



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS VERACRUZ

POSTGRADO EN AGROECOSISTEMAS TROPICALES

EFFECTO DEL DOSEL DE *Vachellia pennatula* EN LA FISIOLÓGÍA,
PRODUCCIÓN Y CALIDAD NUTRITIVA DE LAS GRAMÍNEAS
TROPICALES *Hyparrhenia rufa* y *Megathyrsus maximus*

SALOMÉ QUIROZ MARTÍNEZ

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

TEPETATES, MANLIO FABIO ALTAMIRANO, VERACRUZ, MÉXICO

2017

La presente tesis, titulada: **Efecto del dosel de *Vachellia pennatula* en la fisiología, producción y calidad nutritiva de las gramíneas tropicales *Hyparrhenia rufa* y *Megathyrsus maximus***, realizada por el alumno: **Salomé Quiroz Martínez**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS

AGROECOSISTEMAS TROPICALES

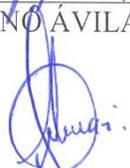
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO:



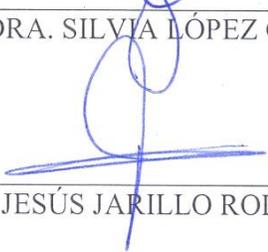
DR. CATARINO ÁVILA RESÉNDIZ

ASESOR:



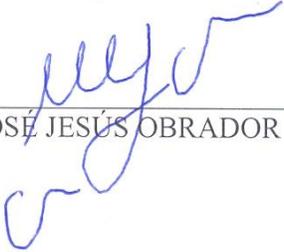
DRA. SILVIA LÓPEZ ORTIZ

ASESOR:



DR. JESÚS JARILLO RODRÍGUEZ

ASESOR:



DR. JOSÉ JESÚS OBRADOR OLÁN

Tepetates, Manlio Fabio Altamirano, Veracruz, México, Enero de 2017

EFFECTO DEL DOSEL DE *Vachellia pennatula* EN LA FISIOLOGÍA, PRODUCCIÓN Y CALIDAD NUTRITIVA DE LAS GRAMÍNEAS TROPICALES *Hyparrhenia rufa* y *Megathyrsus maximus*

Salomé Quiroz-Martínez, M.C.
Colegio de Posgraduados, 2017

Se evaluó la fisiología, producción y calidad nutritiva de la biomasa de las gramíneas *Hyparrhenia rufa* y *Megathyrsus maximus*, bajo y fuera dosel de *Vachellia pennatula*. Las evaluaciones se realizaron en época de transición a nortes (Septiembre-Octubre 2015), seca (Febrero-Marzo, 2016) y lluvias (Julio-Agosto, 2016) en dos sitios con *H. rufa* y dos con *M. maximus*; se seleccionaron puntos de muestreo (1 m²) bajo y fuera del dosel (20 árboles por sitio); se midieron variables fisiológicas y morfológicas, la biomasa forrajera y la calidad químico-nutricional del forraje. Las gramíneas solo mostraron crecimiento en lluvias y en transición a nortes; la biomasa disminuyó 17.5 % en la sombra, aunque estadísticamente fue similar entre condiciones (1004.4 ± 580.0 en sombra vs. 1222.8 ± 591.4 kg MS ha⁻¹ en sol; p > 0.05), la proteína cruda (8.1 ± 1.5 sol vs. 10.0 ± 1.7 % sombra; p < 0.05) así como las fracciones de fibra (67.5 a 70.0 % de FDN y 36.9 a 39.2 % de FDA; p < 0.05) aumentaron en sombra, mientras que *H. rufa* fue más digestible (74.9 ± 3.2 %; p < 0.0001) que *M. maximus* (70.8 ± 4.2 %). Las gramíneas en sol recibieron mayor radiación fotosintéticamente activa (1286.2 ± 784.2 μmol m⁻² s⁻¹; p < 0.0001) que en sombra (395.5 ± 340.7 μmol m⁻² s⁻¹), en todas las épocas, y tuvieron mayor (p < 0.001) tasa de asimilación de CO₂ en época de lluvia (8.19 ± 6.9 μmol m⁻² s⁻¹) y por consiguiente produjeron más biomasa (1283.5 ± 576.5 kg Ms ha⁻¹; p < 0.001) en lluvia, que en transición a nortes (943.6 ± 565.4 kg Ms ha⁻¹). La sombra de *V. pennatula* no afectó la producción de biomasa de *M. maximus*; el periodo de lluvias define la mayor producción de biomasa de ambas gramíneas, no obstante, la transición a nortes tiene un efecto positivo en la calidad nutritiva de ambas gramíneas.

Palabras clave: Sistema silvopastoril, Asociación árbol-gramínea, Gramíneas tropicales, interacción, Biomasa.

EFFECT OF THE CANOPY OF *Vachellia pennatula* ON THE PHYSIOLOGY, BIOMASS PRODUCTION AND NUTRITIVE QUALITY OF *Hyparrhenia rufa* AND *Megathyrsus maximus*

Salomé Quiroz-Martínez, M.C.
Colegio de Posgraduados, 2017

The physiology, production and nutritional quality of biomass of the grasses *Hyparrhenia rufa* and *Megathyrsus maximus* under and outside the canopy of *Vachellia pennatula* were evaluated. The evaluations were carried out during transition to the windy season (September-October, 2015), the dry season (February-March, 2016), and the rainy season (July-August, 2016) at two sites containing *H. rufa* and two with *M. maximus*. Sampling plots (1 m²) were selected under and outside the canopies for each of 20 trees per site. Physiological and morphological variables, forage biomass and chemical-nutritional qualities of the forage were measured. The grasses only showed growth during the rainy season and transition to the windy season. Forage biomass decreased 17.5% under shade, but was statistically similar to that under full sun (1004.4 ± 580.0 versus 1222.8 ± 591.4 kg DM ha⁻¹, respectively; p > 0.05). Crude protein was statistically different between full sun or shade (8.1 ± 1.5 versus 10.0 ± 1.7%, respectively; p < 0.05), as were the fiber fractions (NDF: 67.5 to 70.0%, ADF: 36.9 to 39.2%; p < 0.05) with higher values under shade. *Hyparrhenia rufa* was more digestible (74.9 ± 3.2%) than *M. maximus* (70.8 ± 4.2%) (p < 0.0001). Grasses under full sun received more photosynthetically active radiation (1286.2 ± 784.2 μmol m⁻² s⁻¹; p < 0.0001) than under shade (395.5 ± 340.7 μmol m⁻² s⁻¹) during all seasons, and had greater (P < 0.001) CO₂ assimilation rates during the rainy season (8.19 ± 6.9 μmol m⁻² s⁻¹) and thus produced more forage biomass (1283.5 ± 576.5 kg; p < 0.001) at this time than in the transition (943.6 ± 565.4 kg DM ha⁻¹). Shade from *V. pennatula* did not affect *M. maximus* biomass production. The rainy season defines the beginnings of higher biomass for both grasses. However, transition to the windy season has a positive effect on the nutritional quality of both grasses.

Key words: Silvopastoral system, Tree-grass association, Tropical grass, interaction, Biomass.

AGRADECIMIENTOS

Mi más sincero agradecimiento a cada una de las instituciones y personas que aportaron en mi formación profesional y académica, y a quienes de una manera u otra hicieron de esta etapa un agradable viaje.

A **Dios** por su luz y darme fortaleza.

Agradezco a cada uno de los mexicanos, que a través del **Consejo Nacional en Ciencia y Tecnología** (CONACyT) me otorgó el apoyo económico para realizar mis estudios de maestría.

Al **Colegio de Postgraduados, Campus Veracruz**, por permitirme realizar mis estudios y contribuir en mi formación ética, académica y personal.

Al **Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Ganadería Tropical** (CEIEGT) de la Universidad Autónoma de México, por permitirme realizar mi estancia académica, y hacer uso de sus instalaciones para el análisis de muestra del forraje.

A mi **Consejo Particular**: A los Drs. Catarino Ávila Reséndiz, Silvia López Ortiz, Jesús Jarillo Rodríguez, José Jesús Obrador Olán, por su apoyo y consejos para la realización del trabajo de tesis y su más sincera amistad.

A todos y cada uno de los académicos e investigadores del colegio de Postgraduados Campus Veracruz, por brindarme la confianza y aportar con sus conocimientos a mi formación profesional y humana.

A la Dra. Silvia López Ortiz, por su amistad, por el apoyo brindado durante mi formación y transferirme sus conocimientos, sin duda alguna he aprendido mucho de usted.

Al equipo de trabajo (Eleonora, Manuel, Sergio, Persia, Francisco, Eliseo, Maira) con quienes muchas veces compartimos días de trabajo, gracias por su amistad.

A la Dra. Luz Avendaño Yanez, por su apoyo, consejos y amistad.

Al Dr. Gustavo López Romero y familia, por brindarme su confianza y amistad.

Agradezco al Dr. Martín Mendoza Briseño, por sus observaciones y consejos siempre constructivos.

A Jorge Melchor, Francisco Yepes, Víctor Manuel Reyes y Dra. Alicia, por permitirme realizar los estudios de campo en sus predios y a todos los campesinos de la zona de lomeríos de Paso de Ovejas, Veracruz.

A todos mis compañeros de la generación (primavera 2014 -2015): Aurora, Vinicio, Gloria, Gustavo, Josué, Alín, Rosario, Goyo, Oliverio, María, Othón, José Luis, Cesar, Bety, Luis Moisés, Jazmín, Ariadna y Mario.

A quienes de una manera hicieron de esta estancia una aventura que nunca olvidare; Othón, Mary, Oliverio, Erick, Leo, Dany, Diana, Eleonora, Iván, Carmelo, Karla, Aldo, Luis Alfredo, Joeli, Ismael Quiroz. Gracias amigos.

A Max y a Vale por darme siempre ánimo, por sus consejos y por hacerme reír siempre....

A todos Gracias

DEDICATORIA

Dedico este esfuerzo a DIOS mi guía, a mi familia quienes siempre me han brindado su apoyo y consejos, y a cada una de las personas que a través de su amistad y confianza, me motivan día a día.

“El hombre encuentra a dios detrás de cada puerta que la ciencia logra abrir”.

Albert Einstein

CONTENIDO

	Página
1. INTRODUCCIÓN	1
2. MARCO TEÓRICO CONCEPTUAL	3
2.1 El hombre y su interacción con la naturaleza.....	3
2.2 Teoría de sistemas aplicada en la agricultura.....	3
2.3 Enfoque de agroecosistemas.....	4
2.4 Sistemas agroforestales.....	6
2.5 Sistemas silvopastoriles.....	7
2.6 Árboles dispersos en potreros.....	8
2.7 Interacción árbol – gramínea en sistema silvopastoril.....	9
2.8 Interacciones negativas.....	11
2.9 Interacciones positivas.....	13
3. MARCO REFERENCIAL	15
3.1 Factores edafoclimáticos que intervienen en el crecimiento y calidad nutritiva de las gramíneas	15
3.1.1 Precipitación.....	15
3.1.2 Temperatura.....	16
3.1.3 Radiación solar.....	17
3.1.4 Suelo.....	19
3.2 <i>Hyparrhenia rufa</i> (Ness) Stapf.....	20
3.3 <i>Megathyrsus maximus</i> [Jacq].....	22
3.4 <i>Vachellia pennatula</i> como un árbol multipropósito.....	24
4. SITUACIÓN PROBLEMÁTICA Y JUSTIFICACIÓN	26
5. HIPÓTESIS	28
5.1 Hipótesis general.....	28
5.2 Hipótesis particulares.....	28
6. OBJETIVOS	29
6.1 Objetivo general.....	29
6.2 Objetivos particulares.....	29
7. MATERIALES Y MÉTODOS	30

7.1 Localización geográfica del área de estudio.....	30
7.2 Descripción de sitios.....	32
7.3 Descripción del suelo.....	33
7.4 Árboles experimentales y puntos de muestreo.....	34
7.5 Procedimiento experimental.....	36
7.6 Variables y su medición.....	37
7.6.1 Condiciones de sombra y luz en los sitios.....	37
7.6.2 Fisiología de gramíneas.....	37
7.6.3 Biomasa y morfología de gramíneas.....	38
7.6.4 Calidad químico nutritiva de la biomasa forrajera.....	39
7.7 Análisis estadístico.....	40
8. RESULTADOS.....	41
8.1 Condiciones de sombra y luz en los sitios.....	41
8.2 Fisiología de gramíneas.....	41
8.3 Biomasa y morfología de gramíneas.....	43
8.4 Calidad químico nutritiva de la biomasa forrajera.....	46
9. DISCUSIÓN.....	48
10. CONCLUSIONES.....	52
11. RECOMENDACIONES.....	55
12. LITERATURA CITADA.....	56

ÍNDICE DE CUADROS

		Página
Cuadro 1.	Clasificación de las interacciones positivas y negativas y su mecanismo dentro de las comunidades ecológicas.....	11
Cuadro 2.	Características físico-químicas del suelo bajo condición de sol y sombra de <i>Vachellia pennatula</i> asociada con <i>Megathyrsus maximus</i> e <i>Hyparrhenia rufa</i> en los sitios de estudio.....	34
Cuadro 3.	Características dasométricas de los árboles experimentales de <i>Vachellia pennatula</i> en los sitios de estudio.....	35
Cuadro 4.	Radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en condiciones de sol y sombra de <i>Vachellia pennatula</i> , en tres épocas del año.....	41
Cuadro 5.	Tasa neta de asimilación de CO_2 (A_N) y conductancia estomática (g_s) en las gramíneas <i>Megathyrsus maximus</i> e <i>Hyparrhenia rufa</i> en condiciones de sol y sombra de <i>Vachellia pennatula</i>	42
Cuadro 6.	Biomasa forrajera total y biomasa de hoja de las gramíneas <i>Megathyrsus maximus</i> e <i>Hyparrhenia rufa</i> , en lluvias y transición a nortes.....	43
Cuadro 7.	Altura (cm) de las gramíneas <i>Megathyrsus maximus</i> e <i>Hyparrhenia rufa</i> en condiciones de sol y sombra de <i>Vachellia pennatula</i>	44
Cuadro 8.	Área foliar (cm^2/g) de las gramíneas <i>Hyparrhenia rufa</i> y <i>Megathyrsus maximus</i> , bajo condiciones de sol y sombra en época de lluvias y transición a nortes.....	45
Cuadro 9.	Longitud de hoja (cm) las gramíneas <i>Megathyrsus maximus</i> e <i>Hyparrhenia rufa</i> , bajo condiciones de sol y sombra, en época de lluvias y transición a nortes.....	45
Cuadro 10.	Fibra detergente neutra (FDN), Fibra detergente Acido (FDA) y Lignina de las gramíneas <i>Hyparrhenia rufa</i> y <i>Megathyrsus maximus</i> asociadas con <i>Vachellia pennatula</i> en época de lluvias y transición a nortes.....	46

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Interacciones entre los componentes que forman un sistema silvopastoril, destacando la interacción árbol – gramínea (adaptado de Pezo e Ibrahim, 1998).....	10
Figura 2. Pastizal de <i>Hyparrhenia rufa</i> en etapa de floración en época de transición a nortes.....	21
Figura 3. Macolla de <i>Megathyrus maximus</i> a 28 días de crecimiento.....	23
Figura 4. Vista de <i>Vachellia pennatula</i> asociada de manera natural con <i>Megathyrus maximus</i> , en época de lluvia.....	24
Figura 5. Ubicación del municipio Paso de Ovejas, Veracruz, México (INEGI, 2015).....	30
Figura 6. Precipitación y temperatura (lecturas cada 15 días) en la zona de estudio, durante un año (Septiembre 2014 a Septiembre 2015).....	31
Figura 7. Vista de la asociación de <i>Vachellia pennatula</i> y <i>Megathyrus maximus</i> (sitios a y b) e <i>Hyparrhenia rufa</i> (sitios c y d) en época de lluvias.....	33
Figura 8. Esquema de distribución de los puntos de muestreo bajo y fuera del dosel de cada árbol experimental.....	36

1. INTRODUCCIÓN

El uso y manejo de árboles y arbustos asociados con gramíneas en sistemas de producción ganadero ha tomado importancia e interés como una alternativa para mejorar la sostenibilidad de la ganadería de las zonas tropicales. Estos tipos de asociación brindan diversas ventajas en comparación con las gramíneas en monocultivo. La ventaja más importante es que los árboles crean micro condiciones bajo su copa que disminuyen la evaporación del agua; también mejora la fertilidad del suelo a través del aumento de hojarasca donde se acumulan nutrientes, mejorando indirectamente la cantidad y calidad del forraje; al mismo tiempo, el microclima generado por la sombra mejora el confort térmico del ganado (Renolfi y Fumagalli, 1998; Andrade *et al.*, 2008).

Los árboles y arbustos presentes en áreas de pastoreo son especies multipropósito que ofrecen diversos productos y servicios, como madera, postes, estacas, leña, frutos y alimento para el consumo humano y animal, artesanías, tinturas y medicinas. Una de las principales potencialidades a la que los productores le han dado peso, es la conservación, uso y manejo de árboles para la oferta de follaje y frutos forrajeros. Los árboles forrajeros representan una fuente alimenticia importante para el ganado, principalmente en la época de estiaje, además de incrementar la productividad de las pasturas, el valor nutritivo de las hojas y frutos de muchas especies (superior a la de las gramíneas) mejoran la calidad de la dieta del ganado (Murgueitio, 2005; Russo y Botero, 2005; Jiménez-Ferrer *et al.*, 2008). El total de especies forrajeras en los pastizales conforman la principal fuente de alimento que el ganado convierte en carne y leche, por lo que la diversidad mantiene en su total una composición química que complementa la dieta del ganado, proporcionando carbohidratos, proteínas, grasas, minerales, vitaminas y compuestos secundarios

que el ganado puede balancear en su dieta diaria; lo que garantiza mejor nivel nutricional, salud y bienestar (Provenza *et al.*, 2007; Sanderson *et al.*, 2007; Velázquez, 2008).

La variedad de condiciones edáficas, topográficas y climáticas favorecen la existencia de la gran diversidad de recursos forestales que México posee, y que tienen un gran potencial para implementarse en la ganadería, a pesar de eso, el uso y aprovechamiento de los árboles aun es limitado (Palma, 1997). Veracruz es uno de los estados con mayor diversidad de ecosistemas naturales, donde uno de los más representativos es la selva baja caducifolia, que se denomina así porque los árboles predominantes no sobrepasan los 15 m de altura y la mayoría de las especies en estas condiciones pierden sus hojas en la época seca. Estos ecosistemas son uno de los menos valorados y conocidos por sus múltiples funciones en la sociedad rural (Leyva, 2006). Actualmente, la selva baja se encuentra altamente fragmentada y en diferentes estadios de sucesión, predominando la vegetación de sucesión secundaria o acahual joven, la mayor parte del ecosistema se ha transformado a otros tipos de uso del suelo (Ezcurra, 2004; Leyva, 2006). La simplificación del paisaje ha ocasionado una disminución en la diversidad vegetal y animal (CCA, 1997). Paradójicamente, Veracruz también se rige como el primer productor nacional de ganado con un 70% de su territorio ocupado para este fin (Barrera, *et al.*, 1993), donde la principal fuente de alimentación del ganado es el consumo de gramíneas de alto valor nutritivo a través del pastoreo. Se ha observado que existen áreas de pastoreo con gramíneas resistentes a la época de estiaje como privilegio (*Megathyrsus maximus*) y jaragua (*Hyparrhenia rufa*). Frecuentemente, estas y otras especies de gramíneas están asociadas a árboles dispersos que surgen de manera espontánea como resultado de la sucesión secundaria y el manejo de los pastizales, dando paso a sistemas agro y silvopastoriles donde aún de manera no intencionada, los árboles brindan productos y servicios en los agroecosistemas (Bautista-Tolentino *et al.*, 2011). Una asociación

natural frecuente en suelos, climas subhúmedos y secos es gramíneas con árboles de *Vachellia pennatula* antes *Acacia pennatula* Schlecht. & Cham. Benth y conocida comúnmente en México como huizache, perteneciente a la familia de las fabáceas. *Vachellia pennatula* se reconoce como un árbol multipropósito que proporciona frutos (vainas) nutritivos y palatables para el ganado y pueden usarse para la engorda, como alimento principal o como suplemento para la época de estiaje. Son ricas en proteína y fibras (Cervantes-Marín *et al.* 2015). No obstante, por su facilidad de propagación, se ha considerado como una especie invasora y poco valorada (OFI-CATIE 2003). Sin embargo por su condición de leguminosa, tiene alto potencial para mejorar las condiciones de los suelos tropicales ocupados por gramíneas, mejorando la fertilidad del suelo e indirectamente el forraje que allí se produce. Actualmente se ha demostrado los beneficios de esta especie en ganadería por sus productos y servicios, que dan pauta para promover su permanencia en los pastizales bajo un enfoque agroecológico.

