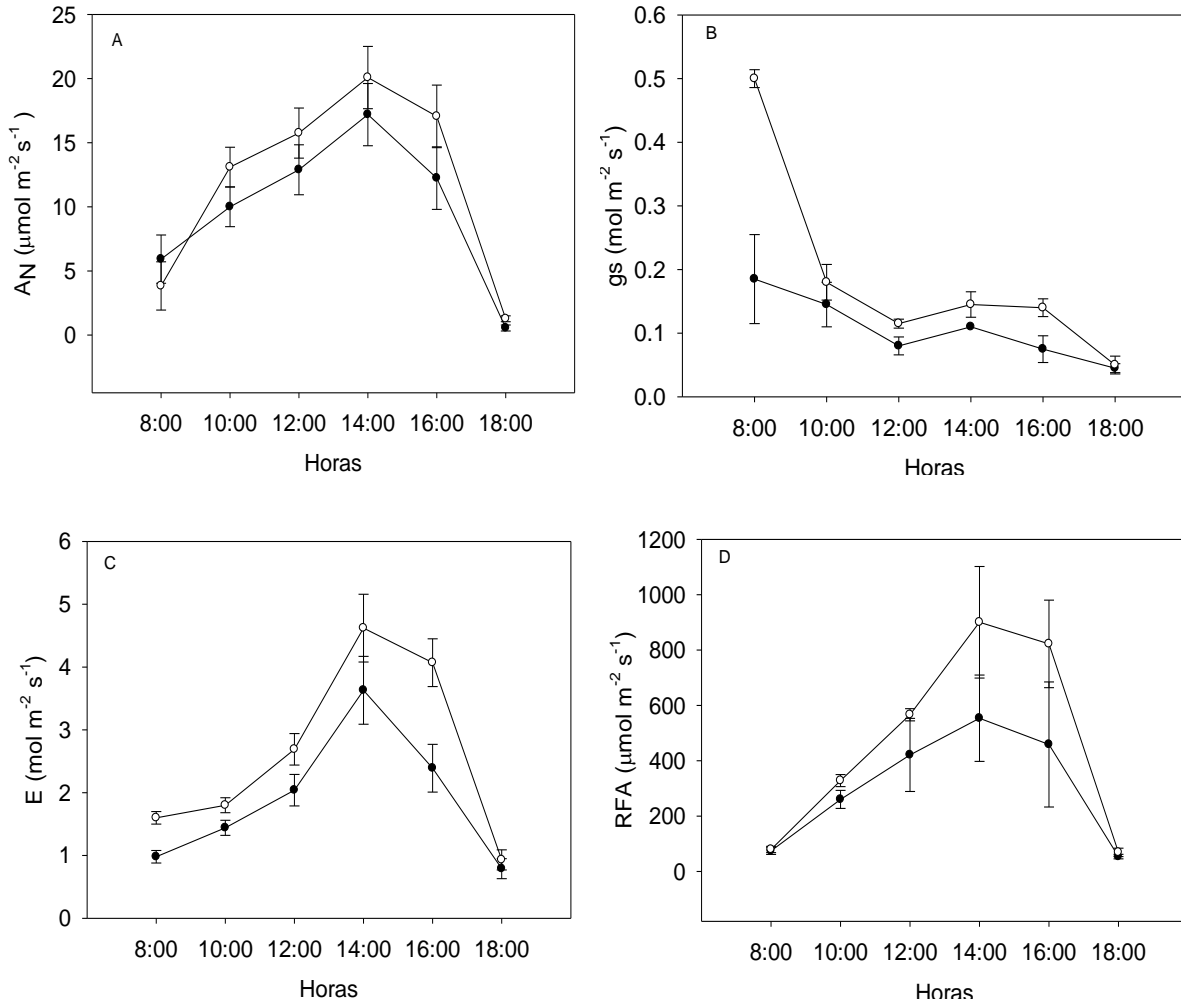


Figura 11. **A** Tasa neta de asimilación de CO₂ (A_N), **B** Conductancia estomática (gs), **C** Transpiración (E), y **D** Radiación fotosintéticamente activa (RFA). Estas medidas se obtuvieron en individuos de *Megathyrsus maximus* bajo cobertura arbórea (●—COA) y sin cobertura arbórea (○—SCA) de *Gliricidia sepium*, entre 8:00 y 18:00 horas, durante la época de nortes. Los datos de conductancia estomática fueron transformados logarítmicamente. Las barras denotan la desviación estándar.

La transpiración de la gramínea también cambió durante el día ($p < 0.0001$), y se diferenció entre las condiciones con y sin cobertura desde las primeras mediciones ($p < 0.0001$). Las plantas sin cobertura arbórea transpiraron más y su valor crítico se observó a las 14:00 h ($4.6 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), que coincide con la mayor asimilación de CO₂;

posteriormente disminuyó en ambos sitios a medida que disminuía la radiación solar alcanzando valores cercanos a cero. La radiación fotosintéticamente activa en la hoja varió por la interacción entre tratamiento y la hora ($p = 0.016$), siendo similar en las primeras horas del día, y mayor en condiciones sin cobertura arbórea a partir de las 12:00 h.

Es notable que la asimilación neta, conductancia estomática y transpiración estuvieron correlacionadas: a medida que aumentaba la conductancia estomática la fijación de CO_2 se acrecentaba mientras ocurría la mayor pérdida de agua por transpiración, como se ha reportado en otras especies (Pérez *et al.*, 2008), siendo, estadísticamente diferentes, lo que permite deducir que las gramíneas mostraron alta capacidad para utilizar la radiación difusa presente bajo dosel (Hernández y Rodríguez, 2008; Mendoza *et al.*, 2011).

Este comportamiento de *M. maximus* coincide con lo observado por Rodríguez *et al.* (2008) en *Urochloa decumbens* bajo cobertura arbórea de *L. leucocephala*; ellos reportaron diferencias en la asimilación de CO_2 con mayores niveles en monocultivo. No obstante, sus observaciones en conductancia estomática y transpiración no coinciden con lo observado en este estudio, donde se mostró diferencias entre tratamientos.

La eficiencia del uso del agua no varió entre las condiciones ($p = 0.190$), aunque sí hubo diferencia entre las horas ($p < 0.0001$), siendo mayor en las primeras horas del

día, de 10:00 a 12:00 h, en ambas condiciones (Figura 12). Esta disponibilidad de agua en las plantas está estrechamente relacionada con la productividad (Gutiérrez *et al.*, 2008), y ha sido enfatizado que se tiene un mejor uso en sistemas agroforestales en regiones donde las precipitaciones son estacionales por cambios que la cobertura arbórea provoca en el microclima (Barnes y Archer, 1999).

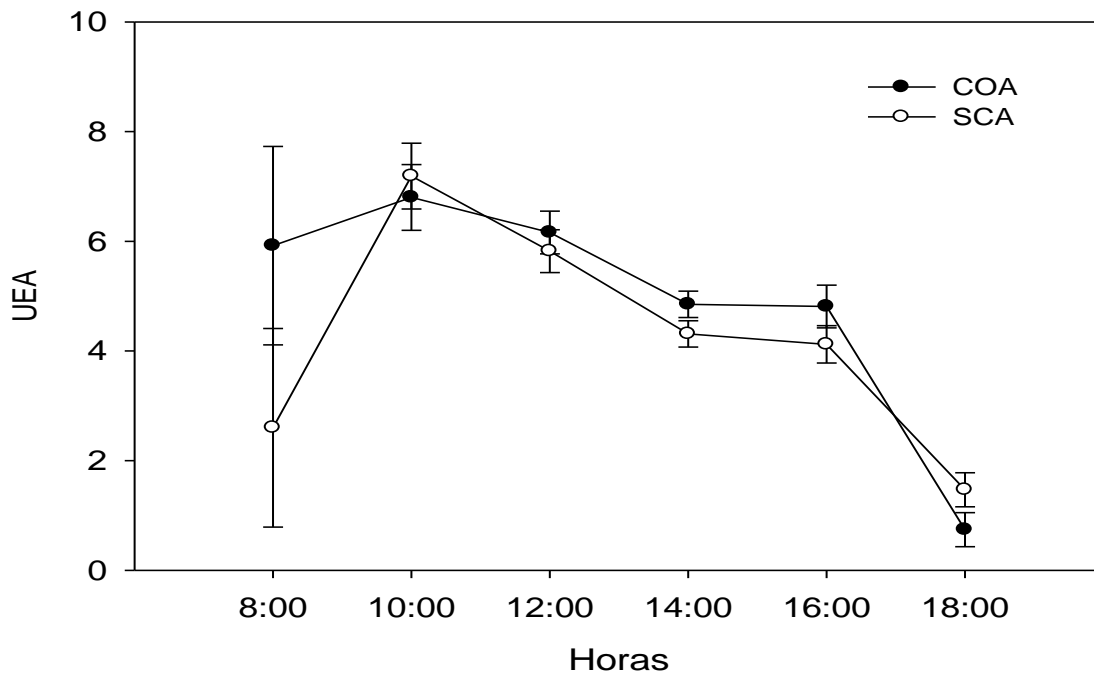


Figura 12. Uso eficiente del agua (UEA). Estas medidas se obtuvieron en individuos de *Megathyrus maximus* bajo cobertura arbórea (COA) y sin cobertura arbórea (SCA) de *Gliricidia sepium*, entre 8:00 y 18:00 horas, durante la época de nortes. Las barras denotan la desviación estándar.

