



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

**INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA DE INVESTIGACIÓN EN
CIENCIAS AGRÍCOLAS**

CAMPUS VERACRUZ

POSTGRADO EN AGROECOSISTEMAS TROPICALES

**CRECIMIENTO, RENDIMIENTO Y CALIDAD NUTRITIVA DE
GRAMÍNEAS BAJO EL DOSEL DE ÁRBOLES LEGUMINOSOS**

EN EL TRÓPICO SUBHÚMEDO

PERSIA DE GANTE RAMÍREZ

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

TEPETATES, MANLIO FABIO ALTAMIRANO, VER.

10 de abril de 2018

La presente tesis, titulada: **Crecimiento, rendimiento y calidad nutritiva de gramíneas bajo el dosel de árboles leguminosos en el trópico subhúmedo**, realizada por la alumna: **Persia De Gante Ramírez**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS

AGROECOSISTEMAS TROPICALES

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO: _____


DRA. SILVIA LÓPEZ ORTIZ

ASESOR: _____


DRA. MÓNICA DE LA CRUZ VARGAS MENDOZA

ASESOR: _____


DR. JUAN DE DIOS GUERRERO RODRÍGUEZ

ASESOR: _____


DRA. MARÍA DE LA LUZ AVENDAÑO YÁÑEZ

Tepetates, Veracruz, México, 10 de abril de 2018.

CRECIMIENTO, RENDIMIENTO Y CALIDAD NUTRITIVA DE GRAMÍNEAS BAJO EL DOSEL DE ÁRBOLES LEGUMINOSOS EN EL TRÓPICO SUBHÚMEDO

Persia De Gante Ramírez, M.C.

Colegio de Postgraduados, 2018

Se evaluó el efecto del dosel de *Vachellia pennatula* y *Lysiloma acapulcense* sobre el comportamiento de *Megathyrsus maximus*, *Hyparrhenia rufa* y *Andropogon gayanus*, en tres épocas del año. Las gramíneas se establecieron en parcelas (3.4 m²) a pleno sol (n=8), bajo *V. pennatula* (n=4) y *L. acapulcense* (n=4). Se monitoreó los cambios en las parcelas, incluyendo la densidad foliar, las condiciones de luz, la humedad en suelo y la respuesta de las gramíneas. Los árboles tuvieron más densidad foliar en lluvias (1.75 m) y nortes (1.54 m, P<0.05) que en seca (0.82 m), pero, *L. acapulcense* mantuvo mayor follaje durante el año (P<0.05). Aunque ambas especies interceptaron la misma cantidad de luz (P>0.05), *L. acapulcense* mantuvo mayor humedad en el suelo (P<0.05). El área basal de las plantas disminuyó 40% en sombra (P<0.05), *M. maximus* e *H. rufa* mantuvieron su altura sin importar la condición de luz (48.1 y 50.2 cm, respectivamente), y *A. gayanus* fue más alto en sol (59.7 cm, P<0.05). En todas las condiciones de luz, *M. maximus* tuvo más área foliar (P<0.05). La biomasa total difirió entre gramíneas dependiendo de la condición y la época (P<0.0001) aunque solo se observaron diferencias en lluvias, cuando hubo mayor biomasa en pleno sol (82.1 a 187.2 g MS 0.8 m⁻²) y tendió a disminuir más bajo *L. acapulcense* (48.4 a 53.0 g MS 0.8 m⁻²); la biomasa de hojas de *M. maximus* e *H. rufa* fue similar en ambas condiciones de sombra (P>0.05) y *A. gayanus* fue menor bajo *L. acapulcense* (P<0.05). La sombra incrementó el contenido de proteína cruda (P<0.05), y fibra detergente neutro y ácido solo difirieron entre especies de gramíneas (P<0.05). Mientras que Lignina no varió entre gramíneas ni condiciones (P>0.05). La sombra de ambas especies de árboles modificó las condiciones para el crecimiento de las tres gramíneas durante la temporada de crecimiento, pero la intensidad de este efecto dependió de la gramínea y la especie de árbol asociadas. La proteína cruda en la biomasa aumentó bajo la sombra independientemente de la especie arbórea.