En búsqueda de nuevas alternativas de sistemas de producción ganaderos, que sean más sustentables, es necesario conocer las ventajas, desventajas y las interacciones de los árboles y gramíneas en áreas de pastoreo, convertir el conocimiento adquirido en una herramienta eficaz en el uso y manejo de los árboles tomando en cuenta la función principal del árbol al proveer servicios ecosistémicos, ambientales y económicos.

2. MARCO TEÓRICO CONCEPTUAL

En este capítulo se describe y analiza la teoría y los principales conceptos en los que se aborda y sustenta la presente investigación.

2.1 El hombre y su interacción con la naturaleza

A lo largo de la historia, el hombre ha mantenido una estrecha relación con el ambiente que lo rodea y los recursos naturales. A partir de que el hombre cambia de un ser nómada a un ser pensante y sedentario, es cuando se establece un vínculo más estrecho con la naturaleza, y fue a través de la observación y de sus experiencias a lo largo de los años que llegó a establecer prácticas formales en el manejo de sus cultivos y sus rebaños (Granados y Florencia, 1996) y desarrollar la agricultura y la domesticación de los animales. La experiencia obtenida se fue fijando como conocimiento empírico transformando un mundo antiguo en un mundo contemporáneo, en donde las herramientas pasaron de ser de piedra a acero. Estos eventos llevaron al ser humano a buscar formas de sobrevivir, de extraer y generar su propio alimento de los diversos ecosistemas que lo rodeaban, llegando a modificar y transformar diversos productos como vegetales, fibras, carne y leche, entre otros. El ser humano dio inicio a la transformación de la naturaleza, transformando a sí mismo su estilo de vida y su entorno (Cervantes, 2006).

2.2 Teoría de sistemas aplicada en la agricultura

Se entiende como “sistema” al conjunto de elementos que se encuentran interactuando entre sí, con un objetivo o fin. El primero en definir e introducir el enfoque de sistemas fue el biólogo Ludwig Von Bertalanffy (1976), y ha sido utilizado para el estudio de sistemas complejos y entender diversos fenómenos y procesos que se dan en la naturaleza, el hombre y su entorno. La

complejidad de los sistemas se dá cuando la respuesta de los elementos en interacción es distinta o diversa, los cuales son definidos como sistemas abiertos; estos se caracterizan por tener interacciones bióticas y abióticas y presentan relaciones de intercambio con el medio ambiente a través de entradas y salidas.

La agricultura y la ganadería como actividades humanas pueden ser analizadas bajo este enfoque estudiando sus componentes, sus entradas y salida, y su funcionamiento en relación a un tomador de decisiones que es el agricultor o ganadero. Sin embargo, para entender el funcionamiento de un sistema como un “todo” es necesario el estudio de cada una de sus partes (componentes) y sus interacciones con otros sistemas.

Actualmente la producción de alimentos y los procesos agrícolas han evolucionado y por consiguiente la necesidad de utilizar el enfoque de sistemas como un método que permita eficientizar los recursos naturales, humanos, materiales y económicos de forma sustentable. Diversos autores (Hernández X, 1977; Conway, 1985; Hart, 1985;), han estudiado los sistemas agrícolas desde distintas concepciones, bajo el enfoque de sistemas para diseñarlos, mejorarlos y optimizarlos con el objetivo de aumentar la productividad y consecuentemente la calidad y bienestar de quien los maneja.

2.3 Enfoque de Agroecosistemas

El concepto de agroecosistema (AES) ha sido propuesto y discutido por varios autores desde distintas corrientes filosóficas, con respecto a la agricultura. Su definición tiene sus raíces en la conceptualización de la agricultura como una superficie de suelo agrícola, en la que hay procesos ecológicos, cadenas tróficas, ciclo de nutrientes, diferentes estructuras vegetales y animales. Estos procesos a su vez representan un valor importante tanto ecológico, biológico y estético, que al ser

transformados por el hombre con el fin de satisfacer sus necesidades, se les adhiere un valor eminentemente social y económico. En la búsqueda por establecer una racionalidad más ecológica en los sistemas de producción agropecuaria, es necesario generar conocimiento basado en los principios ecológicos básicos, para estudiar, diseñar y manejar agroecosistemas que sean productivos y conserven los recursos naturales, y a su vez sean culturalmente sensibles, socialmente justos y económicamente viables (Altieri, 1999).

Hart (1985) ubica al Agroecosistemas en un plano de interacciones ecológicas y lo define como un sistema o unidad formado por una comunidad biótica que incluye por lo menos un cultivo y el medio físico con el cual interactúa regulando entradas (energía y materiales) que producen salidas (biomasa). Además el agroecosistema para su estudio puede ser subdividido en subsistemas (suelo, malezas, plagas, enfermedades y cultivos).

Ruiz (1995) define al agroecosistema como la unidad de estudio donde se desarrolla la actividad agrícola, pecuaria, forestal, acuícola o su combinación e inciden factores económicos, sociales y ecológicos para la obtención de alimento y otros satisfactores que la sociedad demanda a través del tiempo. De acuerdo a lo anterior, para estudiar, entender y analizar el agroecosistema es necesario tener presentes los diversos planos en donde pueda desarrollarse, ya sea dentro de las interacciones ecológicas, ambientales, económicas, sociales y culturales. Sin dejar a un lado las fuerzas internas (acciones del productor, microambiente, etc.) o externas (mercado, demanda, políticas etc.) que puedan influir en su transformación (Hernández X. ,1977).

Entonces, desde un enfoque ecosistémico podemos entender al agroecosistema como “un área de estudio que está sujeta a diversas modificaciones por el tomador de decisiones y que estas afectan a los componentes bióticos y abióticos; dichas decisiones están relacionadas con factores

ecológicos, socioeconómicos, políticos y culturales”. Estas modificaciones son intencionadas con el fin de producir alimentos basadas en la agricultura y/o la ganadería; y es en esta última donde el productor muestra su interés en la producción de biomasa vegetal para la producción de alimento para el ganado.

Sin embargo, los sitios o áreas donde el hombre modifica con intención, la naturaleza misma ofrece una respuesta de recuperación actualmente definida como proceso de sucesión natural; surgiendo como respuesta diversidad de especies de gramíneas, árboles y arbustos, formando asociaciones de manera natural. Este proceso muchas veces va de la mano con las actividades que realiza el productor al proporcionándole beneficios para la obtención de materias primas, biomasa, frutos, carne y leche. Este proceso de sucesión natural aunado al manejo del suelo da como resultado una composición agrícola, forestal y pecuaria en el mismo espacio y dentro de cual los agroecosistemas están inmersos; este involucra diversas tecnologías de manejo forestal y pecuario con la finalidad de hacer más eficiente el uso del suelo (SAF; Torquebiau, 2000). Es así como el estudio de las “interacciones ecológicas” entre árboles, gramíneas y suelo en los sistemas de producción agropecuarios permitirá generar información para mejorar el manejo y funcionamiento de los subsistemas de crianza animal y manejo de cultivos forrajeros dentro de los agroecosistemas.

2.4 Sistemas agroforestales

Los sistemas agroforestales son formas de cultivo donde se combinan árboles, cultivos y/o animales, los cuales interactúan biológicamente, mejorando el uso del espacio vertical y horizontal (Farrell y Altieri, 1999; Navia 2000). La presencia de árboles y/o arbustos en los sistemas de producción agropecuaria representa beneficios ecológicos para las parcelas por las diversas

interacciones biológicas, ecológicas y económicas que se dan (Nair, 1985; Somarriba, 1990; Aguilar-Luna *et al.*, 2011).

Los sistemas agroforestales tienen como objetivo diversificar y optimizar la producción, y esto se logra a través de la asociación de árboles con cultivos, que juntos ofrecen diversos servicios ecosistémicos, aumenta los niveles de materia orgánica en el suelo, fijan nitrógeno atmosférico modificando los ciclos de nutrientes y el microclima del suelo. Además provén servicios ambientales ya que evitan la erosión de los suelos, capturan carbono y retienen la humedad del suelo, regulando el ciclo del agua. Todo esto, permite que se mejore la producción de biomasa por unidad de suelo.

Los sistemas agroforestales se han clasificado en diversos criterios, siendo utilizada comúnmente su estructura, composición y distribución de los componentes; en el espacio y en el tiempo tomando en cuenta su función, su escala socioeconómica y distribución ecológica (Nair, 1985; Farrell y Altieri, 1999). Así, por el tipo de componentes que lo integran, dentro de los sistemas agroforestales podemos encontrar a los sistemas silvopastoriles, los cuales juegan un papel importante en busca de mejorar la sostenibilidad de la actividad ganadera. El estudio de los sistemas agroforestales, cae en el ámbito de la agroforestería como disciplina que complementa el estudio y la práctica de cultivar el suelo integrando vegetación leñosa en los agroecosistemas.

2.5 Sistemas silvopastoriles

Los sistemas silvopastoriles (SSP) son un arreglo agroforestal que combina los principios de la agricultura, la ganadería y la silvicultura para aumentar la productividad de la tierra, con el fin de producir ganado, forraje y frutos entre otros (Velez y Moreno, 1993; Santana *et al.*, 1999; da Veiga, 2001; Russo y Botero, 2005). Los SSP son la asociación de árboles o arbustos con gramíneas y

ganado que se combinan deliberadamente en la misma unidad de suelo donde se dan interacciones tanto biológicas, ecológicas y económicas entre sus componentes (Young, 1987, Mahecha, 2002; Karki y Goodman, 2010).

Los sistemas silvopastoriles incluyen una gran diversidad de especies arbóreas y arbustivas con distintas formas de manejo y arreglo espacial, de las cuales se pueden identificar los sistemas intensivos y los extensivos. Los sistemas intensivos son asociaciones de pastos mejorados con altas densidades de árboles/arbustos forrajeros, arriba de 10,000 plantas ha¹ (Murgueitio y Solorio, 2008); algunos arreglos de este tipo son los bancos de proteína, en los que el follaje de las especies arbóreas se cosecha periódicamente y se ofrece a los animales de forma controladas; también se encuentran los cercos vivos y barreras rompe vientos en donde los árboles se dejan crecer a las orillas, divisiones o linderos de los potreros, su finalidad puede ser forraje, leña, postes o sombra entre otros usos (Nair, 1997). Por otro lado los sistemas extensivos son aquellos donde el ramoneo o consumo del follaje (hojas y brotes tiernos), frutos y vainas, se hace directamente de los árboles o arbustos, se encuentran dispersos o agregados y los animales ramonean directamente. En estos sistemas los arboles tienen diferentes funciones de las cuales se encuentran producción de madera, leña, frutas, vainas y sombra para el ganado, entre otros usos domésticos (Nair, 1997).

2.6 Árboles dispersos en potreros

Los arboles dispersos en potreros son aquellos que se encuentran distribuidos en los sitios de pastoreo y regularmente surgen de manera espontánea por sucesión secundaria o en ocasiones porque el productor los ha plantado o los deja crecer deliberadamente dentro del área ganadera. Muchos de los árboles dispersos son especies con alto valor cultural (Camacho, 2016) y su utilidad puede ser diversa ya sea como madera, leña, postes, medicinales o fabricación de artesanías entre

otros usos domésticos (Camacho *et al.*, 1999; Gómez *et al.*, 2002; Palma, 2005; Villa-Herrera *et al.*, 2009). Otra de las razones por las cuales el productor decide conservar, dar uso y manejo a los árboles dispersos en sus parcelas es obtener beneficios y servicios que ofrecen como lo es la sombra que genera un microclima que favorece el crecimiento y desarrollo de la vegetación herbácea bajo su dosel.

Los árboles dispersos en áreas ganaderas o en cultivos se encuentran generalmente distribuidos en zonas tropicales húmedas, subhúmedas, semiáridas y áridas (Musálem, 2002). El manejo de árboles dispersos en potreros es una práctica común por los productores, existe poca información sobre ellos. Bautista-Tolentino *et al.* (2012) reportó la presencia de especies arbóreas distribuidas en áreas de pastoreo y cultivo de la selva baja caducifolia como: *Acacia cochliacantha*, *Guasuma ulmifolia*, *Caesalpinia cacalaco*, *Tabebuia crhysantha*, *Senna atomaria* *Vachellia pennatula*, *Chlorophora tinctoria*, *Chloroleucon mangense* y *Dalea carthagenensis*.

2.7 Interacción árbol-gramínea en sistema silvopastoril

El significado literal de "interacción" es la acción recíproca o influencia entre un organismo y otro, dentro de un mismo ambiente o espacio (Panjab y Upadhyaya, 2001). Se pueden encontrar diferentes interrelaciones dentro de las comunidades ecológicas, como las interacciones animal-animal, planta-animal y planta-planta. En las interacciones planta-planta que es el tema que se aborda en la presente investigación podemos encontrar que las interacciones pueden ser de competencia o facilitación, y se reconocen como factores principales en la restructuración de las comunidades vegetales (Kitzberger *et al.*, 2000); como se muestra en el Cuadro 1.

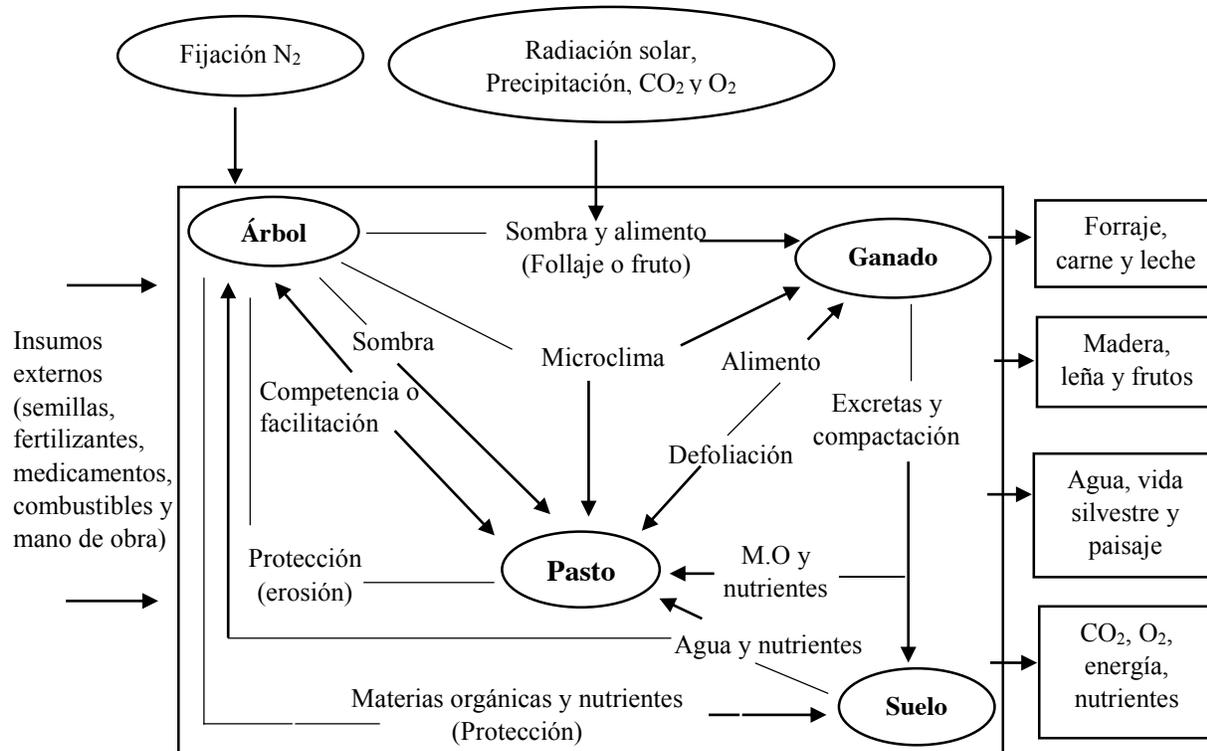


Figura 1. Interacciones entre los componentes que forman un sistema silvopastoril, destacando la interacción árbol – gramínea (adaptado de Pezo e Ibrahim, 1998).

Las interacciones entre los componentes en un sistema silvopastoril son variadas y están en función de distintos factores tales como las condiciones ambientales y el estado de desarrollo de los componentes (Farrell y Altieri, 1999; Navia, 2000; Agnusdei *et al.*, 2001). La magnitud de las interacciones entre las leñosas y gramíneas (interespecífica) así, como la que se da entre individuos de la misma especie (intraespecífica) está medida por la disponibilidad de los factores de crecimiento (luz, agua y nutrientes) en el medio donde se desarrollan. También se encuentran relacionados con los requerimientos específicos y características morfológicas de los componentes; la población de las plantas, su distribución y arreglo espacial, así como al manejo al que se encuentran sometidos (Pezo e Ibrahim, 1998). El sentido de la interacción entre los componentes de los sistemas agroforestales depende de las especies asociadas, las condiciones climáticas, el

suelo, y el manejo del sistema (Ojeda *et al.*, 2003); y estas pueden ser negativas o positivas (Cuadro 1).

Cuadro 1. Clasificación de las interacciones positivas y negativas y su mecanismo dentro de las comunidades ecológicas.

Interacciones positivas	Mecanismo	Interacciones negativas	Mecanismo
Mutualismo	Ambos organismos son beneficiados	Depredación	Uno de los organismos resulta beneficiado y el otro perjudicado
Comensalismo	Un organismo es beneficiado y el otro no es beneficiado ni perjudicado	Parasitismo	Un organismos resulta perjudicado y en el otro resulta neutra
Proto-cooperación	Asociación en que ambos organismos se benefician	Competencia	Ambos organismos se perjudican

Modificado de Curtis y Barnes (2004)

2.8 Interacciones negativas

La competencia ocurre cuando dos o más organismos se encuentran asociados y sus capacidades de desarrollo y sobrevivencia, de uno o de ambos se ven reducidos; además, estos se encuentran mediados por los factores como luz, agua y nutrientes y pueden encontrarse en condiciones limitadas en el mismo tiempo y espacio. La competencia entre organismos vegetales ha sido definida como la principal fuerza estructuradora de las comunidades de plantas y puede darse

tanto en la parte aérea de las plantas, como en el suelo de forma subterránea (Schenk, 2006; Casanova *et al.*, 2007).