En esta época, se observó que en la condición con árboles dispersos el crecimiento fue alrededor de 10% menor en comparación con los sitios sin interferencia, mostrando una adaptabilidad a la sombra aun cuando son especies C4, catalogadas por poseer capacidad limitada de tolerar la sombra (Shelton *et al.*, 1987, Giraldo *et al.*, 1995). Este es un resultado asociado a los mecanismos morfológicos y fisiológicos que las plantas

emplean para tolerar la sombra. Además, se ha reportado que particularmente *M. maximus* posee un alto nivel de plasticidad, que le permite utilizar los recursos disponibles de una manera óptima (Williams y Black ,1994).

Si bien, la cantidad de luz presente bajo dosel afecta de manera directa a la tasa de asimilación de CO₂ en las gramíneas, la humedad del suelo también tiene influencia en el proceso fotosintético de las plantas. El porcentaje de humedad fue menor en SCA (6.1%), que en COA (10.8%). Este mantenimiento de humedad se considera benéfico bajo la presencia de árboles en el potrero, y ha sido ampliamente reportado para disminuir el estrés hídrico en las plantas asociadas (Mahecha, 2002). Bolívar *et al.* (1999) obtuvieron tendencias similares en el suelo de un sistema silvopastoril compuesto por *A. mangium* y *U. humidicola* comparado con el monocultivo.

7.3.2. Comportamiento ecofisiológico de *Megathyrsus maximus* en la época seca

A diferencia de la época de nortes, en seca, la asimilación de CO₂ (A_N) difirió entre tratamientos con y sin cobertura arbórea ($p < 0.0001$). La mayor eficiencia se observó en SCA (Figura 13), siendo los puntos máximos entre 9:00 a 11:00 h (7.5 y 7.2, respectivamente; $p < 0.0001$). Además, varió entre las horas del día ($p = 0.0426$), siendo mayor en las primeras horas debido a que los días en primavera son más largos y la intensidad de la radiación es mayor desde muy temprano; por ello, a medida que avanzaban las horas luz, los estomas de las gramíneas se cerraban para evitar mayor pérdida de agua por respiración celular (Piñeros *et al.*, 2009).

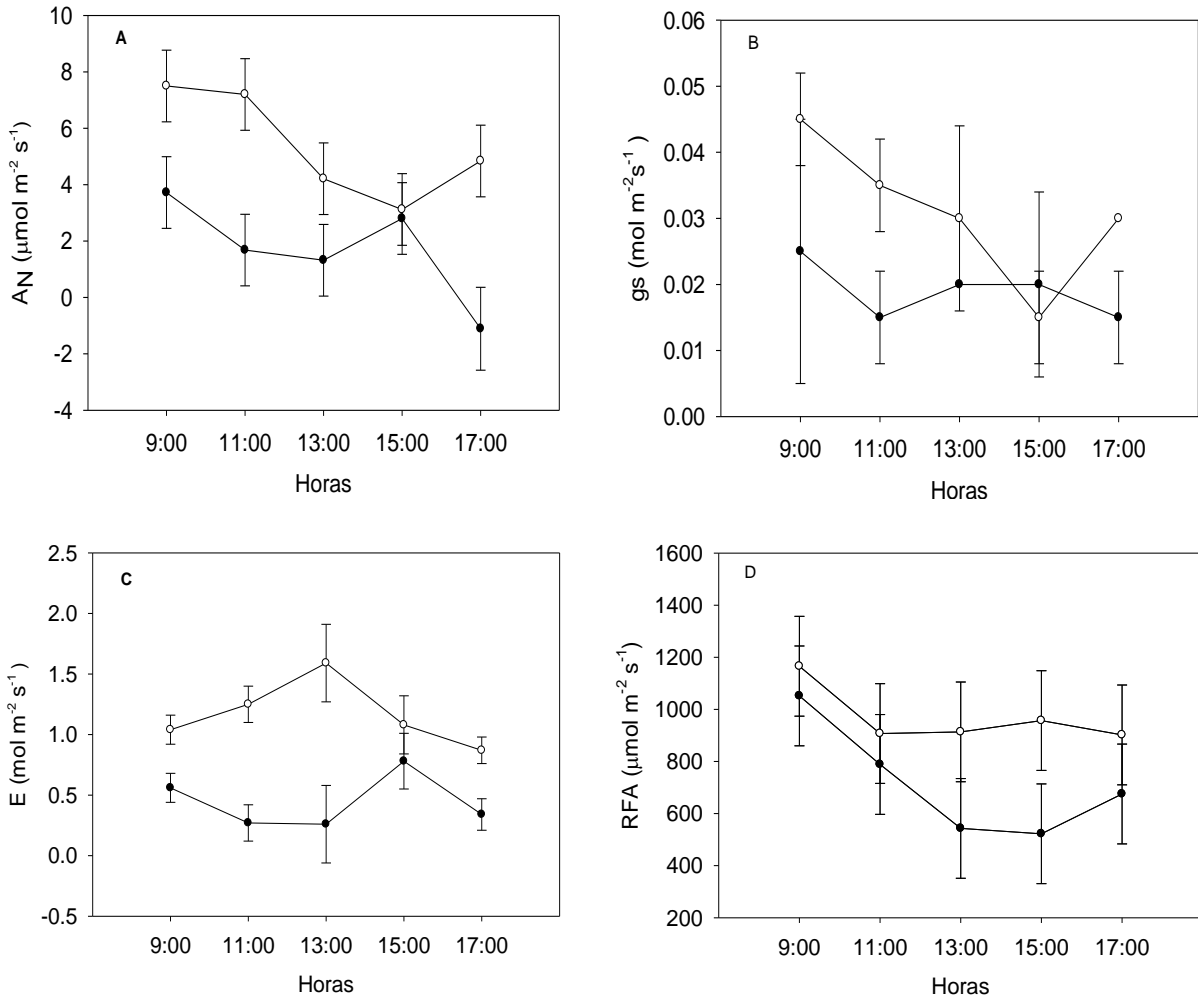


Figura 13. **A** Tasa neta de asimilación de CO_2 (A_N), **B** Conductancia estomática (g_s), **C** Transpiración (E), y **D** Radiación fotosintéticamente activa (RFA). Estas medidas se obtuvieron en individuos de *Megathyrsus maximus* bajo cobertura arbórea (●—COA) y sin cobertura arbórea (○—SCA) de *Gliricidia sepium*, entre 9:00 y 17:00 horas, durante la época seca. Los datos de conductancia estomática fueron transformados logarítmicamente. Las barras denotan la desviación estándar.

La conductancia estomática difirió entre tratamientos ($p < 0.0001$), y entre las horas del día ($p = 0.005$), siendo en ambas condiciones la g_s mayor a las 9:00 h (0.04 y 0.02 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en SCA y COA, respectivamente). De igual manera, la transpiración, RFA de la hoja y el uso eficiente del agua difirieron entre tratamientos ($p < 0.0001$, $p = 0.040$, $p =$

0.032, respectivamente). En esta época, el UEA (Figura 14) fue mayor en SCA en las primeras horas del día (7.0 a 5.9 UEA a las 9:00 y 10:00 h, respectivamente).