Palabras clave: asociación leñosa-herbácea, interacción, morfología de gramíneas, biomasa forrajera, sistema silvopastoril.

GROWTH, PRODUCTIVITY AND NUTRITIOUS QUALITY OF GRASSES UNDER THE CANOPY OF LEGUMINOUS TREES IN THE SUB-HUMID TROPICS

Persia De Gante Ramírez, MC

Colegio de Postgraduados, 2018

Canopy effects from *Vachellia pennatula* and *Lysiloma acapulcense* on the productivity of *Megathyrus maximus*, *Hyparrhenia rufa* and *Andropogon gayanus* were evaluated at three seasons over one year. The grasses were established in 3.4 m² plots, in full sun (n=8), under canopy of *V. pennatula* (n=4) and *L. acapulcense* (n=4). Changes in the plots were monitored including foliage density, light conditions, soil moisture and grasses response. While the trees had greater foliage density during the rainy (1.75 m) and windy seasons (1.54 m; P<0.05), than in dry (0.82 m), *L. acapulcense* maintained more foliage throughout the year (P<0.05). Although both species intercepted the same amount of light (P>0.05), soils under *L. acapulcense* canopies were more humid (P<0.05). Grass basal area decreased by 40% in shade (P<0.05); *M. maximus* and *H. rufa* maintained their height regardless of light levels (48.1 and 50.2 cm, respectively), and *A. gayanus* was taller in sun (59.7 cm, P<0.05). *Megathyrus maximus* had greater leaf area across light conditions (P<0.05). Total biomass differed among grass species depending on sun or shade, and season (P<0.0001), but the interaction was observed only in the rainy season, when there was greater biomass in full sun (82.1 to 187.2 g DM 0.8 m⁻²), values for *L. acapulcense* were at their lowest (48.4 to 53.0 g MS 0.8 m⁻²). Leaf biomass for *M. maximus* and *H. rufa* was similar in both shade (P>0.05), and *A. gayanus* had lower leaf biomass under *L. acapulcense* (P<0.05). Canopy shade increased crude protein content (P<0.05), neutral detergent fiber and acid detergent fiber only differed among grass species (P<0.05). While lignin did not vary among grass species, or between sun and shade (P>0.05). Canopy shade from both tree species impaired growth of the three grasses during the growing season, but the extent of this effect depended on the species of grass and tree in each association. Crude protein and leaf biomass increased under shade, regardless of the tree species involved.

Key words: woody-herbaceous association, interaction, grass morphology, forage biomass, silvopastoral system.

Dedico este trabajo a Dios, fuente de amor, fe y sabiduría.

Gracias por trazar mi camino y poner a las personas

indicadas en él.

También a mi hermosa familia: Ciro, Nezhy Jalil y Eric,
razón de mi esfuerzo y lucha constante. Los amo.

“El primer trago de la copa de las ciencias naturales te volverá
ateo; pero en el fondo de esa copa te espera Dios”

Werner Karl Heisenberg (Nobel de Física)

AGRADECIMIENTOS

A mis padres, Alicia Ramírez y Justo Degante Degante, por su amor, apoyo y enseñanzas.

A mis hermanos Lupicino, Crisino, Servando, Hilario, Cuadrato y Creta, por su cariño, solidaridad y por ser siempre mi ejemplo. También a mis cuñadas y sobrinas (os) por todos los momentos compartidos.

A mis suegros Priscila[†] y Ciro, y a mis cuñadas y cuñado, especialmente a Rocío y Aida, por su fraternidad, apoyo y por ser nuestra segunda familia.

Al Colegio de Postgraduados Campus Veracruz, por la oportunidad de realizar mis estudios de Maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por su apoyo en la obtención de beca de manutención.

A mi consejo particular: Dra. Silvia López Ortiz, Dra. Mónica de la Cruz Vargas Mendoza, Dr. Juan de Dios Guerrero Rodríguez y Dra. María de la Luz Avendaño Yáñez, gracias por su gran calidez humana, confianza y conocimientos compartidos.

Al Sr. Jorge Melchor por permitir el desarrollo del trabajo experimental en su parcela, y a las personas que colaboraron en el desarrollo de esta investigación: Maira, Nacho y su familia, a los compañeros: Diana, Eleonora, Lucero, Nancy, Salomé, Manuel, Sergio, Iván y Osmar. Al personal de campo del COLPOS Campus Veracruz, especialmente a Olivia e Iván.