La competencia aérea entre plantas, árboles y arbustos se encuentra asociada principalmente a la presencia de luz, ya que las plantas requieren de este recurso para su desarrollo morfológico y fisiológico. La competencia aérea aumenta cuando las plantas se encuentran asociadas, y se da aun entre hojas de la misma planta (Ludwig *et al.*, 2004). En el caso de la competencia entre árboles, la cantidad de luz interceptada por la copa de los árboles está condicionada por la especie arbórea, la edad, fenología y la propia arquitectura de la copa (Sibbald y Sinclair, 1990); teniendo un efecto sobre el crecimiento, morfología y fisiología de las de las gramíneas que crecen bajo el dosel.

Las respuestas de las gramíneas a condiciones de luz limitada pueden ser diversas ya que deben mantener un balance de carbono que requieren para la producción y expansión de las hojas (Salisbury y Ross, 1994; Lemaire, 2000). Generalmente, las hojas bajo sombra tienen una apariencia alargada y delgada a diferencias a las de crecimiento en pleno sol; y por consecuencia su tasa de asimilación de CO₂ es baja. Por otra parte, las hojas que crecen a pleno sol son más gruesas y con mayor contenido de nitrógeno que es utilizado para la formación de enzimas fotosintéticas, con la cual adquieren mayor capacidad de asimilación de CO₂ (Durr y Rangel, 2000; Lemaire, 2000; Guenni *et al.*, 2008). La restricción de luz reduce los procesos fotosintéticos y como resultado retarda la maduración del tejido, la degradación de los cloroplastos y este proceso retarda la senescencia de las gramíneas y mantiene mayor calidad nutritiva (Denium *et al.*, 1996; Guenni *et al.*, 2008; Obispo *et al.*, 2008). La producción y la calidad nutritiva de las gramíneas están en función de la disponibilidad de luz, cuando la humedad, la temperatura y los nutrientes no son limitados. Generalmente, las gramíneas tropicales son de tipo C₄, que tienen capacidad limitada de tolerancia a la sombra. Sin embargo, se ha reportado que la sombra de los árboles

beneficia a algunas especies aumentando el contenido de proteína cruda y la digestibilidad de las gramíneas, esto se deba a la mayor disponibilidad de nitrógeno en el suelo que favorece el desarrollo y crecimiento de las gramíneas.

Los componentes vegetales a través de sus raíces toman los recursos que requieren de distintos estratos del suelo, buscando la manera que estas no se traslapen o reduzca al mínimo de competencia (Casanova *et al.*, 2007; Fernández *et al.*, 2008). De acuerdo a la literatura, las raíces de las plantas pueden distribuirse de manera horizontal y vertical (dependiendo de la especie); los árboles tienen raíces con mayor capacidad para extraer los recursos de humedad y nutrientes a mayor profundidad del suelo, mientras que las gramíneas se encuentran limitadas a poseer raíces poco profundas y por lo cual solo puede obtener los recursos de la parte superficial del suelo (Moreno *et al.*, 2005a; Casanova *et al.*, 2007).

2.9 Interacciones positivas

La facilitación es un término que también ha sido estudiado y descrito, especialmente en las condiciones extremas como climas áridos y semiáridos (Callaway, 1995; Maestre *et al.*, 2003). La facilitación es un proceso en el que al menos uno de los componentes se beneficia y el otro no es dañado (Verdú y Valiente-Banuet, 2008). Una planta nodriza, mejora las condiciones del microclima bajo su dosel permitiendo así el establecimiento de otras especies (Barnes y Archer, 1999; Kitzberger *et al.*, 2000).

Así la planta nodriza facilita la existencia de otras, debido a que mejora el ambiente en el que se desarrollan, al generarle sombra, más humedad o materia orgánica. Las nodrizas están manteniendo el nicho de regeneración de las plantas, es decir, están imitando debajo de su copa el microclima que necesitan las plantas que se benefician (Verdú y Valiente-Banuet, 2008).

Otra hipótesis que se ha planteado es que, además de la facilitación filogenéticamente estructurada existe otra que se desarrolla en el suelo por la de micorrizas. Las micorrizas son hongos que se asocian a las raíces de las plantas, y se conectan entre sí dando lugar a una red y conexiones entre las diferentes especies que forman la comunidad. De esta manera se produce una simbiosis entre las plantas y las micorrizas. Estos hongos no tienen la capacidad de fotosintetizar y necesitan que las plantas les aporten nutrientes. Por otra parte, las micorrizas aportan a las plantas ciertas sustancias químicas e incluso pueden incrementar la superficie de sus raíces, aumentando también la cantidad de nutrientes que pueden adsorber. “Estas conexiones de micorrizas junto a las redes de facilitación podrían contribuir de forma conjunta a la supervivencia de las especies de una comunidad de plantas (Verdú y Valiente-Banuet, 2008).

El efecto de facilitación en SSP, puede suceder y la facilitación se incrementa en zonas más secas o en la época de estiaje. Las copas de árboles mantienen una temperatura menor bajo su sombra que en condiciones abiertas, generando un microclima que permite la conservación del forraje por más tiempo (Shelton *et al.*, 1991).

3. MARCO REFERENCIAL

3.1 Factores edafoclimáticos que intervienen en el crecimiento y calidad nutritiva de las gramíneas.

Las gramíneas tropicales poseen características morfológicas y fisiológicas que les permiten adaptarse al ambiente específico donde crecen. Sin embargo, cuando se someten a cambios climáticos como la precipitación, la temperatura y cantidad de luz que reciben, experimentan modificaciones en su morfología, fisiología, rendimiento y calidad nutritiva. El clima influyen de manera directa o indirectamente en los procesos fundamentales de las plantas como la fotosíntesis y la respiración (Del Pozo, 2004; Pimienta-Barrios *et al.*, 2006).

3.1.1 Precipitación

El agua es un constituyente esencial en las células de las plantas, ya que es de vital importancia en casi todos los procesos metabólicos; además, se requiere para el mantenimiento de la presión de turgencia, la difusión de solutos en las células y suministra el hidrógeno y oxígeno que están involucrados durante el proceso fotosintético (Lösch, 1995, Crespo y Fraga, 2006). Por lo tanto, el volumen, la frecuencia e intensidad de la precipitación y su distribución a través del año, determina el desarrollo de las gramíneas, ejerciendo efectos notables en el crecimiento y calidad nutritiva.

El exceso o déficit de agua pueden provocar estrés hídrico en el cultivo de gramíneas y se encuentra relacionado con las características físicas o tipo de suelo. El estrés hídrico por exceso de agua ocurre cuando los suelos no tienen la capacidad de drenar el agua caída durante la estación lluviosa o en las regiones donde las precipitaciones son altas durante todo el año, su efecto fundamental

radica en que causa anoxia en las raíces, afectando su respiración aeróbica, absorción de minerales y agua (Baruch y Fisher, 1991).

El estrés por sequía es común en las regiones tropicales, afecta el comportamiento fisiológico y morfológico de las plantas y la cual se modifica para disminuir la pérdida de agua y optimizar su consumo. El efecto de déficit de humedad en las plantas depende de su intensidad y el estado de crecimiento de la planta; los síntomas incluyen reducción de la expansión celular motivada por una disminución en la presión de turgencia, cierre estomático, disminución de la transpiración y, por ende, disminución de la fotosíntesis y la respiración (Del Pozo, 2004). Actualmente, el estrés hídrico sigue siendo uno de los principales problemas en la producción de forraje, por lo que diversos estudios han evaluado diversa especies y material genético de gramíneas bajo distintos grados de estrés.

Guenni *et al.*, (2006) evaluaron la respuesta de cinco especies del género *Brachiaria* (*B. brizantha*, *B. mutica*, *B. humidicola*, *B. decumbens* y *B. dictyoneura*) al estrés hídrico, y observaron que la evasión al déficit fue distinto entre especies; *B. mutica* mostró una marcada respuesta evasiva a través de un sistema radical profundo que le permitió optimizar la extracción de humedad del suelo, mientras que *B. decumbens* y *B. brizantha* tuvieron un patrón de humedad restringido a los primeros 30 cm de profundidad. Sin embargo, su respuesta de evasión al déficit de agua fue a través del cierre de estomas y menor producción de biomasa.

3.1.2 Temperatura

La temperatura es un factor importante para los procesos bioquímicos y fisiológicos de las gramíneas, y se relaciona con la síntesis, el transporte y la degradación de moléculas en las plantas.

De acuerdo con Pollock (1990) el óptimo fotosintético de las gramíneas tropicales se encuentra

entre los 35 y 39 °C; cuando las temperaturas oscilan por encima del óptimo, el crecimiento se reduce sustancialmente debido a que la actividad fotosintética disminuye por inactivación enzimática y por el incremento de la demanda respiratoria (respiración y foto respiración). Bajo estas condiciones, la tasa de transpiración aumenta y se crea un balance hídrico negativo que reduce la expansión celular y por consiguiente, el crecimiento (Del Pozo, 2004). Además las temperaturas por debajo de 15 °C incrementan durante el crecimiento de las gramíneas, los asimilados formados se acumulan gradualmente en los cloroplastos y pueden afectar la tasa de asimilación y la translocación de metabolitos hasta provocar daños negativos a los pastizales (Baruch y Fisher, 1991).

Estrada (2004) evaluó el efecto de la temperatura en la producción y la calidad nutritiva de las gramíneas tropicales *Panicum máximum*, *Digitaria eriantha* y *B. híbrido cv mulato*; establecidas en tres elevaciones (25, 800 y 1650 msnm) con distintas temperaturas (29 °C para la primera, 24 °C en la segunda y 18.4 °C en la tercera elevación). Observaron que la materia seca en las tres gramíneas disminuyó conforme aumentó la altura sobre el nivel del mar con menor temperatura; sin embargo, mejoraron en su contenido de proteína cruda y FDN.

3.1.3 Radiación solar

La radiación solar se encuentra estrechamente relacionada con procesos fisiológicos fundamentales, vinculados con el crecimiento, los cambios morfológicos y fisiológicos que experimentan las gramíneas a través de su desarrollo (Valladares 2006; Blanco, 2010). En la asociación de árboles y gramíneas, la cantidad y calidad de luz que llega al estrato herbáceo están relacionados con la densidad del follaje; pues este altera la calidad de la luz que incide sobre las hojas provocando variaciones en las respuestas morfológicas de las gramíneas a lo largo de su

ciclo de crecimiento, estas variaciones se manifiestan de forma diferente dependiendo de la especie de planta; los rasgos fundamentales son: tasa de aparición, elongación y el tamaño final de los órganos, tasa de senescencia, altura de la planta, aparición de hojas (Sinoquet y Caldwell, 1995); y consecuentemente modifica algunas de las características estructurales tales como la densidad y tamaño de las macollas (Colabelli, *et al.*, 1998). Por otra parte la intensidad lumínica también ejerce su influencia en otros procesos metabólicos de la planta que determinan su composición química, el aumento en la intensidad de la luz, favorece los procesos de síntesis y acumulación de carbohidratos solubles en la planta, mostrando un comportamiento inverso con el resto de los constituyentes solubles y estructurales, siempre que otros factores no sean limitantes (Del Pozo, 2004).

La luz es el recurso por el cual la mayoría de las gramíneas compiten a nivel aéreo, cuando estas se encuentran asociadas con otras especies. Esta competencia por el recurso luz modifica la morfología y la fisiología de las gramíneas y consecuentemente la producción de biomasa. Por ejemplo, Guevara-Escobar *et al.* (2012) reportaron una disminución del 75 % de luz de una plantación de Eucalipto asociado con grama Rhodes; el dosel provocó disminución en la tasa de crecimiento y acumulación de materia seca, en comparación con el monocultivo sin cobertura. Ese mismo año Carrilho *et al.* (2012) evaluaron el comportamiento vegetativo y reproductivo de *Brachiaria decumbens* cv. Basilisk bajo diferentes niveles de sombra (30 y 50 %) y en pleno sol. La producción de biomasa fue similar entre los niveles de sombreo, sin embargo, disminuyó 25.5 % con relación a la producción en pleno sol; por otra parte tuvo mayor altura (72.80 cm) y área foliar (111.62 cm² /g), bajo 50 % de sombra.

En un SSP con Samán, Hernández *et al.* (2007) evaluó la interceptación y uso de luz en gramíneas del género *D. swazilandensis* y *U. arrecta*; observaron que la cantidad de luz incidente bajo la

cobertura del samán fue del 49 %, hasta de 65 % en época seca, debido a la pérdida parcial del follaje. Este cambio en la intercepción de luz modificó la biomasa forrajera de las gramíneas, *D. swazilandensis* produjo mejores rendimientos bajo sombra y *U. arrecta* en sol.

3.1.4 Suelo

El suelo es otro factor importante en el crecimiento y calidad nutritiva de las gramíneas, ya que las plantas toman el agua y los nutrientes del suelo. La calidad y la cantidad de éstos nutrientes dependerán de la concentración de los mismos y del agua. Entre más crezcan las gramíneas, más nutrientes obtendrán del suelo, entonces éstos nutrientes deberán ser restituidos, ya sea por excreciones de animales, aportación de materia orgánica de especies arbóreas y fijadoras de nitrógeno o por fertilización inorgánica (Craswell *et al.*, 2004). La fertilidad del suelo es uno de los principales problemas a los que se enfrentan los sistemas de producción agropecuarios; y se encuentra estrechamente relacionada con un balance negativo de nutrimentos en el suelo y la extracción continua sin retribución. Es decir, la diferencia entre las entradas y salidas de nutrientes de un sistema, es negativo en casi todos los sistemas de producción actuales tradicionales (Powell *et al.*, 2004).

La importancia de la fertilidad del suelo se debe al efecto que tiene en la nutrición de las gramíneas, debido a que el nitrógeno (N_2) contenido en el suelo está estrechamente relacionado con la dinámica de la producción de biomasa aérea, a través de la tasa de aparición de hojas, elongación foliar, aparición de nuevos tallos y macollos y senescencia de los órganos en las gramíneas (Cruz y Boval, 2000). Con base en lo anterior se han planteado diversas estrategias que mejoren la fertilidad del suelo de los pastizales y sistemas dedicados al pastoreo, dentro de las cuales destaca

la integración de árboles y arbustos fijadores de nitrógeno (leguminosas) en áreas dedicadas al pastoreo (Carvalho *et al.*, 2000).

Camacaro *et al.* (2004) evaluó la fijación de nitrógeno de *Leucaena leucocephala*, *Gliricidia sepium* y *Albizia lebbek* y su transferencia a una pastura mixta asociada (*Cynodon dactylon* x *Digitaria swazilandensis*). *L. leucocephala* y *G. sepium* mostraron capacidad de fijar altas tasas de N₂, mientras que *A. lebbek* cedió la mayor cantidad de N₂ teniendo un efecto positivo en la producción de la biomasa forrajera; lo que indicó que es posible reemplazar la fertilización nitrogenada de gramíneas con las leguminosas asociadas.

Mahecha *et al.* (2000) compararon dos sistemas agrosilvopastoriles (*Cynodon plectostachyus* + leucaena + *Prosopis juniflora*) y (pasto estrella + algarrobo) con pasto estrella en monocultivo, y observaron que a profundidades 0-10 y 10-20 cm los contenidos de N y materia orgánica (MO) fueron más altos en los sistemas asociados con árboles y leguminosas y bajos en el suelo con pasto estrella en monocultivo.

3.2 *Hyparrhenia rufa* (Ness) Stapf

Hyparrhenia rufa (Jaragua) es una gramínea perenne de origen africano, su crecimiento es de forma amacollado con tallos delgados y pueden llegar hasta 2.5 metros de altura, presenta hojas finas de color verde oscuro de 30 a 60 centímetros de largo y de 2 a 8 milímetros de ancho, con puntas rojizas (Clayton, *et al.*, 2006); sus sistema radical es abundante con ramificaciones y raíces delgadas. Su inflorescencia es una panoja de 30 a 80 centímetros de largo y su semilla presenta una cubierta algodonosa de color café y una arista delgada, suave y encorvada del mismo color (Clayton *et al.*, 2006).

Este pasto se desarrolla en zonas donde la precipitación anual oscila entre 600 a 1400 mm (FAO, 2011) y es tolerante a épocas de estiaje y a encharcamiento e inundación temporal (Quattrocchi, 2006). Esta gramínea se encuentra en campos abiertos de luz intensa, encontrándose generalmente en praderas, orillas de carreteras y áreas de origen volcánico, es de fácil propagación, soporta la quema y puede establecerse en suelos de baja fertilidad, delgados, talpetatosos y pedregosos (Enriquez *et al.*, 2011).

El pasto jaragua es utilizado como pasto nativo, heno o ensilaje en África y América Latina para la producción de carne y leche (FAO, 2011; Ecocrop, 2015). Para su utilización como heno y ensilado se recomienda cortar antes de la floración a una altura de 60 o 70 cm (FAO, 2011); aunque la fermentación es lenta, la calidad del ensilaje es buena (FAO, 2011). Otra forma de utilización del forraje es a través de la fabricación de pasta para papel (Quattrocchi, 2006). Los rendimientos de materia seca oscilan entre 4.5 y 19 t/ha⁻¹ año⁻¹.



Figura 2. Pastizal de *Hyparrhenia rufa* en etapa de floración en época de transición a nortes.

La calidad nutritiva en el pasto Jaragua varían dentro de un amplio rango, y el contenido de proteína cruda por lo general es de 3 a 15 % (Daubenmire *et al.*, 1972, citado por Bogdan 1997); sin embargo, se reportan altos contenidos de proteína cruda 7.4 % en pastizales naturales de *H. rufa*, pero en época de secas puede disminuir hasta 1.4 %. Como en la mayoría de los pastos, los contenidos de proteína van de acuerdo a la madurez fisiológica de la planta. En Brasil, el porcentaje de pasto jaragua en la composición botánica de las pasturas tropicales naturales, varía en función a la época del año. Aumenta desde la primavera 4%, otoño un 14 % y disminuye un 8% en época de invierno. El ganado bovino en pastoreo en área de pasturas naturales, seleccionan más el pasto jaragua en época de lluvia que en la estación seca (Nascimento *et al.*, 1995); incluso cuando solo representa menos del 2% es muy bien consumido por los animales y puede representar un 30 % de la ingesta en ciertos periodos (Rodríguez *et al.*, 1979).

3.3 *Megathyrsus maximus* [Jacq]

Megathyrsus maximus [Jacq]. B.K. Simon & S.W.L. Jacobs] antes: *Panicum maximun* Jacq. También conocido comúnmente como Privilegio, es un pasto nativo de origen africano particularmente de África Tropical y Subtropical, y fue introducido al continente americano en el siglo XVII. En México se encuentra ampliamente distribuido, presentando alturas de más de 2 metros. Sus hojas tienen forma de lanza de 15 a 100 centímetros de longitud por 3.5 de ancho, sus tallos son erectos y su inflorescencia es una panícula de 15 a 60 centímetros de longitud por 25 centímetros de ancho y de semilla fértil, de forma elíptica de aproximadamente 2 milímetros de longitud (Enriquez *et al.*, 2011). Esta gramínea se desarrolla en climas cálidos y con suelos bien drenados, húmedos y fértiles; además es tolerante a la época seca y se adapta muy bien al ser asociado con leguminosas (Cook *et al.*, 2005).



Figura 3. Macolla de *Megathyrsus maximus* a 28 días de crecimiento.

La importancia de esta especie recae en su uso, pues se utiliza principalmente para pastoreo y se encuentra con un óptimo desarrollo a los 28 días. Además el forraje de esta gramínea es adecuado para los sistemas de corte y acarreo, así como para la elaboración de silo (Babayemi *et al.*, 2009). Este es considerado como un forraje con alto valor nutritivo ya que presenta una alta relación hoja/tallo (Enriquez *et al.*, 2011). Otra de las ventajas que presenta es que no reduce su calidad nutritiva y digestibilidad significativamente en épocas críticas, contrariamente a otros pastos, no se lignifica, además de ser tolerante a la sombra de los árboles y la quema. Se ha demostrado que bajo condición de sombra su comportamiento nutricional mejora alcanzado niveles de digestibilidad entre 62.2 a 65.9 % (Obispo *et al.*, 2008). Bautista-Tolentino *et al.* (2011) reportaron para la misma zona de estudio que el rendimiento de materia seca de *M. maximus* bajo la sombra de *G. sepium* fue de 4672.3 kg MS ha⁻¹ en la época de lluvias; mientras que Medinilla-Salinas *et al.* (2013) reportó 4479.5 kg MS ha⁻¹ en la misma época.