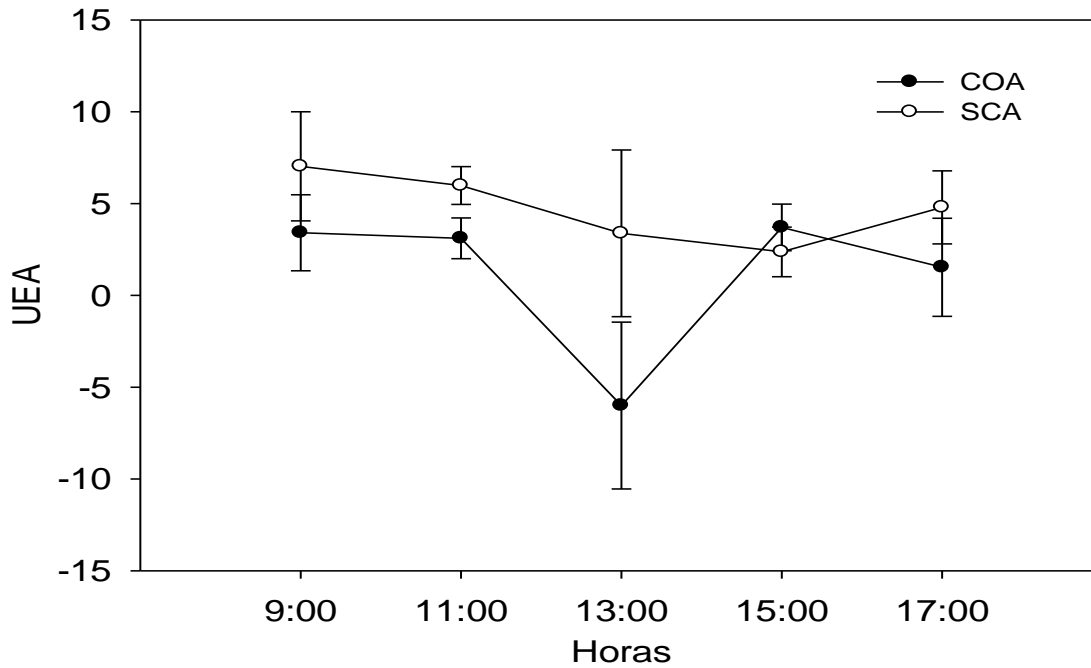


Figura 14. Uso eficiente del agua (UEA). Estas medidas se obtuvieron en individuos de *Megathyrsus maximus* bajo cobertura arbórea (COA) y sin cobertura arbórea (SCA) de *Gliricidia sepium*, entre 9:00 y 17:00 horas, durante la época seca.

Estas respuestas en el comportamiento de las gramíneas están justificadas bajo las condiciones de estrés hídrico y mayor radiación solar que se presentó en esta época, dando lugar a la nula productividad. A pesar de que las plantas C4 alcanzan su mayor tasa fotosintética en altas intensidades de luz (Del Pozo, 2004), el exceso de radiación y la elevada temperatura puede fotoinhibir la fotosíntesis, es decir, absorber más energía lumínica de la utilizable (Osmond, 1994; Marino, 2002). Además, el déficit hídrico, repercutió en la reducción de la presión de turgencia causando el cierre estomático para evitar mayor pérdida de agua por transpiración, dando como resultado

una baja fijación de CO₂. Estas respuestas fisiológicas en las plantas están en función del ritmo circadiano que se suscita en las plantas de manera general, debido a que la apertura y cierre estomático, y por consiguiente el intercambio de gases con el ambiente circundante, no ocurrieron de manera rítmica, porque las condiciones no eran favorables en esta época debido a las elevadas temperaturas y radiación solar (Salisbury y Ross, 1994).

La prolongada sequía que se presentó después del huracán Karl en el mes de septiembre fue un factor determinante para el decremento del crecimiento de la gramínea durante esta época. El estrés por sequía es una de las causas principales de baja producción de forraje en las regiones tropicales (Zhao *et al.*, 2006). En la misma zona donde se llevó a cabo esta investigación, Bautista *et al.* (2011) reportaron escasa producción de forraje en la época seca, resultados que coinciden con los reportados por Villanueva *et al.* (2008), quienes evaluaron la disponibilidad de *U. brizantha* bajo árboles dispersos en una provincia de Puntarenas, Costa Rica, únicamente en la época de lluvias (en la época seca no hay crecimiento por la ausencia de precipitación).

7.3.3. Comportamiento ecofisiológico de *Megathyrus maximus* en la época de lluvias

En la época de lluvias, la asimilación de CO₂, conductancia estomática, transpiración y eficiencia del uso del agua no mostraron diferencias entre los tratamientos ($p = 0.624$, Figura 15), aunque sí difirieron entre las fechas de evaluación ($p > 0.0001$). La asimilación de CO₂ varió según las condiciones del tiempo en los días que se midió,

aunque se mantuvo en niveles entre 2.5 a 19 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en toda la época. De igual forma, la conductancia estomática, la transpiración y uso eficiente del agua variaron durante toda las fechas según las condiciones climáticas del día de evaluación.

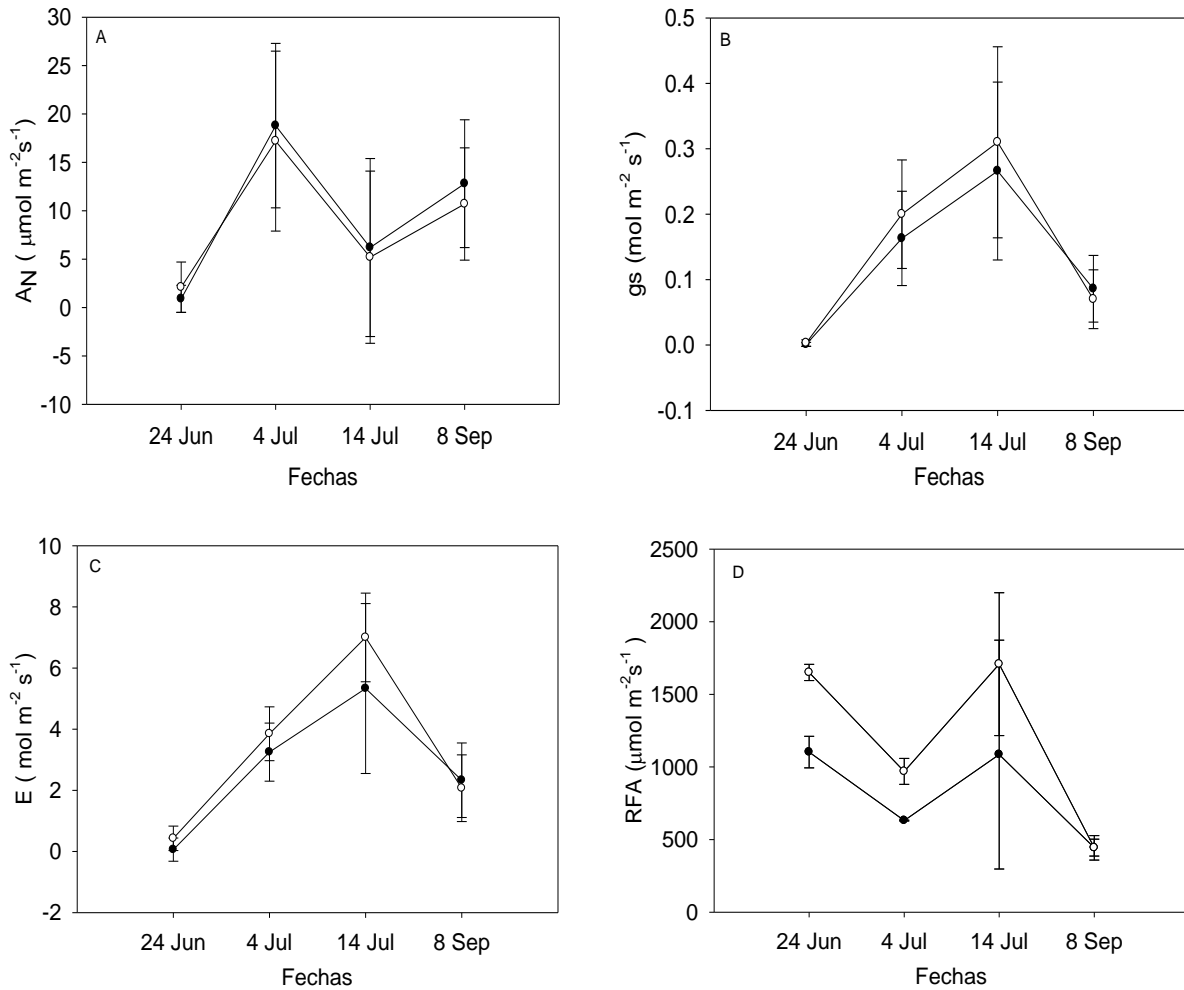


Figura 15. **A** Tasa de asimilación de CO₂ (A_N), **B** Conductancia estomática (g_s), **C** Transpiración (E), y **D** Radiación fotosintéticamente activa (RFA). Estas medidas se obtuvieron en individuos de *Megathyrsus maximus* bajo cobertura arbórea (● COA) y sin cobertura arbórea (○ SCA) de *Gliricidia sepium*, durante la época de lluvias. Los datos de conductancia estomática fueron transformados logarítmicamente. Las barras denotan la desviación estándar.

La asimilación de CO₂ en las cuatro condiciones fue similar en cada día de lectura, y aumentó en las condiciones con sombra. Los valores de conductancia estomática y transpiración mostraron concordancia; a medida que las gramíneas capturaban CO₂ atmosférico a través de los estomas, también perdían agua, aunque en esta época el agua no fue un recurso limitante que pusiera en riesgo a las plantas, por lo tanto podían mantener sus estomas abiertos para la mayor captura de CO₂. El uso eficiente del agua (Figura 16) fue más favorable el 8 de septiembre en las dos condiciones (5.3 y 5.1 UEA en COA y SCA, respectivamente).

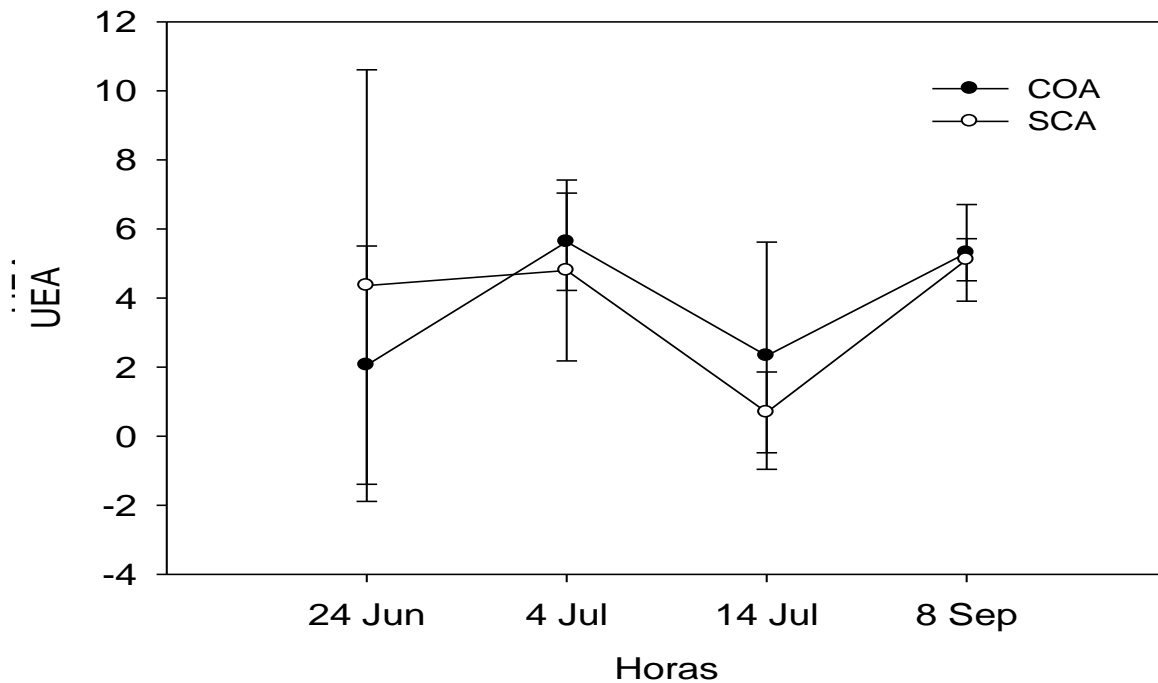


Figura 16. Uso eficiente del agua (UEA). Estas medidas se obtuvieron en individuos de *Megathyrsus maximus* bajo cobertura arbórea (COA) y sin cobertura arbórea (SCA) de *Gliricidia sepium*, entre 9:00 y 17:00 horas, durante la época de lluvias. Las barras denotan la desviación estándar.

La concentración de clorofila (Figura 17) fue igual entre los tratamientos ($p = 0.104$), aunque sí mostró variación por la interacción en el transcurso de la semana ($p < 0.0001$). La menor concentración de este pigmento fotosintético se observó en SCA en la semana 2 y 8 (39.7 y 33.7 unidades SPAD, respectivamente) en comparación a COA (45.0 y 41.7 unidades SPAD, respectivamente), mientras que en la semana 3 y 6 SCA fue significativamente mayor (42.9 y 45.5 unidades SPAD, respectivamente).

Los menores valores de clorofila observados en SCA en la última semana pudieron deberse a la lignificación de las gramíneas en un tiempo más corto debido al rápido crecimiento de las mismas. Esta alta concentración se tiene como referencia de una planta en estado óptimo para el proceso de fotosíntesis así como su relación con la disponibilidad de nitrógeno, un elemento importante para el proceso fotosintético (Rincón y Adolfo, 2010).

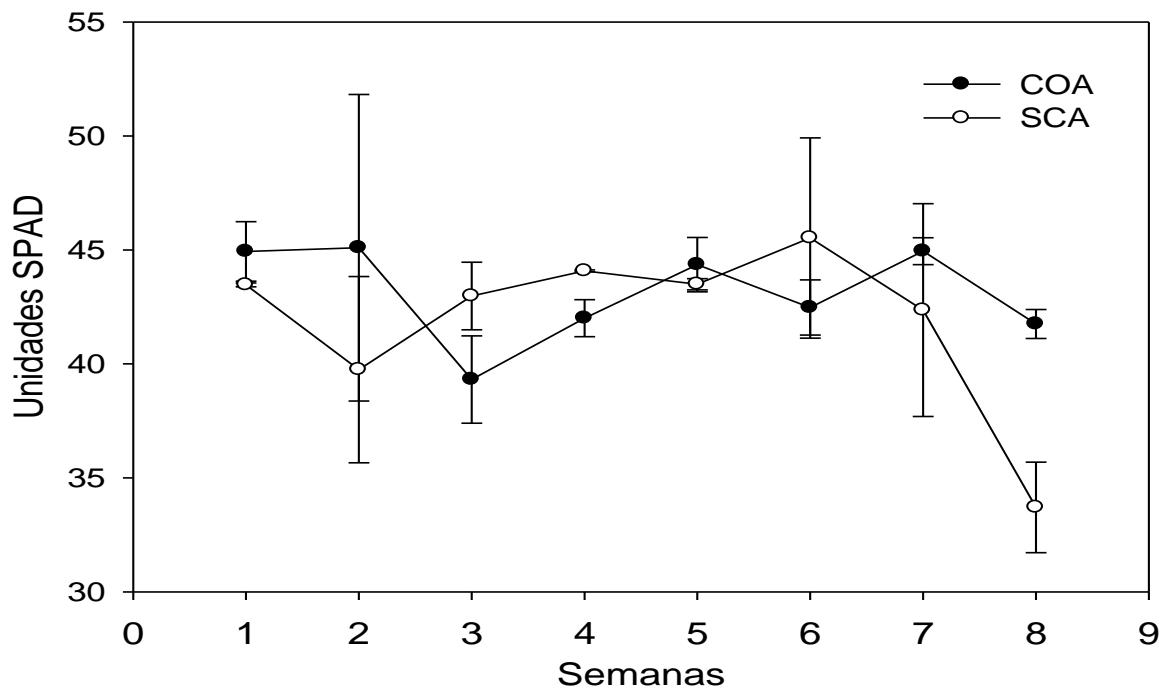


Figura 17. Concentración de clorofila en individuos de *Megathyrsus maximus* bajo cobertura arbórea (COA) y sin cobertura arbórea (SCA) de *Gliricidia sepium*, durante 8 semanas de la época de lluvias. Los datos de clorofila fueron transformados logarítmicamente. Las barras denotan la desviación estándar.

7.4. Productividad de *Megathyrsus maximus*

Megathyrsus maximus mostró crecimiento solo en las épocas de nortes y lluvias. La mayor productividad fue en el sitio sin cobertura SCA (5761.6 ± 5295.3 kg MS ha⁻¹) con un rendimiento 22% mayor que en COA (4479.5 ± 3988.5 kg MS ha⁻¹; $p = 0.0396$). En la época de nortes se observó la menor productividad (1187.7 ± 608.0 kg MS ha⁻¹) que fue 86.8% menor que en época de lluvias (9053.3 ± 3535.0 kg MS ha⁻¹; $p < 0.0001$).

En la misma región, Bautista *et al.* (2011) evaluaron la misma asociación (*G. sepium*-*M. maximus*) obteniendo tendencias similares (4672.3 kg MS ha⁻¹) con frecuencia de cortes de 28 días en la época de lluvias y con una notoria disminución en la época de nortes (557.4 kg MS ha⁻¹), a causa de las menores precipitaciones, además de que los

árboles eran podados en su totalidad. Sin embargo, obtuvieron una mínima producción para la época seca ($219.8 \pm 1.8 \text{ kg MS ha}^{-1}$), situación contraria en este estudio.

Obispo *et al.* (2008) alcanzaron resultados similares en la misma especie de gramínea, obteniendo los mayores rendimientos a plena exposición del sol y a niveles bajos de sombra ($14200 \text{ kg MS ha}^{-1}$), en comparación con los rendimientos en cobertura arbórea densa ($10100 \text{ kg MS ha}^{-1}$). Efecto neutral obtienen Andrade *et al.* (2008) en *Urochloa brizantha* bajo el dosel de *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb., *Dalbergia retusa* (Hemsl) y *Diphysa robinoides* (Benth) en condiciones de densidad de copa arbórea baja y media (10.7 y 9.0 t MS ha^{-1} , respectivamente).