3.4 *Vachellia pennatula* como un árbol multipropósito

Vachellia pennatula antes *Acacia pennatula* (schlecht y cham.) Benth. (leguminosae, mimosoideae) es miembro de un grupo extenso de especies de árboles y arbustos dispersos por el ganado y otros animales en todo el mundo (Janzen y Martin 1982; Archer y Pyke 1991). Es un árbol que puede llegar a mediar hasta 14 metros de alto, tiene fuste corto y ramificación extendida en forma de sombrilla parecida a la de las acacias africanas (como se muestra en la Figura 4).



Figura 4. Vista de *Vachellia pennatula* asociada de manera natural con *Megathyrsus maximus*, en época de lluvia.

Los árboles de *V. pennatula* son característicos de ecosistemas perturbados y en pastizales de zonas semiáridas, a altitudes que oscilan entre los 500 y 2500 m; la especie se encuentra distribuida desde el norte de México hasta Colombia, Venezuela y Ecuador (Missouri Botanical Garden, 2000; Siegler y Ebinger, 2005). En México, la especie se encuentra distribuida desde ecosistemas de

pastizales y matorrales de chihuahua hasta zonas semiáridas y la selva baja del estado de Veracruz y Yucatán (USDA, 2015). En la zona centro del estado de Veracruz se encuentra distribuida de manera natural como árboles dispersos y asociado con gramíneas en áreas dedicadas al pastoreo o en acahuals (vegetación secundaria). Los agricultores y ganaderos de la zona le han dado diversos usos y manejo entre los cuales destacan como fuente de forraje para el ganado por la calidad nutritiva de los frutos que contienen hasta 9.8 % de proteína cruda y 37.58 % de digestibilidad (Cervantes-Marín *et al.*, 2015). Otros de los usos de la especie son: sombra para el ganado, medicinal y leña debido a su dureza. En los agroecosistemas se le puede ubicar en cercos vivos, bancos e islas de fertilidad y también como árboles dispersos, que se forman con podas y raleos. La presencia de los árboles de *V. pennatula* también representa ventajas biológicas y ecológicas, debido a que en la zona no se fertiliza las áreas de pastoreo, lo que retribuye con caída de hojas y otros componentes a la descomposición de la materia orgánica y al ciclo de nutrientes. Los procesos naturales de regeneración y manejo de los suelos ocupados por gramíneas han generado esta asociación árbol-gramínea, en donde la presencia de los árboles genera una interacción aparentemente positiva que beneficia al suelo e indirectamente a las gramíneas. Por lo anterior, es necesario generar y documentar información de especies arbóreas locales para conocer su dinámica y las interacciones que se dan en las distintas asociaciones con gramíneas.

4. SITUACIÓN PROBLEMÁTICA Y JUSTIFICACIÓN

En la actualidad, muchos de los suelos se han convertido a uso agropecuario, los cuales se encuentran en un franco proceso de degradación, perdiendo su fertilidad y capacidad productiva. Este proceso de degradación se encuentra estrechamente relacionado con la pérdida de la cobertura vegetal, y por el establecimiento de monocultivos de pastizales como praderas de gramíneas. Esto ha traído como consecuencia la baja productividad de las pasturas, la pérdida de la biodiversidad del suelo y modificaciones al ciclo de nutrientes; provocando un desequilibrio que da inicio al deterioro de los sistemas (Esquivel *et al.*, 2004).

En la zona centro de Veracruz, la ganadería es una de las principales actividades económicas. Esta actividad se ha desarrollado con el desmonte para establecer monocultivo de gramíneas, el sobrepastoreo, el uso continuo y manejo irracional de los suelos, provocado la pérdida de suelo, de su fertilidad y la compactación. La retribución de nutrientes a los suelos dedicados al pastoreo es nula, porque no existe una cultura de retribuir los nutrientes que se extraen mediante el pastoreo, y por otro lado, el costo elevado de los fertilizantes inorgánicos, hace inaccesible para su uso en la ganadería, por lo que los suelos dedicados al pastoreo han disminuido paulatinamente su fertilidad, provocando la baja producción de forraje índice productivo del ganado.

La estacionalidad es otro factor que influye en la producción de forraje, generando periodo prolongados de estiaje cuando el crecimiento de las gramíneas disminuye o cesa, provocando 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 (López *et al.*, 2011). Esta situación se agrava aún más cuando los productores se ven comprometidos a realizar gastos para

alimentar al ganado, derivado de la compra de forraje, la renta de terrenos alternativos como pastura, o de labores de ensilado y preparación de alimento para el ganado.

Sin embargo, algunos productores tienen conocimiento empírico y local sobre la importancia, el manejo y uso de árboles/arbustos en los sistemas de producción; ya sea utilizado como cercos vivos, árboles dispersos en potreros, barreras protectoras contra viento y hasta diseños agro y silvopastoriles, y que abre la posibilidad de encontrar especies útiles para manejo como estrategia silvopastoril.

Muchos de los árboles y arbustos que se encuentran en las áreas de pastoreo han sido producto de la sucesión secundaria, los cuales puede darse uso y manejo aprovechando su capacidad de fertilizar los suelos, proveer sombra para el ganado y producir frutos y forraje al mismo tiempo. *V. pennatula* es una de las especies que ya se manejan en los agroecosistemas aunque con una conciencia limitada de su utilidad, que hace que en cualquier momento los agricultores o ganaderos tomen la decisión de derribarlos

El uso de árboles y/o arbustos asociado con gramíneas muchas veces de manera natural, son interés de estudio ya que estas presentan diversas bondades y potencialidades para la estrategia silvopastoriles. Por ello es importante estudiar y documentar las interacciones en asociaciones entre árboles y gramíneas locales bajo las condiciones ambientales específicos de la región, con el propósito de mejorar la eficiencia de los recursos y de los sistemas productivos.

5. HIPÓTESIS

5.1 Hipótesis general

Vachellia pennatula modifica la cantidad de radiación fotosintéticamente activa que llega a las gramíneas a través del dosel modificando la fisiología, morfología y producción de biomasa forrajera y mejorando la calidad nutritiva de forma diferenciada en las gramíneas *H. rufa* y *M. maximus*, la mayor interferencia de luz por el dosel y los cambios en la fisiología de estas gramíneas es mayor durante el periodo de lluvias, cuando los árboles mantienen mayor densidad foliar.

5.2 Hipótesis particulares

- 1.- La cantidad de luz que ingresa bajo el dosel de *V. pennatula* es mayor en la época de seca.
- 2.- La sombra de *V. pennatula* modifica la respuesta fisiológica y morfológica de ambas gramíneas con respecto a condición de pleno sol, y los cambios que las gramíneas experimentan suceden principalmente en época de lluvia.
- 3.- La producción de biomasa forrajera de ambas gramíneas bajo la sombra de *V. pennatula* no disminuye con respecto a la condición de pleno sol en ningún periodo del año.
- 4.- La sombra de *V. pennatula* mejora la calidad químico-nutricional de ambas gramíneas, principalmente en época de transición a nortes.

6. OBJETIVOS

6.1 Objetivo general

Evaluar el efecto de la sombra de *V. pennatula* sobre la fisiología, la producción y calidad nutritiva de la biomasa forrajera de *Hyparrhenia rufa* y *Megathyrsus maximus*, en tres épocas del año.

6.2 Objetivos particulares

- 1.- Evaluar la cantidad de luz que ingresa bajo y fuera del dosel de *V. pennatula* en tres épocas del año.
- 2.- Medir la respuesta fisiológica de ambas gramíneas bajo y fuera de la sombra de *V. pennatula* en tres épocas del año.
- 3.- Determinar la producción de biomasa y cambios morfológicos de ambas gramíneas bajo y fuera de la sombra de *V. pennatula* en tres épocas del año.
- 4.- Evaluar la calidad químico-nutricional del forraje de las gramíneas bajo y fuera de la sombra de *V. pennatula* en tres épocas del año.

7. MATERIALES Y MÉTODOS

7.1 Localización geográfica del área de estudio

La investigación se realizó en sistemas de producción ganadera de las localidades Bandera de Juárez, Paso Panal y Patancán, pertenecientes al municipio Paso de Ovejas, Veracruz. El municipio se encuentra ubicado en la zona centro del estado de Veracruz, geográficamente entre los paralelos $19^{\circ}17'12''$ y $19^{\circ}27'16''$ longitud Norte y los meridianos $96^{\circ}26'30''$ y $26^{\circ}27'16''$ longitud Oeste, a una altura de 84 a 203 msnm. Este municipio colinda al noroeste con la Antigua, al sureste con Manlio Fabio Altamirano, al sur con Soledad de Doblado, al sureste con Comapa, al oeste y noroeste con puente Nacional (INAFED, 2010).



Figura 5. Ubicación del municipio Paso de Ovejas, Veracruz, México (INEGI, 2015).

El clima que predomina es de tipo $Aw_0''(w)(i)g$ (cálido-seco-regular) de acuerdo con la clasificación de Köppen y adaptada por García (1973); la temperatura media anual es de 25°C , con precipitación media anual menor a 1000 mm; con lluvias abundantes en los meses de junio a septiembre y periodos prolongados de estiaje (INAFED, 2010). La precipitación en el área fue estacional e irregular; durante el periodo de esta investigación, el periodo de precipitación se extendió (Figura 1) con precipitaciones en los meses de marzo a mayo, cuando regularmente es periodo de estiaje.

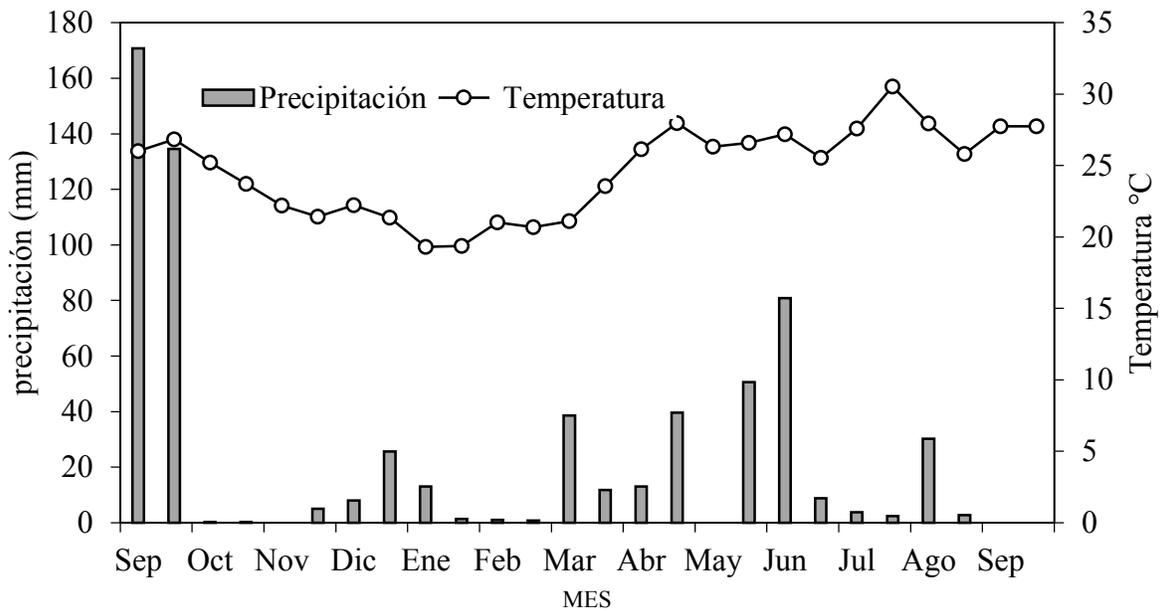


Figura 6. Precipitación y temperatura (Lecturas cada 15 días) en la zona de estudio, durante un año (Septiembre 2014 a septiembre 2015).

La región se encuentra dentro del ecosistema de bosque tropical seco también denominado selva baja caducifolia, altamente fragmentado por cultivos agrícolas y áreas de pastoreo en monocultivos o asociados a vegetación secundaria con especies de gran valor ecológico e importancia económica como: *V. pennatula*, *Guazuma ulmifolia*, *Enterolobium cyclocarpum* y *Acacia cochliacantha*, *G.*

sepium, *Lysiloma acapulcense* y *Tabebuia chrisantha*, entre otras (Leyva 2006; Bautista-Tolentino *et al.*, 2011). Los tipos de suelo que predominan en la zona son los Vertisoles pélicos (INIFAP-CONABIO, 1995), poco profundos y pedregosos con bajo contenido de materia orgánica (López, 2008).

7.2 Descripción de sitios

Se eligieron cuatro sitios que en el periodo de la investigación funcionaban como potreros utilizados por ganado bovino. En dos sitios, *V. pennatula* estaba asociada a *H. rufa* y en los otros dos sitios estaba asociada a *M. maximus* (Figura 7). En la asociación *V. pennatula* y *M. maximus*, el primer sitio (a) fue un potrero de 7.3 ha, con una composición arborea diversa donde *V. pennatula* dominaba con 46.5 árboles ha⁻¹; este sitio tuvo una carga animal baja y durante el periodo de evaluación se pastoreó con poca frecuencia. El segundo sitio (b) era un potrero de 5.3 ha, con 48.1 árboles de *V. pennatula* ha⁻¹; con pastoreo rotacional de ocho días de ocupación y 30 días de descanso en periodo de lluvia y pastoreo continuo en periodo de estiaje. Los sitios (c y d) eran la asociación de *V. pennatula* e *H. rufa*; el sitio c tuvo 9 ha y la composición arborea fue diversa, donde *V. pennatula* tuvo el 52 % de la composición total (22 árboles ha⁻¹), *G. unifolia* 16 % y *A. cochliacantha* 12%; el pastoreo fue continuo durante la evaluación; y en el sitio d con 13 ha⁻¹ *V. pennatula* conformó el 85 % de la composición arborea, con una densidad de 29 árboles ha⁻¹; el pastoreo fue continuo durante 4 meses en el periodo de lluvias. Los árboles en los sitios seleccionados, en general tenían un diámetro a la altura de pecho (DAP) promedio de 17 ± 7.6 cm, una altura total de 7.0 ± 1.3 m, diámetro de copa de 8.3 ± 1.3 m y un área de copa de 18.0 ± 2.7 m². La cobertura de árboles fue menor de 10% en todos los sitios, por lo que se clasificaron como sistemas con cobertura de dosel abierto (Ecoplexity Teaching ecological, 2010).



Figura 7. Vista de la asociación de *Vachellia pennatula* y *Megathyrus maximus* (sitios a y b) e *Hyparrhenia rufa* (sitios c y d) en época de lluvias.

7.3 Descripción del suelo

Los tipos de suelo en la zona son diversos los cuales son identificados localmente como barrial, tierra amarilla, tierra negra y cascajillo; en general todos son pedregosos, poco profundos y con bajo contenido de materia orgánica (López, 2008). En base a la carta de suelos (INIFAP-CONABIO, 1995), los que predominan son los Vertisoles pélicos. Por lo anterior se determinaron las características fisico-químicas del suelo en cada sitio, bajo y fuera del dosel de los árboles, antes de iniciar el estudio (Cuadro 2).

Cuadro 2. Características físico-químicas del suelo bajo condiciones sol y sombra de *V. pennatula* asociada con *Megathyrus maximus* e *Hyparrhenia rufa* en los sitios de estudio.

Sitio	Condición	Clase Textural	pH	M.O. %	D. Ap (g/cm ⁻³)	N-NH ₄ (mg kg ⁻¹)	N-NO ₃ (mg kg ⁻¹)	C. Org. %
<i>Asociación Vachellia pennatula-Megathyrus maximus</i>								
a	Sombra	Arcilla	5.29	3.57	1.142	13.69	3.42	2.07
	Sol		5.48	3.65	1.126	13.69	0	2.12
b	Sombra	Arcilla	5.53	9.56	1.109	6.85	6.85	5.54
	Sol		5.47	6.64	0.945	12.32	0	3.85
<i>Asociación Vachellia pennatula-Hyparrhenia rufa</i>								
c	Sombra	Arcilla	5.60	5.21	1.11	6.85	0	3.02
	Sol		5.47	3.73	1.116	0.69	0	2.16
d	Sombra	Arcilla	5.01	9.37	1.016	13.69	6.16	5.43
	Sol		5.36	8.60	0.978	17.11	3.42	4.99

M.O. = Materia orgánica, D. Ap = Densidad aparente, N-NH₄ = Nitrógeno en forma de amonio, N-NH₃ = Nitrógeno en forma de nitrato y C. Org. = Carbono orgánico.

7.4 Árboles experimentales y puntos de muestreo

Se eligieron 20 árboles de *V. pennatula* en cada sitio; los criterios para su selección fueron que: 1) la copa fuera amplia y su volumen abundante; 2) la altura de los árboles fuera similar dentro de cada sitio; 3) los árboles fueran adultos y 4) los árboles se encontraran sanos. Los árboles seleccionados se marcaron y enumerados del 1 al 20 conforme su aparición y se georreferenciaron con GPS para ubicar su localización. Las características dasonómicas de los árboles seleccionados (n=20) en cada sitio se muestran en el Cuadro 3.

Cuadro 3. Características dasométricas de los arboles experimentales de *Vachellia pennatula* en los sitios de estudio.

Variables	<i>V. pennatula-M.maximus</i>		<i>V. pennatula-H.rufa</i>	
	Sitio a	Sitio b	Sitio c	Sitio d
Diámetro a la altura de pecho (cm)	14.8 ± 2.9	16.2 ± 3.0	22.1 ± 13.4	15.3 ± 2.6
Altura total (m)	7.08 ± 1.2	7.04 ± 1.5	6.91 ± 1.1	7.02 ± 1.2
Diámetro de copa (m)	7.21 ± 0.8	8.18 ± 0.8	8.27 ± 0.7	9.69 ± 1.4
Altura de copa (m)	5.6 ± 1.2	5.6 ± 1.5	5.4 ± 1.1	5.6 ± 1.2
Área de copa (m ²)	15.5 ± 1.8	17.7 ± 1.2	17.7 ± 1.7	20.8 ± 3.8

Valores representados con ± indican desviación estándar

En cada árbol seleccionado se eligieron dos puntos de muestreo de 1.0 m , uno bajo y otro fuera del dosel del árbol. Los puntos de muestreo fueron seleccionados buscando las condiciones adecuadas, (evitando obstrucciones como rocas, cercos, acantilados y árboles cercanos); bajo el dosel los puntos de muestreo se marcaron en el punto medio entre el tronco y la zona de goteo, evitando las obstrucciones; fuera del dosel, se seleccionaron puntos que quedaran a 10 m de distancia entre el punto establecido bajo el dosel y el que se colocó fuera del dosel (Figura 8). Se instalaron corrales de exclusión circulares con dimensiones de 1.15 m de diámetro y 1.30 m de alto, para cada par de observaciones (sol y sombra).