Bolívar *et al.* (1999) consiguieron resultados positivos con mayor productividad de la gramínea *U. humidicola* en asociación a *A. mangium* con respecto a monocultivos, durante la época húmeda (2562 vs $1834 \text{ kg MS ha}^{-1} \text{ ciclo}^{-1}$), con disminución en época de estiaje.

De acuerdo a los resultados descritos anteriormente, la producción de forraje en SSP es variable y depende de la capacidad de la gramínea de tolerar la sombra, así también, influye la densidad, arreglo espacial del estrato arbóreo y las condiciones climáticas en el sistema (Pentón, 2000; Ruiz *et al.*, 2006).

7.5. Calidad químico-nutricional de *Megathyrsus maximus*

El contenido de proteína cruda fue similar entre las condiciones ($p = 0.162$), con porcentajes que oscilaron entre 10 y 13% (Cuadro 4), siendo mayor en la época de nortes ($p = 0.004$), que en lluvias. Estos resultados coinciden con los reportados por Bautista *et al.* (2011) observando tendencias similares, mayor contenido en la época de nortes (5%) y disminuciones en la época de lluvias (4.5%). El cambio del valor proteico entre épocas está asociado a las diferencias fenológicas y condiciones climáticas en la que se desarrollan las gramíneas (Humphreys, 1991).

En la misma especie, Obispo *et al.* (2008) reportaron de 12 a 13.2% sin diferencias entre condiciones de monocultivo y en asociación. Viáfara *et al.* (1997) observaron valores superiores (18%) bajo dosel de *Samanea saman* en la época seca. Alonso *et al.* (2008) reportaron 12% en sistema silvopastoril durante la época de lluvias. Por otra parte, Manríquez *et al.* (2010) obtuvieron valores inferiores de esta gramínea en asociación con *Guazuma ulmifolia* Lam. (8.2%) en la época de nortes.

Cuadro 4. Composición nutricional de *Megathyrus maximus* bajo cobertura arbórea (COA) y sin cobertura arbórea (SCA) de *Gliricidia sepium* en las épocas de nortes y lluvias.

	Nortes		Lluvias	
	SCA	COA	SCA	COA
Proteína cruda %	11.6 ± 0.18	13.5 ± 0.99	11.0 ± 1.11	10.6 ± 1.33
Fibra detergente neutra %	63.6 ± 0.58	66.3 ± 2.04	65.9 ± 2.50	64.7 ± 0.92
Fibra detergente acida %	34.9 ± 4.99	32.4 ± 1.95	40.0 ± 1.44	39.2 ± 1.12
Digestibilidad <i>in vitro</i> de la materia seca %	50.9 ± 1.83	50.4 ± 3.28	49.5 ± 2.9	47.6 ± 4.03

El contenido de FDN varió entre tratamientos por efecto de la época ($p = 0.0444$), observando contenidos superiores al 60% en todos los sitios. Por otra parte, el contenido de FDA no fue diferente entre condiciones, aunque sí entre épocas, siendo mayor en época de lluvias (39.1 a 41.2% en COA y SCA; $p = 0.0012$). Mientras que en la época de nortes fue 31.2 a 36.4%, esta disminución de FDA se refleja en una mejora en la digestibilidad ruminal. Estos últimos resultados coinciden con los reportados por Obispo *et al.* (2008), aunque difieren en el contenido de fibra detergente neutro, observando valores superiores al 70%.

La DIVMS no varió entre los sitios ($p = 0.4524$), así como tampoco entre las épocas ($p = 0.2086$). Los porcentajes oscilaron de 47.6 a 50.9%. Andrade (1999) obtuvo 46.1% de DIVMS en *M. maximus* asociada a *Eucalyptus deglupta* Blume en condiciones de sombra moderada.

De manera general podemos deducir que los cambios en la calidad nutricional de las gramíneas están relacionados con las necesidades de luz bajo dosel (Giraldo *et al.*, 1995). No obstante, se ha reportado que en sistema silvopastoril *M. maximus* alcanza su estabilidad bromatológica al octavo año de explotación, tanto en la época seca como de lluvias (Alonso *et al.*, 2008).

8. CONCLUSIONES

Megathyrsus maximus mostró capacidad para adaptarse a condiciones reducidas de luz efectuando cambios en su fisiología. Aun cuando en condiciones sin cobertura arbórea había una mayor radiación fotosintéticamente activa, esta no afectó la asimilación de CO₂, reduciendo solamente en un 22% la cantidad de materia seca producida en condiciones con sombra. Sin embargo, la calidad químico- nutricional no se alteró por efecto de la sombra.

La gramínea también experimentó cambios morfológicos importantes bajo sombra. Las plantas en esta condición elongaron más sus tallos haciéndose más delgados y en menor número. Al mismo tiempo, las hojas se mostraron menos fibrosas y con menor pigmentación. Estos cambios mostraban a las plantas con apariencia distinta a aquellas desarrolladas en condiciones a pleno sol, sin embargo, dadas las condiciones de este experimento, la estructura y las características químicas tuvieron la misma tendencia que en la condición opuesta.

Las condiciones del suelo sufrieron modificaciones ocasionadas por el establecimiento de la gramínea y por la desaparición de la protección de los árboles y el aporte de estos a las características microestructurales que las raíces y la materia muerta promueven en el suelo, mostrando cambios hacia la degradación de las propiedades químicas, tales como; carbono orgánico, magnesio y potasio; así también, la estructura cambió de estructuras finas a estructuras medianamente fina después de un año.

En la asociación *G. sepium* y *M. maximus*, el dosel arbóreo afecta a la gramínea solo estacionalmente. El mayor efecto sobre la fisiología se ejerce en la época de mayor precipitación; no obstante, las condiciones de humedad y radiación durante esta época permiten que las plantas compensen la interferencia sin comprometer drásticamente su eficiencia. En las épocas de menor precipitación, la disminución del rendimiento de la gramínea obedece más a la humedad limitada que al efecto de la sombra.

9. RECOMENDACIONES

Evaluar el crecimiento y comportamiento ecofisiológico de *M. maximus* a menores densidades de cobertura arbórea y en diversas asociaciones de árbol-gramínea con el fin de encontrar un óptimo del balance de los efectos positivos y negativos.

Evaluar el estrato arbóreo a nivel ecofisiológico, con el fin de conocer su comportamiento en asociación.

Evaluar las condiciones microambientales que se generan bajo cobertura arbórea, tales como temperatura y humedad para conocer los efectos del microclima bajo dosel.

Evaluar las interacciones a nivel radical del estrato arbóreo ya que existe poca información al respecto, siendo esencial para el manejo de los sistemas silvopastoriles.

10. LITERATURA CITADA

Aguiar M. R., A. Soriano., and O. Sala E. 1992. Competition and facilitation in the recruitment of seedlings in Patagonian steppe. *Functional Ecology*. 6: 66-70.

Alonso J., G. Febles., T. Ruiz., y G. Achang. 2008. Características bromatológicas de guinea (*Panicum maximum* vc. Likoni) en un sistema silvopastoril con leucaena (*Leucaena leucocephala* vc. Perú). *Revista Cubana de Ciencia Agrícola* 42: 295-298.

Ankom Technology. 2010. Instrument Manuals. (<http://www.ankom.com/instrument-manuals.aspx>). Consultado 12 February 2012.

Andrade H. J., H. Esquivel., y M. Ibrahim. 2008. Disponibilidad de forrajes en sistemas silvopastoriles con especies arbóreas nativas en el trópico seco de Costa Rica. *Zootecnia Tropical* 26: 289-292.

Andrade H. J., I. Muhammad., F. Jiménez., B. Finegan., y B. Kass. 1999. Dinámica productiva de sistemas silvopastoriles con *Acacia manginum* y *Eucalyptus deglupta* en el trópico húmedo. *Revista Agroforestería en las Américas* 6: 48-50.

Anten N. P. R., T. Hirose. 2001. Limitations on photosynthesis of competing individuals in stands and the consequences for canopy structure. *Oecologia* 129:186-196.

- Anten N. P. R., M. Werger A. 1996. Canopy structure and nitrogen distribution in dominant and subordinate plants in a dense stand of *Amaranthus dubius* L. with a size hierarchy of individuals. *Oecologia* 105:30-37.
- AOAC 1980. Official Method 4.2.11 Protein (crude) in animal feeds, forage (plant tissue), grain, and oilseeds. En: Official Methods of Analysis of AOAC International, 13th edition. AOAC International, Washington D.C., USA.
- Aparicio G. L., J. Gómez M., R. Zamora., and J. Boettinger L. 2005. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 16:191-198.
- Arias J. A. C. 2001. Suelos tropicales. (Ed.) Universidad Estatal a Distancia, San José, Costa Rica 634 p.
- Arias K. S., C. Ruiz S., M. Milla., H. Fabio M., y A. Escobar. 2001. Almacenamiento de carbono por *Gliricidia sepium* en sistemas agroforestales de Yaracuy, Venezuela. *Livestock Research for Rural Development* 13:5. <http://www.cipav.org.co/lrrd/lrrd13/5/ruiz135.htm>. Consultado 20 Enero 2012.
- Armas K. C. 2004. Balance de la interacción entre las plantas superiores en ambientes semiáridos: mecanismos y procesos. *Ecosistemas Revista Científica y Técnica de Ecología y Medio Ambiente* 13:118-122.
- Augustine D. J., S. McNaughton J. 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: Herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management* 62: 1165-1183.
- Barnes P. W., S. Archer. 1999. Tree–shrub interactions in a subtropical savanna parkland: competition or facilitation? *Journal Vegetation Science* 10: 525-536.