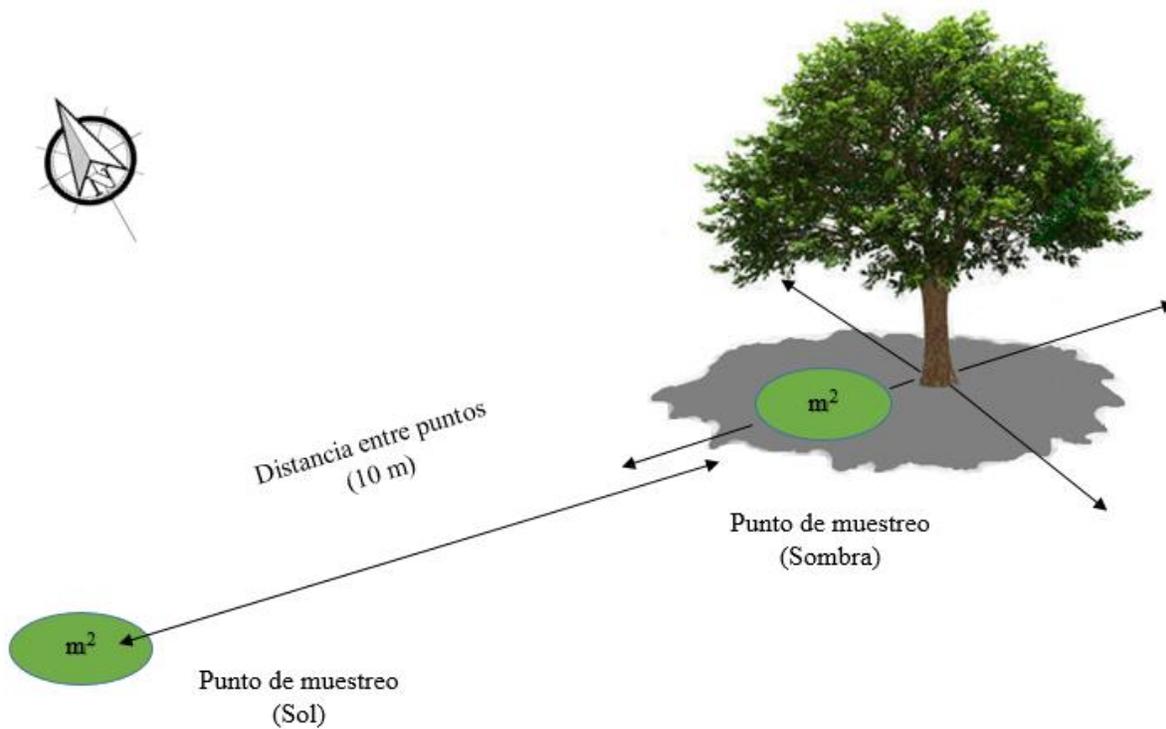


Figura 8. Esquema de distribución de los puntos de muestreo bajo y fuera del dosel de cada árbol experimental.

7.5 Procedimiento experimental

La respuesta de las gramíneas se evaluó en tres épocas del año, en la transición de lluvias a nortes (septiembre-octubre, 2014), la época seca (febrero-marzo, 2015) y la de lluvias (junio-julio, 2015). En transición a nortes se realizó el primer corte de uniformización de las gramíneas; en la asociación *V. pennatula-M. maximus* se realizó el 26 de septiembre y en *V. penatula- H. rufa* el 03 de octubre. En la época seca, la uniformización se realizó el 01 de febrero en la asociación con *M. maximus* y el 8 de febrero para *H. rufa*; en la época de lluvia se realizó el tercer y último corte; el 27 de junio en la asociación *M. maximus* y el 04 de julio en la asociación *H. rufa*. Se realizó una sola evaluación en cada época, a los 28 días después de la uniformización de las gramíneas.

7.6 Variables y su medición

7.6.1 Condiciones de sombra y luz en los sitios

Durante el estudio, se caracterizaron las condiciones del dosel y la luz de los cuatro sitios, para lo cual se midió la densidad del follaje del dosel de *V. pennatula* y la radiación fotosintéticamente activa (RFA).

La densidad del dosel arbóreo se midió en cada sitio, con la opción para árboles aislados utilizando el lente 270° del equipo portable LAI-2000 Plant Canopy Analyzer (LI-COR Biosciences; Nebraska, USA); se tomaron dos observaciones bajo la copa de los árboles en cada época del año, siguiendo la metodología de LI-COR Biosciences. Las mediciones se tomaron de 7:00 y 8:00 am para evitar efecto de hojas iluminadas (umbral lumínico).

La RFA se midió en las gramíneas, bajo y fuera de las copas de *V.pennatula* con el Sun Canopy Analysis System (delta-t devices ltd, Cambridge, Inglaterra); las mediciones se realizaron en todos los puntos de muestreo (20 bajo dosel y 20 en sol) a los 14 días de recuperación de las gramíneas entre 12:00 a 14:00 horas, cuando la incidencia de luz bajo y fuera del dosel es mayor.

7.6.2 Fisiología de gramíneas

Para conocer el efecto de la cobertura arbórea sobre la fisiología de las gramíneas, se midió la actividad fotosintética que incluye la radiación incidente en la hoja (Qleaf), tasa de asimilación de CO₂ (A_N), conductancia estomática (gs) y la transpiración (E). Estas variables se midieron en los tres periodos del año. La actividad fotosintética se evaluó en dos macollas seleccionadas aleatoriamente dentro de cada punto de muestreo. Se seleccionó aleatoriamente un hijato por macolla y se tomó una hoja completamente abierta y libre de daños por insectos. La hoja

seleccionada se introdujo en la cámara de intercambio de gases del equipo LC-Pro Modelo SAP502 Portable PhotoSynthesis System, (ADC BioScientific Limited; Hertfordshire, UK). Las mediciones se realizaron en cada periodo de evaluación, a los 21 días de haber realizado el corte de uniformización en cada punto de muestreo; entre 13:00 y 15:00 h, debido a que a esa hora es cuando hay mayor incidencia de luz y las plantas alcanzan su máxima eficiencia fotosintética de acuerdo a trabajos reportados en la zona (Medinilla-Salinas *et al.*, 2013)

7.6.3 Biomasa y morfología de gramíneas

La producción de biomasa forrajera de las gramíneas (*H. rufa* y *M. maximus*) se evaluó a los 28 días después de haber realizado el corte de uniformización. Se cosechó la biomasa de cada punto de muestreo (1.0 m), cortando a 10 cm sobre el nivel del suelo y se separó hojas y tallos. Se tomaron muestras para determinar la materia seca (MS) y para análisis químicos; las muestras se secaron en una estufa de deshidratado a 60° C por 72 h. Esta variable se evaluó solamente en los periodos de transición a nortes y lluvias, porque en la época seca no hubo crecimiento.

Para determinar el crecimiento y desarrollo de las gramíneas se midió la altura de planta, número de macollas y el perímetro de macollas. La altura de planta se midió en los hijatos con mayor altura de todas las macollas en cada punto de muestreo bajo y fuera del dosel, midiendo desde la base del macollo hasta la hoja de renuevo. El número de macollas y su perímetro se midió en cada punto de muestreo dentro y fuera del dosel; posteriormente se calculó el área basal total por metro cuadrado. Esto se realizó a los 28 días antes de la cosecha de la biomasa en los tres periodos del año.

También, se midió el área foliar y longitud de hojas de las gramíneas bajo y fuera del dosel con el equipo Portable Área Meter LI-3000C; Lincoln, Nebraska USA. Aleatoriamente se seleccionaron

dos macollas en cada punto de muestreo (sol y sombra) y en cada macolla se eligieron al azar dos hijatos para escanear cada una de sus hojas (para obtener el área foliar total por hijato), esto se realizó para cada sitio en los 20 árboles seleccionados.

7.6.4 Calidad química nutritiva de la biomasa forrajera

Se determinó la calidad nutritiva de la materia seca de las gramíneas, analizando el contenido de proteína cruda (PC), fibra detergente neutra (FDN), fibra detergente ácido (FDA), Lignina y digestibilidad *in situ*. El contenido PC determinó por el método macro-Kjeldahl (AOAC 1980, 4.2.11); la FDN y FDA, por el método de la bolsa de filtro Ankom y equipo Ankom (Ankom Technology, New York, USA; Ankom, 2010). La lignina se midió por el método de precipitados con H₂SO₄ al 72 % (AOAC 1997, 973.18) y bolsas de filtro; y la digestibilidad *in situ* de la materia se determinó por degradación de la MS 48 h con ganado bovino fistulado del rumen.

7.7 Análisis estadísticos

Todas las variables de morfología y fisiología se sometieron a pruebas de normalidad y solo altura, área foliar y longitud de hoja mostraron tener distribución normal. Biomasa total, biomasa de tallos, E y A_N se transformaron a raíz cuadrada, mientras que biomasa de hojas, Q_{leaf} y g_s se transformaron a logaritmo natural; después de la transformación, la hipótesis de normalidad para Q_{leaf} , g_s y A_N se volvió a rechazar por lo que los resultados de estas variables no se pueden extrapolar estadísticamente. Biomasa total, biomasa de hojas y tallos, altura, longitud de hojas, área foliar de gramíneas así como las variables fisiológicas Q_{leaf} , A_N , E y g_s se analizaron utilizando un modelo lineal mixto en el programa estadístico “R”, versión 3.1.2 (The “R” Foundation for Statistical Computing Platform, 2014). El modelo incluyó época, gramínea y condición (sol y sombra) como efectos principales y las interacciones época*gramínea, época*condición, gramínea*condición época*gramínea* condición y se incluyó árbol anidado en sitio como efecto aleatorio. La variable biomasa total se analizó integrando el área basal como covariable y en todas las variables de fisiología de gramíneas se utilizó la variable RFA como covariable. Las variables densidad de follaje, RFA y calidad nutritiva de gramíneas (PC, FDN, FDA, DIVMS y lignina) se analizaron bajo un mismo modelo lineal mixto utilizando el software PROC MIXED del Statistical Analysis System (SAS 9.4, 2012, SAS Incorporation Institute, Cary, N. J., USA). Las variables densidad de follaje, RFA, PC, FDA y DIVMS tuvieron distribución normal, mientras que la FDN y lignina fueron transformados a logaritmo natural para disminuir la varianza y alcanzar la normalidad. El modelo incluyó los mismos factores principales, interacciones y efecto aleatorio descrito anteriormente. Para todas las variables se realizaron comparaciones de medias con el método de mínimos cuadrados (LSMeans) ajustado a comparación múltiple de Tukey, a un alfa de 0.05.

8. RESULTADOS

8.1 Condiciones de sombra y luz en los sitios

La densidad de follaje de los árboles varió entre épocas ($p < 0.0001$). En lluvias, los árboles tuvieron $1.64 \pm 0.5 \text{ m}^2$ de follaje m^{-3} de copa, y en transición de lluvia a nortes el follaje fue más denso ($2.24 \pm 0.6 \text{ m}^2$), mientras que en la época seca solo mantuvieron $0.95 \pm 0.4 \text{ m}^2$. A lo largo del año la RFA varió por efecto de la interacción de época*condición ($p < 0.0001$), en general, siempre fue superior en sol ($p < 0.0001$) y disminuyó entre 52 y 85% en la sombra a través de las épocas; en condición de sol hubo menor RFA en la época de transición ($p < 0.05$), sin embargo, en la sombra hubo menor radiación en las épocas de lluvias y transición, cuando los arboles tenían hojas ($p < 0.05$; Cuadro 4).

Cuadro 4. Radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) en condiciones de sol y sombra de *Vachellia pennatula*, en tres épocas del año.

Condición	Lluvias	Transición a nortes	Seca
Sol	1445.1 ± 1188.6 ^{a,A}	908.5 ± 351.0 ^{a,B}	1505.1 ± 325.9 ^{a,A}
Sombra	215.1 ± 130.1 ^{b,A}	184.7 ± 112.2 ^{b,A}	786.7 ± 301.3 ^{b,B}

Valores representados con \pm indican la desviación estándar

^{a,b} Distinta literal entre líneas indica diferencias estadísticas, $P < 0.05$

^{A,B} Distinta literal entre columnas indica diferencia estadística, $P < 0.0001$

8.2 Fisiología de gramíneas

Las plantas recibieron más radiación incidente en hoja (Q_{leaf} ; $p < 0.001$), en la época de lluvias ($591.9 \pm 469.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) que en la transición a nortes ($443.8 \pm 413.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), y debido al efecto de condición, hubo mayor radiación incidente en pleno sol que en la condición de sombra ($p < 0.001$; 632.2 ± 467.0 vs. $403.7 \pm 397.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). La asimilación de CO_2 (A_N) y conductancia estomática (g_s) variaron debido a la interacción gramínea*condición ($p < 0.001$).

Las gramíneas que crecieron en pleno sol mantuvieron la misma tasa de asimilación de CO₂ ($p > 0.05$), que disminuyó en sombra ($p < 0.001$), sin embargo, *M. maximus* fue la que tuvo la tasa de asimilación más baja ($p < 0.05$). Aunque ambas gramíneas tienen la misma tasa de asimilación, tienen distinta conductancia estomática en condición de sol ($p < 0.05$), que se iguala en la sombra ($p > 0.05$); con una menor conductancia que en el sol ($p < 0.001$) y que solo disminuye en *M. maximus* (Cuadro 5).

Cuadro 5. Tasa neta de asimilación de CO₂ (A_N) y conductancia estomática (g_s) en la gramíneas *Megathyrsus maximus* e *Hyparrhenia rufa* en condiciones de sol y sombra de *Vachellia pennatula*.

Gramínea	Sol	Sombra
 A_N ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	
<i>Megathyrsus maximus</i>	9.4 ± 5.1 ^{a,A}	4.7 ± 3.9 ^{b,B}
<i>Hyparrhenia rufa</i>	8.1 ± 10.9 ^{a,A}	7.3 ± 6.1 ^{a,B}
 g_s ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	
<i>Megathyrsus maximus</i>	0.08 ± 0.1 ^{a,A}	0.03 ± 0.0 ^{a,B}
<i>Hyparrhenia rufa</i>	0.03 ± 0.0 ^{b,A}	0.03 ± 0.0 ^{a,A}

Valores representados con ± indican la desviación estándar

^{a,b} Distinta literal entre líneas indica diferencias estadísticas, $P < 0.05$

^{A,B} Distinta literal entre columnas indica diferencia estadística, $P < 0.001$

La época del año también tuvo efecto en la asimilación de CO₂ y la actividad estomática ($p < 0.001$), en lluvias las gramíneas tuvieron mayor asimilación ($8.19 \pm 9.9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) que en transición a nortes ($6.2 \pm 4.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); la conductancia también fue mayor (0.04 ± 0.03) y menor en transición de lluvias a nortes (0.03 ± 0.01). La transpiración (E) de ambas gramíneas fue mayor en la época de lluvias ($1.10 \pm 0.54 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y menor en transición a nortes ($0.79 \pm 0.41 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

8.3 Biomasa y morfología de gramíneas

Hyparrhenia rufa y *Megathyrsus maximus* mostraron crecimiento solo en la época de lluvia y transición a nortes (el crecimiento fue nulo en el periodo evaluado durante la seca). La biomasa forrajera fue similar ($p > 0.05$) entre condiciones (1222.8 ± 591.4 en sol vs. 1004.4 ± 580.0 kg MS ha⁻¹ en sombra) y varió por la interacción gramínea*época ($p < 0.001$); en lluvias, *M. maximus* tuvo mayor biomasa ($p < 0.05$), sin embargo se redujo un 42 % en transición a nortes ($p < 0.001$); mientras que *H. rufa* fue similar entre épocas (Cuadro 6). La biomasa de hoja también varió por la interacción gramínea*época ($p < 0.001$); en lluvias, *M. maximus* tuvo mayor biomasa ($p < 0.001$), mientras que en transición a nortes, la biomasa de hojas fue similar entre gramíneas ($p = 0.398$; Cuadro 6).

Cuadro 6. Biomasa forrajera total y biomasa de hoja de las gramíneas *Megathyrsus maximus* e *Hyparrhenia rufa* en época de lluvias y transición a nortes

Gramínea	Lluvias	Transición a nortes
Biomasa total, kg Ms ha ⁻¹	
<i>Megathyrsus maximus</i>	1483.9 ± 621.7 ^{a,A}	874.2 ± 389.3 ^{a,B}
<i>Hyparrhenia rufa</i>	1083.1 ± 448.4 ^{b,A}	1013.1 ± 694.3 ^{a,A}
Biomasa de hoja, kg Ms ha ⁻¹	
<i>Megathyrsus maximus</i>	892.4 ± 370.0 ^{a,A}	241.9 ± 116.4 ^{a,B}
<i>Hyparrhenia rufa</i>	646.7 ± 187.0 ^{b,A}	237.9 ± 174.8 ^{a,B}

Valores representados con ± indican la desviación estándar

^{a,b} Distinta literal entre líneas indica diferencias estadísticas, $p < 0.05$

^{A,B} Distinta literal entre columnas indica diferencia estadística, $p < 0.001$

La producción de tallos fue diferente ($p < 0.001$) entre gramíneas; *H. rufa* tuvo 73.1 ± 46.0 kg MS ha^{-1} y *M. maximus* 109.8 ± 64.0 kg MS ha^{-1} , siendo mayor en esta última. También varió por efecto de época ($p < 0.001$); en lluvias fue mayor (109.9 ± 57.9 kg MS ha^{-1}) y menor en transición a nortes (75.3 ± 54.3 kg MS ha^{-1}).

La altura de las gramíneas varió por interacción gramínea*condición ($p < 0.001$). Ambas gramíneas alcanzaron mayor altura en sombra ($p < 0.001$), sin embargo, *M. maximus* creció más (64.9 ± 28.8) que *H. rufa* (50.6 ± 20.5 cm; Cuadro 7). También, las plantas independientemente de la especie, crecieron más en la época de lluvias ($p < 0.001$; 66.8 ± 20.7 cm) que en transición a nortes (35.0 ± 12.2 cm).

Cuadro 7. Altura (cm) de las gramíneas *Megathyrsus maximus* e *Hyparrhenia rufa* en condiciones de sol y sombra de *Vachellia pennatula*

Gramínea	Sol	Sombra
<i>Megathyrsus maximus</i>	44.9 ± 22.4 ^{a,B}	64.9 ± 28.8 ^{a,A}
<i>Hyparrhenia rufa</i>	43.8 ± 16.1 ^{a,B}	50.6 ± 20.5 ^{b,A}

Valores representados con \pm indican la desviación estándar

^{a,b} Distinta literal entre líneas indica diferencias estadísticas, $p < 0.05$

^{A,B} Distinta literal entre columnas indica diferencia estadística, $p < 0.001$

El área foliar de las gramíneas varió por interacción de época*gramínea*condición ($p < 0.01$). En lluvias la mayor área foliar la alcanzó *M. maximus* bajo sombra ($p < 0.001$); mientras que en *H. rufa* fue mayor ($p < 0.001$) en sol. En transición a nortes, ambas gramíneas tuvieron mayor área foliar en sombra ($p < 0.001$; Cuadro 8), sin embargo *M. maximus* disminuyó un 50 % en comparación con la alcanzada en lluvias.

Cuadro 8. Área foliar (cm²/g) de las gramíneas *Hyparrhenia rufa* y *Megathyrsus maximus* bajo condiciones de sol y sombra en época de lluvias y transición a nortes.

Época	Condición	<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>Megathyrsus maximus</i>
Lluvia	Sol	30.0 ± 5.3 ^{a,A}	65.4 ± 38.6 ^{b,B}
Lluvia	Sombra	18.1 ± 4.1 ^{b,B}	136.9 ± 54.1 ^{a,A}
Transición	Sol	23.2 ± 13.9 ^{a,A}	54.2 ± 44.0 ^{b,A}
Transición	Sombra	30.1 ± 12.6 ^{a,A}	68.2 ± 38.4 ^{a,B}

Valores representados con ± indican la desviación estándar

^{a,b} Distinta literal entre líneas indica diferencias estadísticas, p < 0.05

^{A,B} Distinta literal entre columnas indica diferencia estadística, p < 0.001

La longitud de hoja difirió entre gramíneas (p < 0.001); *M. maximus* tuvo hojas más largas (65.8 ± 20.9 cm), que *H. rufa* (51.9 ± 17.1 cm), sin embargo, debido a la interacción época*condición (p < 0.01), la longitud de hojas fue mayor (p < 0.001) en sombra en época de lluvias y menor en sol en transición a nortes, disminuyendo (p < 0.001) en ambas condiciones (Cuadro 9).

Cuadro 9. Longitud de hoja (cm) de las gramíneas *Megathyrsus maximus* e *Hyparrhenia rufa*, bajo condiciones de sol y sombra en época de lluvias y transición a nortes.

Condición	Lluvias	Transición a Nortes
Sol	54.8 ± 13.3 ^{bA}	48.4 ± 16.2 ^{bB}
Sombra	75.7 ± 18.6 ^{aA}	56.5 ± 21.4 ^{aB}

Valores representados con ± indican la desviación estándar

^{a,b} Distinta literal entre líneas indica diferencias estadísticas, p < 0.05

^{A,B} Distinta literal entre columnas indica diferencia estadística, p < 0.001

8.4 Calidad químico nutritiva de la biomasa forrajera

La PC de la biomasa en sombra aumentó (10.0 %; $p < 0.0001$), en relación a la condición de sol (8.1 %); también hubo menos PC en la biomasa durante las lluvias (8.4 ± 1.8 %) y aumentó ($p < 0.021$) en la transición a nortes (9.7 ± 1.6 %). La FDN aumentó ($p < 0.0028$) bajo la sombra (67.5 sol vs. 70.0% sombra), sin embargo, por efecto de la interacción época*asociación ($p < 0.0001$); en la época de lluvias fue similar ($p > 0.05$) entre las gramíneas, y en la transición a nortes fue mayor en *M. maximus* ($p < 0.0001$; Cuadro 10). La FDA también fue mayor ($p < 0.0001$) en sombra (36.9 % sol vs. 39.2 % sombra), aunque por efecto de interacción de época*asociación ($p < 0.0007$), en lluvias fue similar ($p > 0.05$) entre gramíneas; *M. maximus* fue superior ($p < 0.0001$; Cuadro 10) en la transición a nortes.

Cuadro 10. Fibra detergente neutra (FDN), Fibra detergente Acido (FDA) y Lignina de las gramíneas *Megathyrus maximus* e *Hyparrhenia rufa* asociadas con *Vachellia pennatula* en época de lluvias y transición a nortes.

Gramínea	Lluvias	Transición a nortes
FDN, %.....	
<i>Megathyrus maximus</i>	70.1 ± 1.7 ^{a,A}	71.6 ± 1.8 ^{a,B}
<i>Hyparrhenia rufa</i>	69.4 ± 4.5 ^{a,A}	65.6 ± 1.6 ^{b,B}
FDA, %.....	
<i>Megathyrus maximus</i>	38.7 ± 2.2 ^{a,B}	40.6 ± 2.3 ^{a,A}
<i>Hyparrhenia rufa</i>	37.8 ± 3.0 ^{a,A}	36.4 ± 1.8 ^{b,B}
Lignina, %.....	
<i>Megathyrus maximus</i>	5.02 ± 0.58 ^{b,B}	6.17 ± 0.58 ^{a,A}
<i>Hyparrhenia rufa</i>	6.11 ± 1.12 ^{a,A}	6.23 ± 0.85 ^{a,A}

Valores representados con \pm indican la desviación estándar

^{a,b} Distinta literal entre líneas indica diferencias estadísticas, $p < 0.05$

^{A,B} Distinta literal entre columnas indica diferencia estadística, $p < 0.0001$

La lignina varió ($p < 0001$) entre condiciones, sol vs sombra (5.6 ± 0.8 vs. 6.2 ± 1.1), y fue mayor en sombra. También tuvo efecto de la interacción época*gramínea ($p < 0.0001$); en lluvias fue mayor ($p < 0.05$) en *H. rufa*, y similar en transición a nortes ($p > 0.983$), sin embargo *M. maximus* aumentó ($p < 0.001$) en esta misma condición (Cuadro 10). La digestibilidad de la MS fue similar ($p > 0.05$) entre condiciones (sol vs. sombra), sin embargo fue diferente entre las gramíneas ($p < 0.0001$), *H. rufa* alcanzó 74.9 ± 3.2 % y *M. maximus* 70.8 ± 4.2 %.

9. DISCUSIÓN

La densidad del follaje de *V. pennatula* varió a lo largo del tiempo debido a los cambios fenológicos naturales de la especie asociados con el clima (Vilchez *et al.*, 2004; Ochoa-Gaona *et al.*, 2008), y que influyó en el aumento progresivo de la densidad de dosel durante la época de mayor humedad y en la pérdida del follaje durante la época seca. La densidad del follaje de los árboles definió los cambios en la cantidad de luz que ingresó bajo las copas, en la época de lluvia y transición a nortes, la luz se redujo hasta un 85 % y por lo tanto modificó la radiación fotosintéticamente activa y la luz incidente en las hojas de las gramíneas, responsable de activar los procesos fotosintéticos fundamentales para su crecimiento (Del Pozo, 2004; Valladares, 2006). A pesar de estas condiciones, la copa de *V. pennatula* debió crear destellos y haces de luz temporales permitiendo periodos rápidos de luz baja y luz intensa disponible para las herbáceas (Percy *et al.*, 2004), ya que a pesar de la sombra, ambas gramíneas mantuvieron la producción de biomasa y sus procesos fotosintéticos.

Las gramíneas modificaron su fisiología como respuesta de adaptación y aclimatación a la sombra, debido a que la luz incidente en las hojas disminuyó, alterando la abertura y cierre de estomas y a su vez provocando una menor asimilación de CO₂ y transpiración. Los cambios fisiológicos correspondieron a cambios morfológicos medibles. Las gramíneas que crecieron bajo la sombra tendieron a tener mayor altura (Castillo *et al.*, 2009) y a desarrollar hojas más largas y anchas, generando mayor lamina foliar para optimizar la fijación de CO₂ (Oguchi *et al.*, 2003; Walters, 2005); sin embargo, se sabe que estas son de menor grosor que las que se desarrollan en condiciones de pleno sol (Pentón, 2000; Rego y Possamai, 2006), ya que estas últimas tienen pared celular más gruesa con mayor contenido de N, que es utilizado para la producción de enzimas fotosintéticas; estas hojas tienen mayor capacidad de intercambio de gases y asimilación de CO₂

(Percy, 2007; Lambers *et al.*, 2008), y por consiguiente mayor eficiencia fotosintética, que puede o no favorecer el aumento de biomasa en esta condición. Sin embargo, los cambios en el clima que dan paso a la estacionalidad del crecimiento tuvieron efectos sobre el comportamiento fisiológico y morfológico de las gramíneas (Del Pozo, 2004); en lluvias la absorción de CO₂ fue mayor, debido a alta intensidad lumínica, temperatura y precipitación, condiciones aptas para la eficiencia fotosintética, debido a que las gramíneas evaluadas son plantas con metabolismos C₄, y hacen más eficiente el uso del agua del suelo, el cual está correlacionado con la apertura y resistencia estomática, ya que mientras las plantas absorben la mayor cantidad de CO₂ para la fotosíntesis, el agua extraída por las raíces, se pierde por transpiración (Pereira-Netto, 2002; Homen *et al.*, 2010). Estas condiciones también favorecieron la producción de biomasa de *H. rufa* y *M. maximus*, debido a una mayor elongación de tallos y hojas más alargadas y anchas, aumentando la lámina foliar, lo que permitió mayor asimilación de CO₂, aumentando su capacidad fotosintética.

A pesar de los cambios fisiológicos y morfológicos en las gramíneas que crecieron bajo el dosel, la biomasa de ambas gramíneas fue similar a la producida en condición de pleno sol. Esto se asocia con el aumento del área foliar (Gutiérrez *et al.*, 2000) de las gramíneas como adaptación en la estructura de las hojas, con el propósito de captar la mayor cantidad posible de luz y hacer más eficiente la asimilación de CO₂ enfocada a la producción de hojas y tallos. El aumento o disminución de la biomasa bajo dosel se asocia con la producción de hojas y tallos (Piñeros *et al.*, 2011), ya que la mayor relación hoja/tallo se da en las gramíneas que se desarrollan más cerca del dosel, lo que implica una mayor cantidad de sombra (Torres *et al.*, 2002).

Ramírez *et al.* (2010) menciona que el rendimiento de la materia seca está asociado con el aumento del proceso fotosintético, ya que se aumenta la síntesis de carbohidratos estructurales, y a su vez la materia seca. Sin embargo las gramíneas que se encuentran sometidas a cambios de luz, alteran

la eficiencia fotosintética, pero aumenta la calidad del forraje (Guenni y Jáuregui, 2015). La producción de biomasa también tuvo efecto por la precipitación y temperatura (Ramírez *et al.*, 2009) de las épocas, las cuales fueron favorables en lluvia (Figura 1). De acuerdo con Pollock (1990), la temperatura por arriba del óptimo (35 y 39 °C) reduce e inhibe el crecimiento de las gramíneas, debido a la disminución fotosintética y a la demanda respiratoria de la planta creando un balance hídrico negativo. Cuando la temperatura es menor de 15 °C los asimilados que se forman pueden acumularse en los cloroplastos, afectando la asimilación CO₂ y translocación de metabolitos y causar un daño físico en el aparato fotosintético, afectando el crecimiento de las gramíneas (Baruch y Fisher, 1991). Se ha observado que cuando las temperaturas oscilan entre 20.5 y 32 °C la producción aumenta debido a que las plantas desarrollan mayor número de hojas y tallos (Lemaire, 2001; Festo *et al.*, 2003). Sin embargo, las condiciones climáticas cambiaron en la época de transición a nortes, la temperatura disminuyó, hubo mayor nubosidad y viento (Nascimento *et al.*, 2002; Cruz *et al.*, 2011); alterando el proceso fotosintético de las gramíneas, debido a que disminuyó la luz incidente que llega a las hojas de las gramíneas, lo que disminuyó la asimilación de CO₂, afectando su estructura morfológica y productiva, este comportamiento coincide con lo reportado por Medinilla-Salinas *et al.* (2013) en la misma zona de estudio en una asociación de *Gliricidia sepium* y *M. maximus*. La biomasa de *M. maximus* disminuyó con relación a la de lluvias, mientras que *H. rufa* no presentó cambios negativos, mostrando tener plasticidad y tolerancia; a pesar de la aparente disminución de materia seca de *M. maximus* su productividad fue igual a *H. rufa*.

El dosel también modificó la composición química del forraje, afectando positivamente el contenido de proteína (aumentó 1.9 puntos porcentuales en sombra), sin embargo, la sombra provocó el aumento en las fracciones de fibra de ambas gramíneas; *M. maximus* alcanzó mayor

FDN y FDA bajo esta condición, esto podría estar relacionado con los cambios en el proceso fotosintético que inducen al aumento de hemicelulosa, celulosa y lignina (Nascimento y Adese, 2004), principalmente en la producción de tallos (Lyons *et al.*, 2001), ya que esta gramínea tuvo mayor elongación como adaptación a la sombra y por ende más biomasa de tallos (al menos en la época de lluvias). A pesar de los cambios en las fracciones de fibra, ambas gramíneas mantuvieron niveles altos de digestibilidad (arriba de 70 %), lo que indica su buena calidad nutritiva (Di Marco, 2011); *H. rufa* mantuvo el mayor porcentaje de digestibilidad independientemente de la condición, esto se asocia a la disminución de polisacáridos en su pared celular lo que aumentó su digestibilidad (Obispo *et al.*, 2008).

Los cambios en el clima también tuvieron efectos en la calidad nutritiva, la composición químico-nutricional del forraje mejoró en la época de transición a nortes con respecto a lluvias, debido a las adaptaciones en el metabolismo de las gramíneas (Piñeros *et al.*, 2011) a los cambios de luz y temperatura, lo que generó un aumento en el contenido celular, principalmente de proteína; además el contenido de fracciones de fibra aumentó, *M. maximus* alcanzó mayor FDN (71.6 ± 1.8) y FDA (40.5 ± 2.3); la respuesta de *H. rufa* fue distinta, con respecto a *M. maximus*, ya que la mayor FDA la tuvo en época de lluvias (69.4 ± 4.5) al igual que FDA (37.8 ± 3.0). Esto podría estar relacionado con el tipo de crecimiento, material genético y respuesta individual de las gramíneas ante los cambios fisiológicos. A pesar de que los valores de FDA mostraron ser altos (Vargas, 2002) en *M. maximus*, estos son similares a los reportados por Obispo *et al.* (2008) en esta misma gramínea sometida a niveles de sombreo.

10. CONCLUSIONES

Las condiciones de luz y de sombra en el sistema estuvieron relacionadas con la densidad del follaje de los árboles de *V. pennatula* a través de la época del año. En pleno sol la radiación fotosintéticamente activa fue mayor que la que ingreso bajo la copa de los arboles; en sombra disminuyó hasta 85 % en la época de mayor humedad, cuando los árboles presentaron mayor densidad foliar y aumento bajo el dosel en la época seca, cuando los arboles tiraron su hojas. Esto responde a nuestra primera hipótesis que plantea que la cantidad de luz está en función a los cambios en el dosel y es mayor bajo la copa de los árboles en la época seca, por lo cual la hipótesis se acepta.

La hipótesis que se planteó sobre el efecto del dosel sobre la fisiología de las gramíneas, no se rechaza, debido a que la luz incidente bajo la copa se redujo alterando el proceso fotosintético de las gramíneas, disminuyendo la asimilación de CO₂ y la actividad estomática. Esto provocó cambios en su morfología bajo la sombra principalmente en la época de lluvia debido a que las condiciones de luz, precipitación y temperatura fueron favorables, por lo que la tasa de asimilación de CO₂ (A_N) fue mayor, aumentado la conductancia estomática y por ende la transpiración (E). Estas condiciones favorecieron la producción de hojas con mayor lamina foliar y mayor número de tallos, a diferencia de la época de transición a nortes, donde temperatura disminuyó, y hubo presencia de nubosidad y viento, disminuyendo la luz y la actividad fotosintética de las plantas.

En base a la tercera hipótesis, donde se menciona que la biomasa de las gramíneas no disminuirá bajo la sombra en ninguna época del año, se rechaza, a pesar de que la biomasa de las gramíneas no disminuyó bajo el dosel con relación a pleno sol, se vio afectada negativamente por la estacionalidad. Las condiciones climáticas que se presentaron durante la época de lluvias y

transición a nortes favorecieron el crecimiento de ambas gramíneas, sin embargo fue nulo en la época seca. En lluvias la producción de biomasa fue mayor en ambas gramíneas, no obstante *M. maximus* fue superior que *H. rufa*, aunque por los cambios en el ambiente en la época de transición a nortes, la biomasa disminuyó un 26 % independientemente de la especie. Esto se debió a las condiciones climáticas de la zona ya que es de tipo cálido-seco-regular con lluvias en verano y vientos de los nortes en el otoño con periodos prolongados de estiaje que inician a finales del invierno y durante la primavera.

El dosel también modificó la composición química del forraje, afectando positivamente el contenido de proteína, sin embargo aumentaron las fracciones de fibra en ambas gramíneas; a pesar del aumento de fibra bajo la sombra, las gramíneas fueron altamente digestibles siendo *H. rufa* el valor más alto, esta aparente contrariedad podría estar relacionado con el aumento en la concentración de proteína, generando un mayor desempeño de la flora ruminal. Por otra parte las condiciones ambientales presentadas en la transición a nortes mejoraron la calidad nutritiva a través del aumento de proteína, con relación a la época de lluvias, sin embargo se observó que *M. maximus* se lignificó más en esta época del año, lo cual podría estar relacionado con el aumento de fibra. Esto responde a la hipótesis de que la sombra de *V. pennatula* mejora la calidad químico-nutricional de las gramíneas, principalmente en la época de transición.

Podemos concluir que el dosel de *V. pennatula* modificó la cantidad de luz bajo la copa a través del año, alterando la fisiología y morfología de ambas gramíneas, no obstante estas, mantuvieron sus procesos fotosintético y por ende la biomasa forrajera bajo la sombra, principalmente en la época de lluvia, aunque la calidad nutritiva mejoró en época de transición a nortes.

La asociación de las gramíneas tropicales *Megathyrsus maximus* e *Hyparrhenia rufa* con árboles de *Vachellia pennatula* es una alternativa viable en el manejo de los pastizales. Las copas de los árboles crearon un microclima en épocas de mayor humedad, beneficiando la producción y la calidad de las gramíneas. Ambas gramíneas mostraron adaptación y tolerancia a la sombra, manteniendo la producción de biomasa forrajera bajo y fuera del dosel, *M. maximus* tuvo mayor biomasa en la época de lluvias, aunque disminuyó en transición a nortes; *H. rufa* mostró adaptarse a los cambios ambientales manteniendo su producción entre épocas. Esta última gramínea no presentó efectos negativos en la producción de biomasa por la condición de sombra, lo que demuestra que es tolerante a esta condición, lo que la hace viable para ser asociada en sistemas silvopastoriles establecidos en condiciones de estacionalidad semejantes a las del área de estudio.

11. RECOMENDACIONES

Debido a la importancia ecológica, económica y su potencial de *Vachellia pennatula* como árbol multipropósito en los agroecosistemas de pastoreo se recomienda lo siguiente:

1.- Para mejorar el rendimiento y calidad nutritiva de *Megathyrsus maximus* e *Hyparrhenia rufa* asociadas bajo el dosel de *V. pennatula*, es necesario manejar el sombreado, a través de podas de formación a los árboles, durante la época de transición a nortes cuando tienen la mayor densidad foliar. Esto permitirá el ingreso de mayor cantidad de luz bajo el dosel.

2.- Aumentar y manejar la diversidad de especies arbóreas y arbustivas en los sitios de pastoreo, para mejorar la dieta del ganado a través del consumo de follaje y frutos.

3.- Evaluar la respuesta productiva de *M. maximus* e *H. rufa* al pastoreo con rumiantes y la disponibilidad y oferta de forraje a distintos periodos del año.

4.- Evaluar las condiciones de microclima bajo el dosel arbóreo y sus efectos en el comportamiento del animal (interacción árbol-planta-animal) relacionados con su bienestar y confort, que ofrecen los sistemas de asociaciones de árboles y gramíneas.

5.- También es necesario evaluar el efecto de la sombra de *V. pennatula* sobre el establecimiento, crecimiento y respuesta productiva en asociación con otras gramíneas tropicales nativas o mejoradas de gran importancia para el manejo de pastoreo.