- Bautista T. M., S. López O., P. Pérez H., M. C. Vargas M., y F. Gallardo L. 2011. Productividad forrajera de agroecosistemas con bovinos bajo pastoreo tradicional y dirigido en paso de ovejas, Veracruz, México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 13: 279-290.
- Belsky A. J. 1994. Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* 75: 922-932.
- Bhatt R. K., L. Misra P., I. Vandana., and H. Tiwari S. 2002. Growth and biomass production in tropical range grasses and legumes under Light stress environment. *Indian Journal Plant of Physiology* 7:349-353.
- Bolívar D. M., M. Ibrahim., D. Kass., F. Jiménez., y J. Camargo C. 1999. Productividad y calidad forrajera de *Brachiaria humidicola* en monocultivo y en asocio con *Acacia mangium* en un suelo ácido en el trópico húmedo. *Agroforestería en las Américas* 6:48-50.
- Bonham D.C. 1989. *Measurements for terrestrial vegetation.* (ed.) John Wiley and Sons. USA 318 p.
- Bonilla G. M. A. 2005. Estrategias adaptativas de plantas del páramo y del bosque alto andino en la cordillera oriental de Colombia. (Ed) María Argenis Bonilla Gómez. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá 356 p.
- Bugarín J., C. Lemus., L. Sangines., L. Aguirre., A. Ramos., M. Soca., y J. Arece. 2009. Evaluación de dos especies de *Leucaena* asociadas a *Brachiaria brizantha* y *Clitoria ternatea* en un sistema silvopastoril de Nayarit, México: II. Producción y composición bromatológica de la biomasa. *Pastos y Forrajes* 4:1-11.
- Bullock P., N. Fedoroff., A. Jongerius., G. Stoops., and T. Tursina. 1985. *Handbook for soil thin section description.* Wayne Research Publications, England.

- Callaway R. M. 1994. Facilitative and interfering effects of *Arthrocneum subterminale* on winter annuals. *Ecology* 75: 681-686.
- Callaway R. M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61: 306-349.
- Callaway R. M. 1998. Are positive interactions species-specific? *Oikos* 82: 202-207.
- Callaway R. M., L. Walker R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78:1958-1965.
- Carranza M. A. M., L.R. Sánchez V., M.R. Pineda L., y G. Cuevas R. 2003. Calidad y potencial forrajero de especies del bosque tropical caducifolio de la sierra de Manantlán, México. *Agrociencia* 37: 203-210.
- Casanova F., L. Ramírez., y F. Solorio. 2007. Interacciones radiculares en sistemas agroforestales: mecanismos y opciones de manejo. *Avances en Investigación Agropecuaria* 11: 41-52.
- Casasola F. M., E. Ramírez., C. Villanueva., C. Sepúlveda., y J. Araya L. 2007. Pago por servicios ambientales y cambios en los usos de la tierra en paisajes dominados por la ganadería en el trópico subhúmedo de Nicaragua y Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* 45: 79-85.
- Casper B. B., R. Jackson B. 1997. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 545-570.
- CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza). 1991. Especie de árbol de uso múltiple en América Central. Informe Técnico N° 180. Turrialba, Costa Rica 69 p.

CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza). 1994. Tecnologías productivas para sistemas agrosilvopecuarios de ladera con sequía estacional. (Ed) Ricardo Radulovich. Turrialba, Costa Rica 182 p.

Curtis H., S. Barnes. 2004. Biología. Sexta edición. Panamericana, México.

Deinum B., R. Sulastri D., M.H. Zeinab J., and A. Maasen. 1996. Effects of light intensity on growth, anatomy and forage quality of two tropical grasses (*Brachiaria brizantha* and *Panicum maximum* var. *trichoglume*). Netherlands Journal of Agricultural Science 44: 111-124.

Del Pozo R. P. P. 2004. Bases ecofisiológicas para el manejo de los pastos tropicales. Anuario Nuevo, Universidad Agraria de La Habana, Cuba. Pastos 2002 2:109-137.

Dias-Filho, M. B. 2002. Photosynthetic light response of the C4 grasses *Brachiaria brizantha* and *Brachiaria humidicola* under shade. *Sciencia Agricola* 59: 65-68.

Esquivel H., M. Ibrahim., C. Harvey A., C. Villanueva., T. Benjamín., y F. Sinclair. 2004. Árboles dispersos en potreros de fincas ganaderas en un ecosistema seco de Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* 10: 24-29.

Falster S. D., M. Westoby. 2003. Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 337-343.

FEDEGAN (Federación Colombiana de Ganaderos). 2010. Parcelas demostrativas con materiales forrajeros importados de Brasil: REGIÓN CARIBE. Bogotá, Colombia 36 p.

- Fernández M. E., J. Gyenge E., J. Licata., T. Schlichter M., and B Bond. 2008. Belowground interaction between trees and grasses in a temperate semiarid agroforestry systems. *Agroforestry Systems* 74:185-197.
- Franco A. C., P. Nobel S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.
- Franco A. C., P. Nobel S. 1990. Influences of root distribution and growth on predicted water uptake and interspecific competition. *Oecologia* 82: 151-157.
- Fullbright T. E., J. Kuti O., and A. Tipton R. 1997. Effect of nurse-plant canopy light intensity on shrub seedling growth. *Journal of Range Management* 50:607-610.
- García, E.1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen, (para adaptarla a las condiciones de la República Mexicana). Segunda edición. Instituto de Geografía de la Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Giraldo L. 1995. Efecto de tres densidades de árboles en el potencial forrajero de un sistema silvopastoril natural en la región atlántica de Colombia. *Agroforestería en las Américas, CATIE; Turrialba, Costa Rica* 2:14-19.
- Giraldo L., J. Botero., J. Saldarriaga, y P. David. 1995. Efecto de tres densidades de árboles en el potencial forrajero de un sistema silvopastoril natural en la región Atlántica de Colombia. *Revista Agroforestería de las Américas*. N° 8. CATIE, Turrialba, Costa Rica 14-19 p.
- González A., Y. Herrera., M. Mora., y I. Entrena.1997. Uso del matarratón *Gliricidia sepium* en la alimentación de ovinos pastoreando bajo cubierta de cítricos. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal* 5: 122-123.

- Grace J. B., D. Tilman. 1990. Components of resource competition in plant communities (Perspectives on plant competition). San Diego: Academic Press 483 p.
- Grime J. P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Chichester, UK: Wiley 456 p.
- Gutiérrez C. M. C. 1988. Estudio micromorfológico de los cementantes de algunos tepetates del Valle de México y Tlaxcala. Tesis. Colegio de Postgraduados. Texcoco, México.
- Gutiérrez S. M. V., J. Ewel J. 2008. Water use in four model tropical plant associations established in the lowlands of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 56: 1947-1957.
- Haynes R. J. 2000. Labile organic matter as an indicator of organic matter quality in arable and pastoral soils in New Zealand. *Soil Biology Biochemistry* 32: 211-229.
- Hernández G. J. D., D. A Rodríguez T. 2008. Radiación solar y supervivencia en una plantación de vara de perilla (*Symphoricarpos microphyllus* H.B.K.). *Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente* 14:27-31.
- Hernández C. M., S. Cárdenas S., y S. Guelmes L. 2008. Efecto de los sistemas silvopastoriles en la fertilidad edáfica. *Zootecnia Tropical* 26: 319-321.
- Hernández L. D., V. Hernández I., y I. Güerere. 2008. Cambios en parámetros físicos, químicos y biológicos en el suelo de una sabana protegida de quema y pastoreo durante veinticinco años. *Bioagro* 20:151-158.
- Holmgren M., M. Scheffer., and M. Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78:1966-1975.