12. LITERATURA CITADA

- Aguilar-Luna, E. J. M., F. J. Solorio-Sánchez, S. Hernández-Daumás, E. Huerta-Lwanda y P. A. Macario-Mendoza. 2011. Interacciones radicales y aéreas en la asociación agroforestal 'cedro-limón-chaya'. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 14: 441-451.
- Altieri A. M. 1999. *Agroecología: bases científicas para una agricultura sustentable*. Editorial Nordan-Comunidad. Montevideo, Uruguay. 325 p.
- AOAC 1980. Official method 4.2.11 protein (crude) in animal feeds, forage (plant tissue), grain, and oilseeds. In: C Vanderzant and DF Splittstoesser (eds) *Official methods of analysis of AOAC international*, 13th edn. Washington DC, AOAC International <http://www.eoma.aoc.org>. [Consultado noviembre 2015].
- AOAC 1997. Association of Official Analytical Chemists. Official method 973.18. Fiber (acid detergent) and lignin in animal feed. In: *Official method of analysis of AOAC international*, 16th edn. Washington, DC, USA. <http://www.eoma.aoc.org>. [Consultado noviembre 2015].
- Anol D., Scheffer-Basso, S. M., Nascimento, J. A. L., Silveira, C. A., y Fischer R. G. 2004. Produção de forragem de capim-elefante sob clima frio. Curva de crescimento e valor nutritivo. *Revista Brasileira de Zootecnia* 33:1110-1117.
- 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.
- Agnusdei M., Colabelli M. y Fernández R. 2001. Crecimiento estacional de forraje de pasturas y pastizales naturales para el sudeste bonaerense. *Boletín Técnico* No. 152, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Estación Experimental Balcarce, Argentina. 17 p.
- ANKOM Technology 2010. Instrument manuals. https://www.ankom.com/sites/default/files/document-files/A200_Manual.pdf. [Consultado Noviembre 2015).
- Anten N. P. R., Hirose T. 2001. Limitations on photosynthesis of competing individuals in stands and the consequences for canopy structure. *Oecologia* 129:186-196.
- Archer S, y Pyke D. A 1991. Plant-animal interactions affecting Plant establishment and persistence on revegetated rangeland. *Journal Range Management* 44: 558–565.
- Babayemi O. J., Bamikole M.A. 2009. Silage quality, dry matter intake and digestibility by West African dwarf sheep, of guinea grass (*Panicum maximum* cv Ntchisi) Harvested at 4 and 12 week. *African Journal of Biotechnology* 8: 3983-3988.
- Barnes P. W., Archer S. 1999. Tree–shrub interactions in a subtropical savanna parkland: competition or facilitation? *Journal of Vegetation Science* 10: 525-536.

- Barrera-Bassols N., López Binqvist, C., y Palma Gayeb, R. 1993. Vacas, pastos y bosques en Veracruz: 1950-1990. Desarrollo y medio ambiente en Veracruz: Impactos económicos, ecológicos y culturales de la ganadería en Veracruz. Fundación Friedrich Ebert, Xalapa, Veracruz, México. pp 35-71.
- Baruch Z. y Fisher, M. J. 1991. Factores climáticos de competencia que afectan el desarrollo de la planta en el crecimiento. En: Establecimiento y renovación de pasturas. Conceptos, experiencia y enfoques de la investigación, Red de Investigación y Evaluación de Pastos Tropicales. CIAT. Colombia. pp 103-142.
- Bautista-Tolentino M., López-Ortiz S., Pérez-Hernández P., Vargas-Mendoza M., Gallardo-López F y Gómez-Merino F. C. 2011. Agro and silvopastoral systems in the community of El Limón, Paso de Ovejas Municipality Veracruz, México. Tropical and subtropical Agroecosystems 14: 63-76.
- Benavides J. E., R. A. Rodríguez y R. Borel. 1994. Producción y calidad de forraje King Grass (*P. purpureum* x *P. typhoides*) y Poró (*Erythrina poeppigiana*) en asociación. En: Benavides JE (Ed). Árboles y arbustos forrajeros en América Central. Turrialba, Costa Rica. pp 441-452.
- Blanco 2010. Efecto de la sombra del estrato arbóreo sobre la fisiología y la dinámica del pastizal. Folleto informativo. p 1-16.
- Bogdan V. A. 1997. Pastos Tropicales y Plantas de Forraje. Ing. Enrique Borbolla Herrera. Primera edición en español A.G.T Editor, S. A. México. pp 150-151.
- Botero R. y R.O. Russo. 1999. Utilización de árboles y arbustos fijadores de nitrógeno en sistemas sostenibles de producción animal en suelos ácidos tropicales. En agroforestería para la producción animal en América Latina. Memoria de Conferencia Electrónica. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Roma. pp 172-192.
- Buldgen A., B. Michiels, S. Adjolohoun, C. Babatounde y C. Adandedjon. 2001. Production and nutritive value of grasses cultivated in the coastal area of Benin. Tropical Grasslands 35: 43-47.
- CCA (Comisión para la Cooperación Ambiental). 1997. Regiones ecológicas de América del Norte: Hacia una perspectiva común. Comisión para la Cooperación Ambiental. Canadá. p 63.
- Callaway R. M. 1995. Positive interactions among plants. Botanical Review 61: 306-349.
- Camacaro S., Garrido, J. C., y Machado, W. 2004. Fijación de nitrógeno por *Leucaena leucocephala*, *Gliricidia sepium* y *Albizia lebeck* y su transferencia a las gramíneas asociadas. Zootecnia Tropical, 22: 49-69.
- Camacho D., J. Nahed, S. Ochoa G., Jiménez Soto L., and Grande D. 1999. Traditional knowledge and fodder potential of the genus *Buddelia* in the highlands of Chiapas, Mexico. Animal Feed Science and Technology 80: 123-134.

- Camacho M. E. 2016. Potencial de especies arbóreas multipropósito para integrarse en sistemas agroforestales. Tesis Maestro en Ciencias. Programa en Agroecosistemas Tropicales. Colegio de Postgraduados, Campus Veracruz. México. p 85.
- Camero A. 1995. Experiencias del CATIE sobre el uso de follaje de leguminosas arbóreas en la producción de carne y leche de bovinos. Pastos y forrajes 18: 73-80.
- Carrilho P. H. M., Alonso, J., Santos, L. D. T., y Sampaio, R. A. 2012. Comportamiento vegetativo y reproductivo de *Brachiaria decumbens* vs. Basilisk bajo diferentes niveles de sombra. Revista Cubana de Ciencia Agrícola 46: 85-90.
- Carvalho M. M., Xavier, D. F., y Alvim, M. J. 2000. Uso de leguminosas arbóreas en la recuperación y sustentabilidad de pasturas cultivadas. EMBRAPA, Ganado de leche.
- Casanova F., L. Ramírez., y F. Solorio. 2007. Interacciones radicales en sistemas agroforestales: mecanismos y opciones de manejo. Avances en Investigación Agropecuaria 11: 41-52.
- Castillo G. E., Valles, M. B., Jarillo, R. J. 2009. Relación entre materia seca presente y altura en gramas nativas del trópico mexicano. Técnica Pecuaria en México 47: 79-83.
- Cervantes M. E. 2006. La relación humanidad-naturaleza desde la perspectiva del Marxismo clásico fundador. En: memorias, Conferencia Internacional La obra de Carlos Marx y los desafíos del siglo XXI. La Habana Cuba. 7 p.
- Cervantes-Marín A., López-Ortiz, S., Martínez-Dávila, J. P., Gallardo-López, F., Guerrero-Rodríguez. J. D. D., y Pérez-Hernández P. 2015. Preferencia de ovinos y bovinos por frutos de seis especies arbóreas. Agroproductividad 8: 10-15.
- Clayton W. D., Harman K.T. y Williamson H. 2006. GrassBase-the online word grass flora. La junta de síndicos, Real Jardín Botánico de Kew. <http://www.kew.org/data/grasses-db.html>. [Consultado Agosto 2015]
- Colabelli M., Agnusdei, M., Mazzanti, A., y Labreveux, M. 1998. El proceso de crecimiento y desarrollo de gramíneas forrajeras como base para el manejo de la defoliación. Boletín técnico. 148 p.
- Conway G. R. 1985. Agroecosystems analysis. Agric. Adm. 20: 31-55.
- Cook B. G., Pengelly B. C., Brow S. D. Donnelly J. L., Eagles D. A., Franco M. A.; Hanson J., Mullen B. F., Partridge I.J., Peters M. y Schultze-Kraft R. 2005. Tropical forages. CSIRO, DPI & F (Qld), CIAT and ILRI, Brisbane, Australia.
- Craswell E. T., Grote, U., Henao, J. and Vlek, P. L. G. 2004. Nutrient flows in agricultural production and international trade: ecological and policy issues. Discussion papers on development policy, Center for Development Research (ZEF) Bonn, Germany. p 36.
- Crespo G., O. Arteaga, Y. Hernández, y I. Rodríguez. 1995. Mantenimiento de la fertilidad de los suelos ganaderos sin la participación de los fertilizantes químicos. XXX Aniversario del

- Instituto de Ciencia Animal. Seminario Científico Internacional. La Habana, Cuba. pp 50-54.
- Crespo G. y S. Fraga. 2006. Avances en el conocimiento del reciclaje de los nutrientes en sistemas silvopastoriles. Memorias. IV Congreso Latinoamericano de Agroforestería para la producción pecuaria sostenible. III Simposio sobre sistemas silvopastoriles para la producción ganadera sostenible. Centro de Convenciones «Plaza América», Varadero, Cuba. 104 p.
- Cruz H. A., G. A. Hernández, Q. J. F. Enríquez, V. A. Gómez, J. E. Ortega y G. N. M Maldonado. 2011. Producción de forraje y composición morfológica del pasto Mulato (*Brachiaria* híbrido 36061) sometidos a diferentes regímenes de pastoreo. Revista Mexicana Ciencia Pecuaria 2: 429-443.
- Cruz P. y Boval, M. 2000. Effect of nitrogen on some morphogenetic traits of temperate and tropical perennial forage grasses. (eds) Lemaire, G.; Hodgson, J. pp 151-168.
- Curtis H., S. Barnes. 2004. Biología. Sexta edición. Panamericana, México.
- Daubenmire R. 1972. Ecology of *Hyparrhenia rufa* (Ness) in derived savanna in north-western Costa Rica. Journal of Applied Ecology pp 9: 11-23.
- da Veiga, J. B., & Da Veiga, D. F. 2001. *Sistemas silvopastoriles en la Amazonia Oriental*. Protección de los recursos naturales en sistemas ganaderos: los sistemas agroforestales pecuarios en América Latina, 2000, Juiz de Fora. Consulta de expertos FAO. pp 23-24.
- 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: 109137.
- Denium B., R. D. Sulastri, M.H. J. Zeinab, and A. Maassen. 1996. Effects of light intensity on growth, anatomy and forages quality of two tropical grasses (*Brachiaria brizantha* and *Panicum maximum* var. *Trichoglume*). Netherlands Journal of Agricultural Sciences 44: 111-124.
- Di Marco O. 2011. Estimación de calidad de los forrajes. Sitio argentino de producción animal. Producir XXI, Bs. As, 20: 24-30.
- Durr P. A., and J. Rangel. 2000. The response of *Panicum maximum* to a simulated subcanopy environment I. Soil x shade interaction. Tropical grasslands 34: 110-117.
- Ecocrop 2015. Ecocrop base de datos FAO. <http://ecocrop.fao.org/ecocrop/srv/en/cropView?id=6826> [Consultado 27 septiembre 2016].
- Ecoplexity Teaching ecological 2010. Como medir coberturas de dosel. Portland State University. http://www.ecoplexity.org/sites/www.ecoplexity.org/files/Measuring_Canopy_CoverStudentInstructions%20Spanish_final_0.pdf [Consultado marzo 2016].

- Enríquez J. F., F. Meléndez, y E. D. Bolaños. 1999. Tecnologías para la producción y manejo de forrajes tropicales en México. Libro técnico Núm. 7. División pecuaria. Veracruz, México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias-Centro de Investigación Regional Golfo Centro, Campó Experimental Papaloapan. p 262.
- Enriquez Q. J. F., Melendez-Nava., F., Bolaños-Aguilar, E.D., Esqueda-Esquivel, V. A. 2011. Producción y manejo de forrajes tropicales. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. México. p 405.
- Esquivel H., Ibrahim M., Harvey A., Villanueva C., Benjamín T. y Sinclair F. 2004. Árboles dispersos en potreros de fincas ganaderas en un ecosistema seco de Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* 10: 24-29
- Estrada R. J. E. 2004. Efecto de la temperatura sobre la producción y el contenido de proteína cruda y fibra neutro detergente de *Panicum maximum* cv. Tobiatá, *Digitaria eriantha* cv. Transvala y *Brachiaria* híbrido cv. Mulato. Zamorano: Escuela Agrícola Panamericana. pp 1-21.
- Ezcurra E. 2004. Pobreza extrema de campesinos, causa de la destrucción de bosques: INE. La Jornada. Instituto Nacional de Ecología. México. D.F. Sección de Política <http://www.jornada.unam.mx/2004/11/01/006n1pol.php?origen=politica.php&fly=1>. [Consultado, Diciembre, 2014]
- FAO 2011. Índice de pastizales. Un catálogo de búsqueda de pastos y leguminosas forrajeras. FAO.
- Farrell G. J., y M. Altieri A. 1999. Sistemas agroforestales. *In*: Altieri, A. M. (Ed). Agroecología: bases científicas para una agricultura sustentable. Editorial Nordan-comunidad. pp 229-243.
- Febles G., T. E. Ruiz, y L. Simón. 1995. Consideraciones acerca de la integración de los sistemas silvopastoriles a la ganadería tropical y subtropical. Seminario Científico Internacional, XXX Aniversario del Instituto de Ciencia Animal, La Habana, Cuba. p 55.
- Fernandez M. E., J. Gyenge E., J. Licata., T. Schlichter M., and Bond B. 2008. Belowground interaction between trees and grasses in a temperate semiarid agroforestry systems. *Agroforestry Systems* 74: 185-197.
- Festo J. M., Sabed, N. A and Jeremy, A. R. 2003. The impact of temperature on leaf appearance in bamba groundnut landrace. *Crop Science* 43: 1375-1379.
- Forseth I. N., and Norman, J. M.1993. Modelling of solar irradiance, leaf energy budget and canopy photosynthesis. In *Photosynthesis and production in a changing Environment*. Springer Netherlands. pp 207-219.
- 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.

- Gerdes L., C. Werner, T. Colozza, R. Possenti y E. Schammas. 2000. Avaliação de características de valor nutritivo das gramíneas forrageiras Marandu, Setaria e Tanzania nas estações do ano. *Revista Brasileira Zootecnia*. 29: 947-954.
- Gómez M. E., L. Rodríguez, E. Murgueitio, C. I. Ríos, M. M. Rosales, M.C. Hernán, M. C. Hernando, E. Molina, y J. P. Molina. 2002. Árboles y arbustos forrajeros utilizados en alimentación animal como fuentes proteicas. Fundación Centro para la Investigación de Sistemas Sostenibles de Producción Agropecuaria- CIPAV, Cali, Colombia. p147.
- Granados S. D., y Florencia, L.R.G. 1996. Agroecología. Departamento de Publicaciones de la Dirección General de Difusión Cultural. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. p 371.
- Guenni R. O., y Jáuregui, D. 2015. Cambios inducidos en la morfología foliar por efecto de la intensidad lumínica baja, y sus implicaciones en la economía del C, en especies de *Brachiaria* (TRIN.) Griseb. (Poaceae) y *Centrosema* (DC.) Benth. (Fabaceae). *Ermstia* 25: 63-88.
- Guenni O., Seiter, S., and Figueroa, R. 2008. Growth responses of three *Brachiaria* species to light intensity and nitrogen supply. *Tropical Grasslands* 42: 75-87.
- Guenni O., Baruch, Z., Márquez-Benavides, L., y Nuñez, C. 2006. Respuesta al déficit hídrico en especies forrajeras de *Brachiaria* (Trin) Griseb. *Interciencia: Revista de Ciencia y Tecnología de América* 31: 505-511.
- Guevara-Escobar A., Cervantes-Jiménez, M., Suzán-Azpiri, H., González-Sosa, E y Saavedra, I. 2012. Producción de pasto Rhodes en una plantación de eucalipto. *Agrociencia* 46: 175-188.
- Gutiérrez V. O., Estada J. E., García P. S., Chávez, L. T., Lagunas A. M., y Román, E. C. 2000. Crecimiento y distribución de biomasa en girasol en función del nitrógeno y densidad de población en clima cálido. *Terra* 18: 313-323.
- Hart R. D. 1985. Conceptos básicos sobre Agroecosistemas; CATIE. Serie materiales de enseñanza No. 1. Programa de cultivos anuales. Turrialba, C.R. 159 p.
- Hernández X. E. 1997. Agroecosistemas de México. Editorial Colegio de Postgraduados-Escuela Nacional de Agricultura. Texcoco, Estado de México, México. p 42.
- Hernández M., Guenni, O., y Gil, J. 2007. Acumulación de biomasa e intercepción y uso de luz en dos gramíneas forrajeras bajo un sistema silvopastoril en el estado de Yaracuy, Venezuela. *Revista de la facultad de agronomía* 1: 342-347.
- Heuzé V., Tran G., Hassoun P., Lebas., 2015. Jaragua (*Hyparrhenia rufa*). *Feedipedia*, a programme by INRA, CIRAD, AFZ and FAO. <http://www.feedipedia.org/node/426>. [Consultado 27 septiembre 2016].

- Homen M., I. Entrena., L. Arriojas y M. Ramia. 2010. Biomasa y valor del pasto Guinea *Megatyrus maximus* (Jacq) B. K. Simon y S. W. L. Jacobs, gramalote, en diferentes periodos del año en la zona bosque húmedo tropical. Barlovento, Estado de Miranda. *Zootecnia Tropical* 28: 255-263.
- INAFED (Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal). 2010. <http://inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM30veracruz/index.html>[Consultado 15/10/2015].
- INIFAP-CONABIO 1995. Edafología. Escala 1:250 000y 1:1000000 México. En: Sistema de Información Biótica 5.0. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F, México. <http://www.conabio.gob.mx/biotica5/documents/DescargaBiotica.php>. [Consultado 24 octubre 2015].
- Ivory D. A. 1990. Major characteristics, agronomic feature and nutritional values shrub and tree fodders for farm animals. En: Devendra C (Ed). *Shrub and tree fodders for farm animals. Proceedings of a workshop in Depansar, Indonesia, 24-29 july, 1989, IDCR-276e*. Ottawa, Ontario, Canada. 22-28 pp.
- Janzen D. H, Martin P. S. 1982. Neotropical anachronisms: the Fruits the Gomphotheres ate. *Science*. 215: 19-27.
- Jaramillo V. V. 1994. Revegetación y reforestación de las áreas ganaderas en las zonas tropicales de México. Comisión Técnico Consultiva de Coeficientes de Agostadero, Secretaria de Agricultura y Recursos Hidráulicos e Instituto Nacional para el Desarrollo de Capacidades del Sector Rural, México, DF. p 38.
- Jarvis P.G. and Stewart, J. B. 1979. Evaporation of water from plantation forest. In: Ford, E.D., Malcom, D.C and Atterson J. (Editors). *The Ecology of even-aged forest Plantation*. Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge. pp 327-350.
- Jiménez- Ferrer G., M. López-Carmona, J. Nahed-Toral, S. Ochoa-Gaona, y B de Jong. 2008. Árboles y arbustos forrajeros de la región Norte-Tzotzil de Chiapas, México. *Revista Electrónica Veterinaria México* 39: 199-213.
- Joffre R. 1987. *Contraintes du milieu et réponses de la végétation herbacée dans les dehesas de la Sierra Norte (Andalousie, Espagne)*. Thèse doctorat, CNRS-CEPE, Montpellier, France. p 201.
- Karki U. y Goodman, M. S. 2010. Cattle distribution and behavior in southern-pine silvopasture versus open-pasture. *Agroforestry Systems* 78: 159-168.
- 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.

- Knowles R. L., Horvath G. C., Carter, M.A. and Hawke M.F. 1999. Developing a canopy closure model to predict overstorey/understorey relationships in *Pinus radiata* silvopastoral systems. *Agroforestry Systems*. 43: 109–119.
- Lemaire G. 2000. *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. CABI Publishing, London, UK. p 429.
- Lamaire L. 2001. Ecophysiology of grasslands: Dynamic aspects of forage plant populations in grazed swards. In XIX International Grasslands Congress. Sao Paulo, Brasil 19: 29-37.
- Lambers H., Chapin III, F. S., and Pons, T.L. 2008. *Plant physiological ecology*. 2nd ed., Springer, New York, USA. p 605.
- Leyva B.V. 2006. Uso, extracción y manejo de los acahuals de la Selva Baja Caducifolia en las localidades Acazónica y Paso de Ovejas de la zona Sotavento del estado Veracruz. Tesis, Maestro en Ciencias. Programa en Agroecosistemas Tropicales. Colegio de Postgraduados, Campus Veracruz. México. p 114.
- 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, p 42.
- López O. S., P. Olguín 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. pp 122- 130.
- Lösch R. 1993. Plant water relations. In *Progress in Botany/Fortschritte der Botanik*. Springer Berlin Heidelberg. 102-133 pp.
- Ludwig F., Dawson, T. E., Prins, H. H. T., Berendse, F. and Kroon, H. 2004. Belowground competition between trees and grasses may overwhelm the facilitative effects of hydraulic lift. *Ecology Letters* 7: 623-631.
- Lyons R. K., Machen, R. y Forbes, T. D. A. 2001. ¿Por qué cambia la calidad del forraje de los pastizales? *AgriiLIFE Extensión E-99s* 6: 7-01.
- 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.
- Mahecha L., Rosales, M., Molina, C. H., y Molina, E. J. 2000. Experiencias en un sistema silvopastoril de *Leucaena leucocephala*-*Cynodon plectostachyus*-*Prosopis juliflora* en el Valle del Cauca, Colombia. In Conferencia electrónica de la FAO sobre “Agroforestería para la producción animal en Latinoamérica.
- Mahecha L. 2002. El silvopastoreo: una alternativa de producción que disminuye el impacto ambiental de la ganadería bovina. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias* 15: 226-231.

- 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.
- Medinilla-Salinas L., M. de la C. Vargas-Mendoza, S. López-Ortiz, C. Ávila-Reséndiz y W. B. Campbell. 2013. Growth, productivity and quality of *Megathyrus maximus* under cover from *Gliricidia sepium*. *Agroforestry Systems* 87: 891-899.
- Missouri Botanical Garden 2014. Current specimen list for *Acacia pennatula*. W3 Specimen Data Base. Saint Louis, Missouri. [Consultado junio 2014].
- Moreno, G., Obrador, J.J., Cubera, E. and Dupraz, C. 2005a. Fine Root distribution in dehesas of Central-Western Spain. *Plant and Soil*, 277: 153–162.
- Moreno, G., Obrador, J.J., García, E., Cubera, E., Montero, M.J. and Pulido, F. 2005b. Consequences of dehesa management on the tree-understory interactions. In: *Silvopastoralism and Sustainable land management*. CAB International, Oxon 263-265 p.
- Murgueitio E. 2005. Silvopastoral systems in the Neotropics. *In: Mosquera R. M., J. McAdam, A. Reguero-Rodriguez. (Eds.) Silvopastoralism and sustainable land management*. CAB international Publishing, USA. pp 24-29.
- Murgueitio E. y Solorio, B. 2008. El Sistema Silvopastoril Intensivo, un modelo exitoso para la competitividad ganadera en Colombia y México. En: *V Congreso Latinoamericano de Agroforestería para la Producción Pecuaria Sostenible*. Universidad Rómulo Gallegos, Universidad Central de Venezuela, Universidad de Zulia. Venezuela (Publicación electrónica).
- Nascimento J. D. y L. B. Adese. 2004. Acúmulo de biomassa na pastagem. Em: *Anais do II simposio sobre manejo estratégico da pastagem*. Pereira, J. D. (ed). Vicosa, Brasil. pp 289-346.
- Nascimento J. D., Torregrosa L. J., Diogo J. M. S. 1995. La dieta seleccionada por los novillos en un pasto natural en Vicosa, Brasil. *Pasturas Tropicales* 17: 39-41.
- Nascimento J. D., Garcez Neto, A. F., Barbosa, R. A., y Andrade, C. D. 2002. Fundamento para o manejo de pastagens: Evolução e atualidade. *Anais do simposio sobre manejo estratégico de pastagem*. Vicosa, Brasil 1: 149-196.
- Nair P. K. R. 1985. Clasification of Agroforestry systems. International Center for Research in Agroforestry. Nairobi, Kenya. p 52.
- Nair P. K. R. 1997. Agroforestería. Centro de Agroforestería para el Desarrollo Sostenible. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México. p 543.
- Navia E. J. F. 2000. Agroforesteria. Editorial Centenario, Republica Dominicana. p 159.
- Niembro A. 1986. Árboles y arbustos útiles de México. Editorial Limusa, México, DF. p 206.

- Obispo N. E., Y. Espinoza, J. L. Gil, F. Ovalles, y M. F. Rodriguez. 2008. Efecto del sombreado sobre la producción y calidad del pasto guinea (*Panicum máximum*) en un sistema silvopastoril. *Zootecnia Tropical* 26: 285-288.
- Ochoa-Gaona S., Pérez Hernández I. y De Jong B. H. 2008. Fenología reproductiva de las especies arbóreas del bosque de Tenosique, Tabasco, México. *Revista de Biología Tropical* 56: 657-673.
- OFI-CATIE 2003. Árboles de Centroamérica: un manual para extensionistas. <http://orton.catie.ac.cr/repdoc/a11445e/a11445e.pdf> [Consultado 04 Noviembre 2015].
- Oguchi R., Hikosaka K., and Hirose, T. 2003. Does the photosynthetic light acclimation needs change in leaf anatomy?. *Plant, cell & Environment* 26: 505-512.
- Ojeda P., Restrepo, J. Villada, D., Gallego, J. 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. p 68.
- 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 p 24.
- Palma J. M. 1997. Establecimiento de *Gliricidia sepium* en el trópico seco con alta densidad de siembra. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal* 5: 5-6.
- Palma J. M. 2005. Los árboles en la ganadería tropical. *Revistas Avances de Investigación Agropecuaria* 9: 1-9.
- Pearcy R. W. 1990. Sunflecks and Photosynthesis in plant canopies. *Annual Review Plant biology.* 41: 421-453.
- Pearcy R. W. and Sims, D. A. 1994. Photosynthetic acclimation to changing light environments: scaling from the leaf to the whole plant. *Exploitation of environmental heterogeneity by plants: Ecophysiological Process Above and Belowground.* Academic Press, New York, USA. pp 145-174.
- Pearcy R.W., Valladares, F., Wright, S. J., De Paulis, E. L. 2004. A functional analysis of the crown architecture of tropical forest *Psychotria* species: do species vary in light capture efficiency and consequently in carbón gain and growth?. *Oecologia* 139: 163-177.
- Pearcy R. W. 2007. Responses of plants to heterogeneous light environments. In: F.I. Pugnaire and F. Valladares Eds. *Functional Plant Ecology.* Boca Raton: CRC Press. pp 213-257.
- Pentón G., & Blanco, F. 1997. Influencia de la sombra de los árboles en la composición química y el rendimiento de los pastos. *Pastos y forrajes.* 20: 101-110.

- Pentón G. 2000. Tolerancia del *Panicum maximum* cv. Likoni a la sombra en condiciones controladas. Pastos y Forrajes 23: 79–87.
- Pereira-Netto A. B. 2002. Crecimiento y desenvolvimiento. In: Fisiología Vegetal – Produção e pos-colheita Wachowicz, C. M.; Carvalho, R. I. N. (eds). Curitiba, Champagnat, Brasil. pp 17-42.
- Pérez-Corona M. E., García-Ciudad, A., García-Criado, B. and Vázquez-Aldana, B. 1995. Patterns of aboveground herbage production and nutritional quality structure on semiarid grasslands. Communications in Soil Science and Plant Analysis 26: 1323-1341.
- Peri P. L., Moot, D. J., Jarvis, P., McNeil, D. L., and Lucas, R. J. 2007. Morphological, anatomical and physiological changes of orchardgrass leaves grown under fluctuating light regimes. Agronomy Journal 99: 1502-1513.
- Pezo, D., Ibrahim, M. 1998. Sistemas silvopastoriles. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Módulo de enseñanza agroforestal No 2.
- Pimienta-Barrios E., J. Zañudo-Hernández y J. García-Galindo. 2006. Fotosíntesis estacional en plantas jóvenes de Agave tequilana. Agrociencia 40: 699-709.
- Piñeros R., D. J. Mora y V. A. Holguin. 2011. Respuesta del pasto *Bothriochloa saccharoides* ((Sw.) Rydb.) a diferentes intensidades de sombra simulada en el valle cálido del Magdalena en el Tolima, Colombia. Revista Corpoica-Ciencia y Tecnología Agropecuaria 12: 42-50.
- Pollock C. J. 1990. The response of plant to temperature change. Journal of Agricultural Science 115: 1-5.
- Powell J. M., Pearson, A. R. and Hiernaux, P. H. 2004. Crop–Livestock Interactions in the West African Drylands. Review and Interpretation. Agronomy Journal 96: 469–483.
- Provenza F. D., Villalba, J.J., Haskell, J., MacAdam, J.W., Griggs, T.C., and Wiedmeier, R. D. 2007. The value to herbivores of plant physical and chemical diversity in time and space. Crop Science. 47: 382-398.
- Quattrocchi U. 2006. Diccionario CRC Mundial de las gramíneas: nombres comunes, nombres científicos, epónimos, sinónimos y etimología. CRC Press, Taylor y Francis Group, Boca Raton, EE.UU.
- R (The R Foundation for Statistical Computing). 2014. <https://www.r-project.org/> [Consultado Mayo 2015]
- Ramírez R. O., G. A. Hernández, da S. S. Caneiro, P. J. Pérez, J. S. J. de Souza, R. R. Castro and Q. F. Enríquez. 2009. Morphogenic characteristics and their influence on the herbage yield of Mombaza grass, harvested to different cutting intervals. Tropical and Subtropical Agroecosystems 12: 303-311.

- Ramírez J. L., D. Verdecia, I. Leonard y Y. Álvarez. 2010. Rendimiento de la materia seca y calidad nutritiva del pasto *Panicum maximum* cv. Likoni en un suelo fluvisol de la región oriental de Cuba. *Red Veterinaria*, 11(7). <http://www.veterinaria.org/revistas/redvet/pdf> [Consultado: 17/10/16].
- Rego G. y E. Possamai. 2006. Efeito do sombreamento sobre o teor de clorofila e crescimento inicial do Jequitibá – rosa. *Brazilian Journal of Forestry Research* 53: 179-194.
- 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.
- Rodríguez N. M., Medina A. R., Escuder C. J. 1979. La composición botánica y la calidad de la dieta seleccionada por el ganado joven con fistulas en los pastos de la sabana nativa. 1. Marzo a agosto. *Arq. Esc. Veterinario. UFMG*, 31: 211-221.
- Ruiz T. E., Febles, G., Jordán H., y Díaz, H. 2010. El árbol y su efecto en la estabilidad productiva del pasto en un sistema silvopastoril. Instituto de Ciencia Animal La Habana, Cuba. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola* 44: 297-300.
- Ruiz R. O. 1995. Agroecosistema; el termino, concepto y su definición bajo el enfoque agroecológico y sistémico. En: II Seminario Internacional de Agroecología. U.A.CH. pp 1-9.
- Russo O., y Botero, R. 2005. El componente arbóreo como recurso forrajero en los sistemas silvopastoriles. Escuela de agricultura de la región húmeda. San José Costa Rica. <http://www.produccion-animal.com.ar/> [Consulta 17/10/2016].
- Salisbury F. B., W. Ross C. 1994. Fisiología vegetal. Grupo Editorial Iberoamericana S.A. México D.F. p 759.
- Sanderson M. A., Goslee, C.S., Soder, K. J., Skinner, R.H., Tracy, B.F., & Deak, A. 2007. Plant species diversity, ecosystem function, and pasture management—A perspective. *Canadian Journal Science* 87: 479-487.
- Santana R. M. O., J. D. Valencia R., y C. A. Díaz D. 1999. Memoria: Evaluación de tres sistemas silvopastoriles de guayava dulce (*Sidium guajava*), cañafistola (*Peltophorum dubium*) Y Guayava-cañafistola, con *Brachiaria humidicula* en el bajo Cauca Antioqueño. Informe Técnico Código: 2.3.4.04.01.99. Editorial piloto. Corpoica-Caucasia, Antioquia. Universidad Nacional de Colombia-Medellín, Pronatta. p 79.
- Santos M. C. S., Lira, M. A., Tabosa, J. N., Mello, A. C. L. and Santos, M. V. F. 2011. Responce of Pennisetum clons to periods of controlled hydric restriction. *Archivos de Zootecnia* 60: 31-42.
- Sarwatt S. V., Mussa, M. A., y Kategile, J. A. 1989. The nutritive value of ensiled forages cut at three stages of growth. *Animal Feed Science and Technology* 22: 237-245.

- SAS (Statistical Analysis System). 2010. SAS/STAT, User's guide Version 4.3.0. SAS Institute Inc. Cary, NC, USA.
- Schenk J. H. 2006. Root competition: beyond resource depletion. *Journal Ecology* 94: 725-739.
- Sellers P.J., Mintz, Y.C. S., Sud, Y.E.A. and Dalcher, A. 1986. A simple biosphere model (SiB) for use within general circulation models. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 43: 505-531.
- Shelton H., Lowry J., Gutteridge R., Bray R., and Wildin J. 1991. Sustaining productive pastures in the tropics 7. Tree and shrub legumes in improved pastures. *Tropical Grasslands* 25: 119-128.
- Siegler D. S., Ebinger, J. E. 1988. *Acacia macracantha*, *A. pennatula* and *A. cochliacantha* (Fabaceae: Mimosoidae) species complexes in Mexico. *Systematic Botany* 13: 7-15.
- Siegler D. S. y J. E. Ebinger. 2005. New combinations in the genus *Vachellia* (Fabaceae: Mimosoideae) from the New World. *Phytologia* 87: 139-178.
- Sinoquet H. and R. M. Caldwell. 1995. Estimation of light capture and partitioning in intercrop systems. In: *Ecophysiology of tropical intercropping*. Sinoquet, H., P. Cruz. (eds). Institut National Recherche Agronomique (INRA) editions. Paris, France. pp 79-97.
- Singh P., y Upadhyaya, S. D. 2001. Biological interaction in tropical grassland ecosystems. Structure and function in agroecosystem design and management. p 113.
- Sibbald A. R. and Sinclair, F.L. 1990. A review of agroforestry research in progress in the U.K. *Agroforestry Abstracts* 3: 149-164.
- Somarriba E. 1990. Pasture growth and Floristic composition under the shade of guajava (*psidium guajava*) trees in Costa Rica. *Agroforestry Systems* 6: 153-162.
- Sprague V. y D. Mac Cloud. 1976. Los Factores Climatológicos en la Producción de Forrajes. In: *Forrajes*. Hughes, Heath y Metcalfe (edt.) C.E.C.S.A. 6° Impresión. pp 397-404.
- Thevathasan N. V. and Gordon, A.M. 2004. Ecology of tree intercropping systems in the North temperate region: experiences from Southern Ontario, Canada. *Agroforestry Systems* 61: 257-268.
- Torquebiu E. F. 2000. Una perspectiva renovada en conceptos agroforestales y clasificación. *Comptes Rendus de l'Academie des Science de la serie III-Ciencias de la vida* 323: 1009-1017.
- Torres A., Zerpa A. y Romero R. 2002. Análisis fenológico cuantitativo, producción de biomas y efecto en la calidad de la leche bovina de dos modalidades de siembra de bancos de *Leucaena leucocephala* Lam de Wit en la zona baja del estado Trujillo. *Revista científica* 12 (suplemento 2): 497-501.

- USDA ARS. 2015. Programa Nacional de Recursos Genéticos. *Red de Recursos de Germoplasma de la Información - (GRIN)* [base de datos en línea]. Laboratorio Nacional de Recursos de Germoplasma, Beltsville, Maryland. URL: <http://www.ars-grin.gov/ cgi-bin / NPGS / html / taxon.pl? 450.080> (16 de marzo de 2015).
- Van Gigch J. P. 1990. Teoría general de sistemas. Editorial Trillas, México. pp 15-43.
- Valladares F., Wright S. J., Lasso E. Kittajima K. y Pearcy R. W. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology* 81: 1925-1936.
- Valladares F. 2006. La disponibilidad de luz bajo dosel en los bosques y matorrales Ibéricos estimada mediante fotografía hemisférica. *Ecología* 20: 11-30.
- Vargas B. R. 2002. Pastos y forrajes. Serie Tecnología Agropecuaria 6. Instituto Colombiano para el Fomento de la Educación Superior (ICFES). Editorial Guadalupe. Bogotá. Colombia. pp 116-112.
- Velázquez M. M. 2008. Composición de la dieta y conductas del pastoreo de terneras (*Bous Taurus x Bos indicus*) en un sitio con vegetación secundaria en el norte de Veracruz. Tesis Maestro en Ciencias. Programa en Recursos Genéticos y Productividad en ganadería. Colegio de Postgraduados Campus Montecillo. p 59.
- Vélez G., y F. Moreno. 1993. Principios de agrosilvicultura. *In: Crónica Forestal y del Medio Ambiente*. Universidad Nacional de Colombia. Medellín, Colombia. pp 43-57.
- Verdecia D. M., R. S. Herrera, J. L. Ramírez, I. Leonard, R. Bodas, S. Andrés, F.J. Giráldez, Y. Álvarez y S. López. 2012. Valoración nutritiva del *Panicum maximum* cv. Mombaza en las condiciones climáticas del Valle del Cauto, Cuba. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola* 46: 97-101.
- Verdú M., y Valiente-Banuet, A. 2008. The Nested Assembly of Plant Facilitation Networks Prevents Species Extinctions. *The American Naturalist* 172: 751-760.
- Vertessy R. A., Benyon, R. G., O'sullivan, S. K. and Gribben, P. R. 1995. Relationships between stem diameter, sapwood area, leaf area and transpiration in a young mountain ash forest. *Tree Physiology*, 15: 559-567.
- Vílchez B., Chazdon R. L., and Brenes Á. R. 2004. Fenología reproductiva de cinco especies forestales del bosque secundario tropical. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú* 1: 1-10.
- Villa-Herrera, A. 2009. Productividad del sistema silvopastoril con *Guazuma ulmifolia* Lam. Y la utilización de la especie en los agroecosistemas de angostillo, Veracruz. Tesis de Maestría en Ciencias. Programa de agroecosistemas Tropicales. Colegio de Posgraduados, Campus Veracruz. Veracruz, México. p 41.
- Von Bertalanffy L. 1976. El significado de la teoría de sistemas. *En: la teoría general de sistemas*. Fondo de la cultura económica, S.A de C.V. México. pp 30-53.

- Walters R. G. 2005. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *Journal of Experimental Botany* 56: 435-447.
- Young A. 1987. Soil productivity, soil conservation and land elevation. *Agroforestry Systems*. 5: 227-2991.
- Yang W., B. Tan, D. Huang, M. Rautiainen, N. V. Shabanov, Y. Wang, J. L. Privette, K. F. Huemmrich, R. Fensholt, I. Sandholt, M. Weiss, D. E. Ahl, S. T. Gower, R. R. Nemani, Y. Knyazikhin, and R.B. Myneny. 2006. MODIS leaf area index products: from validation to algorithm improvement. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 44: 1885-1898.
- Zelada E. S. 1996. Tolerancia a la sombra de especies forrajeras herbáceas en la zona Atlántica de Costa Rica. Tesis Magister Scientiae en Agroforestería Tropical. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Turrialba, Costa Rica. p 87.