- Homen M., I. Entrena., Arriojas., y M. Ramia. 2010. Biomasa y valor nutritivo del pasto Guinea *Megathyrsus maximus* (Jacq.) B. K. Simon & S. W. L. Jacobs. 'Gamelote' en diferentes períodos del año en la zona de bosque húmedo tropical, Barlovento, estado Miranda. *Zootecnia Tropical* 28: 255-265.
- Huber A., R. Trecaman. 2000. Efecto de una plantación de *Pinus radiata* en la distribución espacial del contenido de agua del suelo. *Bosque* 21: 37-44.
- Humphreys L. R. 1991. Tropical pasture utilization. United Kingdom. Cambridge University Press 203 p.
- Ibrahim M., C. Harvey. 2003. Diseño y manejo de la cobertura arbórea en fincas ganaderas para mejorar las funciones productivas y brindar servicios ambientales. *Agroforestería en las Américas* 10:4-5.
- INAFED (Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal). 2009 (<http://www.inafed.gob.mx/>).
- INIFAP y CONABIO. 1995. "Edafología" Escala 1:250 000. México.
- Jaramillo, R. A. 2005. La redistribución de la radiación solar y la lluvia dentro de plantaciones de café (*Coffea arabica* L.). *Revista académica Colombiana de Ciencias* 29: 371-382.
- Kitzberger T., D. Steinaker F., and T. Veblen T. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in Northern Patagonia. *Ecology* 81:1914-1924.
- López C. C. 2008. Uso actual, potencial y clasificación campesina de tierras agrícolas en la comunidad de Angostillo, municipio de Paso de Ovejas, Veracruz, México. Reporte Técnico. Colegio de Postgraduados, Campus Veracruz 42 p.

- López O. S., P. Olgún C., P. Pérez H., y F. Villareal M. 2011. Sistemas silvopastoriles intensivos con guácimo experiencia en Veracruz con pequeños productores. III congreso sobre sistemas silvopastoriles intensivos para la ganadería sostenible del siglo XXI. Morelia, Michoacán marzo 2011. 122- 130 p.
- Ludwig F. T., E. Dawson H., H. Prins T., F. Berendse., and H. Kroon. 2004. Below-ground competition between trees and grasses may overwhelm the facilitative effects of hydraulic lift. *Ecology Letters* 7: 623-631.
- Lugo-Morin D. R., J. C. Rey. 2009. Evaluación de la vulnerabilidad a la degradación agroambiental a través del uso del sistema microleis en los suelos de los llanos centrales de Venezuela. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental* 25: 43-60.
- Maestre F. T., S. Bautista., and J. Cortina. 2003. Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* 84: 3186-3197.
- Maestre F. T., J. Cortina., S. Bautista., and J. Bello T. 2003. Does *Pinus halepensis* facilitate the establishment of shrubs in Mediterranean semi-arid afforestations? *Forest Ecology and Management* 176: 147-160.
- Mahecha L. L. 2002. El silvopastoreo: una alternativa de producción que disminuye el impacto ambiental de la ganadería bovina. *Revista Colombiana de Ciencia Pecuaria*. 15: 226-231.
- Mahecha L. L., M. Monsalve A., y J. Arroyave F. 2007. Evaluación del silvopastoreo de novillos Cebú en un sistema de *Eucalyptus tereticornis* y *Panicum maximum*, en la reforestadora San Sebastián. *Livestock Research for Rural Development* 94 (19). <http://www.lrrd.org/lrrd19/7/mahe19094.htm>. Consultado 26 Junio 2012.

- Mahecha L.L., M. Rosales., C. Molina H., y E. Molina J. 1999. Experiencias en sistema silvopastoril de *Leucaena leucocephala-Cynodon plectostachyus-Prosopis juliflora* en el Valle del Cauca, Colombia. Estudio FAO: Producción y Sanidad Animal - FAO Agroforestería para la Producción Animal en América Latina 1: 325-336.
- Marino C. H. 2002. Respuestas ecofisiológicas de plantas en ecosistemas de zonas con clima mediterráneo y ambientes de alta montaña. Revista Chilena de Historia Natural 75: 625-637.
- Martínez H. E., J. P. Fuentes E., y E. Acevedo H. 2008. Carbono orgánico y propiedades del suelo. Revista de la Ciencia del Suelo y Nutrición Vegetal 8:68-96.
- Manríquez M. L. Y. 2010. Establecimiento, calidad del forraje y productividad de un sistema silvopastoril intensivo bajo pastoreo de bovinos y ovinos en el trópico subhúmedo. Tesis Doctoral. Postgrado en Agroecosistemas Tropicales. Colegio de Postgraduados. Campus Veracruz. Tepetates, Mpio.de Manlio Fabio Altamirano, Veracruz 89 p.
- Matus J. F., C. R Maire G. 2000. Relación entre la materia orgánica del suelo, textura del suelo y tasas de mineralización de carbono y nitrógeno. Agricultura Técnica 60:112-126.
- Medina M. J., H. H. Volke H., R. Gonzales R., A. Galvis S., M.J. Santiago C., y J. I. Cortes F. 2006. Cambios en las propiedades físicas del suelo a través del tiempo en los sistemas de maíz bajo temporal y manejo bajo riego en Luvisoles del Estado de Campeche. Universidad y Ciencia 22: 175-189.

- Mendoza B. C., F. García M., D. A. Rodríguez T., y S. Castro Z. 2011. Radiación solar y calidad de planta en una plantación de vara de perilla (*Symphoricarpos microphyllus* H.B.K.). *Agrociencia* 45: 235-243.
- Mijail P., A. Bornemann G., L. Campo., I. Arana., M. Sotelo., F. Ramírez., y E. Castañeda. 2003. Biodiversidad y producción de sistemas silvopastoriles de América Central. Managua Nicaragua. Cuadernos de Investigación Universidad Centroamericana 84 p.
- Moro M. J., F. Pugnaire I., P. Haase., and J. Puigdefábregas. 1997. Effect of the canopy of 388 *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. *Functional Ecology* 11: 425-431.
- Murgueitio E., C. Cuartas., y J. Naranjo. 2008. Ganadería del futuro: Investigación para el desarrollo. Fundación Centro para la Investigación en Sistemas Sostenibles de Producción Agropecuaria. Cali, Colombia 490 p.
- Musálem S. M. A. 2002. Sistemas agrosilvopastoriles: una alternativa de desarrollo rural sustentable para el trópico mexicano. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 8: 91-100.
- Nair P. K. R. 2004. Agroforestry: trees in support of sustainable agriculture. In: Hillel, H., Rosenzweig, C., Powlson, D., Scow, K., Singer, M., Sparks, D. (Eds.), *Encyclopedia of soils in the environment*. Elsevier, London, U.K 34-44 p.
- Navas A. P. 2003. Influencia de la cobertura arbórea de sistemas silvopastoriles en la distribución de garrapatas en fincas ganaderas en el bosque seco tropical. Tesis maestría en ciencias. CATIE, Turrialba, Costa Rica 77 p.

- Obispo N. E., Y. Espinoza., L. Gil J., F. Ovalles., y F. Rodríguez M. 2008. Efecto del sombreado sobre la producción y calidad del pasto guinea *Panicum maximum* en un sistema silvopastoril. *Zootecnia Tropical* 26: 285-288.
- Ojeda P., A., J. Restrepo. 2003. Sistemas silvopastoriles, una opción para el manejo sustentable de la ganadería. Manual de capacitación. Sistemas silvopastoriles una opción para el manejo sustentable de la ganadería Santiago de Cali, Valle del Cauca – Colombia 68p.
- Osmond C.B. 1994. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. *Photoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field.* (Ed.) N.R. Baker and J.R. Bowyer. Bios Scientific Oxford 24p.
- Pape T., D. Lager. 1995. Manual for soil description and classification. Department of Soil Science and Geology. Wageningen Agricultural University, Wageningen, Netherlands 164 p.
- Parent S., C. Messier. 1996. A simple and efficient method to estimate microsite light availability under a forest canopy. *Canadian Journal Forest Research* 26: 151-154.
- Pearcy R. W. 1990. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 41: 421-453.
- Pedraza R. M., F. De Castro B., y E. Orskov R. 2004. Evaluación in vitro del valor nutritivo de follajes de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth ex Walp. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola* 38:155-160.
- Pentón G. F. 2000. Efecto de la sombra de los árboles sobre el pastizal en un sistema seminatural. Tesis de Maestría en Pastos y Forrajes. Estación Experimental de Pastos y Forrajes “Indio Hatuey”, Universidad de Matanzas 66 p.

- Pérez G. A., A. Pineda D., L.W. Latournerie-Moreno., P. Pam., y C. Godoy Á. Niveles de evapotranspiración potencial en la producción de chile habanero.2008. TERRA Latinoamericana 26: 53-59.
- Pérez N., T. Linares. 2008. Sistemas agroforestales: una propuesta para la caracterización y evaluación de sistemas silvopastoriles. En línea 1° Diciembre 2008 Cali, Colombia. www.agroforesteríaecologica.com. Consultado 18 Noviembre 2011.
- Piedade H. L. K., A. Drumond M. 2001. Biología floral e sistema reproductivo de *Gliricidia sepium* (JACQ.) STEUD. (FABACEAE- PAPILIONOIDAE) na região de Petrolina, Pernambuco. *Ciência Rural*, Santa Maria 31:597-601.
- Piñeros V. R., K. Silva., M. Sánchez I., M. Delgado J., y A. Holguín V. 2009. Indicadores agronómicos del pasto vidal *Bothriochloa saccharoides* bajo sombra simulada en el valle cálido del Magdalena, Tolima, Colombia. *Revista Azul* 29: 32-36.
- Price P. W. 1984. Alternative paradigms in community ecology. En: *A New Ecology - Novel Approaches to Interactive System* (eds) P.W. Price, C.N. Slobodchikoff and W.S.A Gaud. Wiley, New York 354p.
- Radulovich R. 2009. Método gravimétrico para determinar in situ la humedad volumétrica del suelo. *Agronomía Costarricense* 33: 121-124.
- Razz R., T. Clavero. 1998. Calidad química de la leche en vacas suplementadas con harina de mata ratón (*Gliricidia sepium*) Meal. *Revista científica FCV-LUZ*. 8:312-314.
- Renolfi R. F., A. Fumagalli E. 1998. Producción de forraje y carne en un bosque de la región chaqueña occidental bajo manejo silvopastoril. *Revista Argentina de Producción Animal* 18: 231-232.

- Rincón C. A., L. Adolfo G. 2010. Relación entre nitrógeno foliar y el contenido de clorofila, en maíz asociado con pastos en el Piedemonte Llanero colombiano. *Revista Corpoica* 11: 122-128.
- Roderick M. L., G. Farquhar D., and S. Berry L. 2001. On the direct effects of clouds and atmospheric particles on the productivity and structure of vegetation. *Oecologia* 129: 21-30.
- Rodríguez P. A., F. Rada., y M. Colmenares. 2008. Comportamiento ecofisiológico de *Brachiaria decumbens* en monocultivo y en asociación con *Leucaena leucocephala*. *Pastos y Forrajes* 31: 217-227.
- Rubio G., T. Walk., Z. Ge., X. Yank., H. Liaok., and J. Lynch P. 2001. Root gravitropism and below-ground competition among neighbouring plants: A modeling approach. *Annals of Botany* 88:929-940.
- Ruiz T. E., E. Castillo., J. Alonso., y G. Febles. 2006. Factores del manejo para estabilizar la producción de biomasa con leguminosas en el trópico. *Avances en Investigación Agropecuaria* 10: 3-20.
- Salisbury F. B., W. Ross C. 1994. *Fisiología vegetal*. Grupo Editorial Iberoamericana S.A. México D.F. 759 p.
- Sánchez H. R., M. Ordaz C., G.S. Benedicto V., C.I. Hidalgo M., y D. J. Palma L. 2005. Cambios en las propiedades físicas en un suelo arcilloso por aporte de lombricomposto de cachaza y estiércol. *Interciencia* 30: 775-779.
- Sánchez C. S., G. C L., M. Hernández C., y Y García O. 2008. Acumulación y descomposición de la hojarasca en un pastizal de *Panicum maximum* y en un

- sistema silvopastoril asociado con *Leucaena leucocephala*. *Zootecnia tropical* 26: 269-273.
- Sánchez S., M. Hernández., y L. Simón. 2003. Efecto del sistema silvopastoril en la fertilidad edáfica en unidades lecheras de la empresa Nazareno. *Pastos y Forrajes* 26:131-138.
- SAS. 2010. Statistical Analysis System, Enterprise Guide ver. 4.3.0. SAS Institute, Inc. Cary, NC, USA.
- Schenk J. H. 2006. Root competition: beyond resource depletion. *Journal Ecology* 94: 725-739.
- Schoener T. W. 1982. The controversy over interspecific competition. *American Scientist* 70: 586-590.
- Schroth G., J. Lehmann, M. R. Rodrigues L., E. Barros., and J. L. Macêdo V. 2001. Plant-soil interactions in multistrata agroforestry in the humid tropics. *Agroforestry Systems* 53: 85-102.
- SEMARNAT-CP.2003. Evaluación de la degradación del suelo causada por el hombre en la República Mexicana, escala 1: 250 000. Memoria Nacional 2001-2002. México.http://app1.semarnat.gob.mx/dgeia/resumen_2009/03_suelos/cap3_2.html. Consultado 19 Enero 2012.
- Shelton H., J. Lowry., R. Gutteridge., R. Bray., and J. Wildin. 1991. Sustaining productive pastures in the tropics 7. Tree and shrub legumes in improved pastures. *Tropical Grasslands* 25: 119-128.
- Shelton H. M., L. Humphreys R., and C. Batello . 1987. Pastures in the plantations of Asia and Pacific: performance and prospect. *Tropical Grasslands* 21: 159-168.

- Shepherd T. G., S. Saggar R., H. Newman C., W. Ross., and J. Dando L. 2001. Tillage-induced changes to soil structure and organic carbon fraction in New Zealand soils. *Australian Journal of Soil Research* 39: 465-489.
- Simón L., M. Hernández., F. Reyes., y S. Sánchez. 2005. Efecto de las leguminosas arbóreas en el suelo y en la productividad de los cultivos acompañantes. *Pastos y Forrajes* 28: 29-37.
- Stoops G. 2007. Micromorphology in soils derived from volcanic ash in Europe. A review and synthesis. *European Journal of Soil Science* 58: 356-377.
- Soares de A. C., M. V. Freira J., C. Costa J., y V. Alexandre F. 2004. Crescimiento de gramíneas e leguminosas forrageiras tropicais sob sombreamento. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 39:263-270.
- Solorio S. F.J., B. Solorio S. 2002. Integrating fodder trees into animal production systems in the tropics. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 1:1-11.
- Souza de Abreu M. H., M. Ibrahim., y J. Silva S. 1999. Árboles en pastizales y su influencia sobre la producción de pasto y leche. En: *Memorias Primer Congreso Latinoamericano de agroforestería para la producción animal*. Centro de Investigación en Sistemas Sostenibles de Producción Agropecuaria. Cali, Colombia.
- Taiz L., E. Zeiger. 2006. *Plant Physiology*. (4th ed.) Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. USA 764 p.
- Talbot G., C. Dupraz. 2012. Simple models for light competition within agroforestry discontinuous tree stands: are leaf clumpiness and light interception by woody parts relevant factors?. *Agroforestry Systems* 84:101-116.

- Teyssonneyre F. C., P. Cochard., and F. Soussana. 2002. How can we predict the effects of elevated CO₂ on the balance between perennial C₃ grass species competing for light? *New Phytologist* 154: 53-64.
- Tilman D. P. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, N.J. 296 p.
- Urban O., D. Janous., M. Acosta., R. Czerny., I. Markova., M. Navratil., M. Pavelka., R. Pokorny., M. Sptova., R. Zhangs., V. Spunda., J. Graces., and M. Marek. 2007. Ecophysiological controls over the net ecosystem exchange of a mountain spruce stand. Comparison of the response in direct vs. diffuse solar radiation. *Global Change Biology* 13:157-168.
- Vanninen P., A. Makela. 2000. Needle and stem wood production in Scots pine (*Pinus sylvestris*) trees of different age, size and competitive status. *Tree Physiology* 20: 527-533.
- Van Reeuwijk L. P. 2003. Procedimientos para análisis de suelos. Traducción al español por M.C. Gutiérrez, C.C.A. Taravez E., y C.A. Ortiz S. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México.
- Viáfara B., T. Clavero., y F. Araujo O. 1997. Efecto del sombreado de samán (*Pithecellobium saman* Jacq. (Benth)), sobre el crecimiento y desarrollo del pasto guinea (*Panicum maximum* Jacq.). *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal* 5: 39-41.
- Villanueva C., M. Ibrahim., J. Ríos., y C. Suárez. 2008. Disponibilidad de *Brachiaria brizantha* en potreros con diferentes niveles de cobertura arbórea en el trópico subhúmedo de Costa Rica. *Zootecnia Tropical* 26:293-296.
- Valladares R. F. 2001. Luz y evolución vegetal. *Investigación y Ciencia* 303: 73-79.

- Valladares R. F. 2006. La disponibilidad de luz bajo el dosel de los bosques y matorrales ibéricos estimada mediante fotografía hemisférica. *Ecology* 20: 11-30.
- Warrick A. W. 2002. *Soil physics companion*. Cleveland: CRC Press. Washington D.C. USA. 389 P.
- Went R. W. 1942. The dependence of certain annual plants on shrubs in southern Californian deserts. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 69: 100-114.
- Wilding L. P., K. Oleschko. 1994. Micromorphological indicators of anthropogenic effects on soils. *Congress of Soil Science* 6:205-223.
- William D. G., R. Black A. 1994. Drought response of a native and introduced Hawaiian grass. *Ecologia* 97: 512 –516.
- Zhao R. F., X. Chen P, F. Zhang S., H. Zhang., J. Schoroder, and V. Romheld. 2006. Fertilization and nitrogen balance in a wheat – maize rotation system in North China. *Agronomy Journal* 98:999-1004.