A todas esas personas especiales que han contribuido en mi desarrollo profesional y personal, entre ellas amigas (os) y profesores (as) de preparatoria, universidad y postgrado, gracias por sus palabras y enseñanzas.

CONTENIDO

	Página
1. INTRODUCCIÓN	1
2. MARCO TEÓRICO CONCEPTUAL	3
2.1. Enfoque sistémico y enfoque de agroecosistemas	3
2.2. Agroforestería	4
2.2.1. Sistemas silvopastoriles	6
2.2.1.1. Árboles dispersos en potreros.....	7
2.3. Interacción leñosa - herbácea en pastizales	7
2.3.1. Competencia	8
2.3.2. Facilitación	9
2.4. Fijación biológica de nitrógeno en los árboles leguminosos y su efecto en las gramíneas	10
2.5. Factores ambientales que tienen efecto sobre el crecimiento de las gramíneas..	10
3. MARCO TEÓRICO REFERENCIAL	12
3.1. Gramíneas tropicales	12
3.1.1. <i>Megathyrsus maximus</i> (Jacq.) B. K. Simon & S. W. L. Jacobs	12
3.1.2. <i>Hyparrhenia rufa</i> (Ness) Stapf	13
3.1.3. <i>Andropogon gayanus</i> Kunth	15
3.2. Árboles leguminosos	16
3.2.1. <i>Lysiloma acapulcense</i> (Kunth) Benth	16
3.2.2. <i>Vachellia pennatula</i> (Schltdl. & Cham.) Seigler & Ebinger	17
3.3. Efecto de la sombra en las gramíneas	19
4. HIPÓTESIS Y OBJETIVO	21
4.1. Hipótesis	21
4.2. Objetivo	21
5. MATERIALES Y MÉTODOS	22
5.1. Área de estudio y sitio experimental	22
5.2. Diseño experimental	23
5.3. Establecimiento de las parcelas experimentales	25
5.4. Procedimiento experimental	26
5.4.1. Monitoreo de las condiciones de pastizal.....	26
5.4.2. Variables de respuesta en las gramíneas.....	27
5.5. Análisis estadístico.....	28
6. RESULTADOS	29
6.1. Condiciones presentes en el sistema.....	29
6.2. Morfología de las gramíneas.....	32

6.3.	Rendimiento y calidad nutritiva de las gramíneas.....	35
7.	DISCUSIÓN	40
8.	CONCLUSIONES	45
9.	RECOMENDACIONES	46
10.	LITERATURA CITADA	46

LISTA DE CUADROS

		Página
Cuadro 1.	Características dasonómicas de los árboles <i>Vachellia pennatula</i> y <i>Lysiloma acapulcense</i> utilizados en la investigación.....	23
Cuadro 2.	Radiación fotosintéticamente activa bajo el dosel de <i>Vachellia pennatula</i> , <i>Lysiloma acapulcense</i> y a plena luz solar, en épocas seca, lluvias y nortes.....	31
Cuadro 3.	Área basal (cm ²) de <i>Andropogon gayanus</i> , <i>Hyparrhenia rufa</i> y <i>Megathyrsus maximus</i> bajo la sombra de <i>Vachellia pennatula</i> , <i>Lysiloma acapulcense</i> y a plena luz solar.....	33
Cuadro 4.	Altura (cm) de <i>Andropogon gayanus</i> , <i>Hyparrhenia rufa</i> y <i>Megathyrsus maximus</i> bajo la sombra de <i>Vachellia pennatula</i> , <i>Lysiloma acapulcense</i> y a pleno luz solar.....	33
Cuadro 5.	Hijatos por macolla en <i>Andropogon gayanus</i> , <i>Hyparrhenia rufa</i> y <i>Megathyrsus maximus</i> bajo la sombra de <i>Vachellia pennatula</i> , <i>Lysiloma acapulcense</i> y a plena luz solar.....	34
Cuadro 6.	Área foliar por hijato (cm ²), largo (cm) y ancho (mm) de hoja de <i>Andropogon gayanus</i> , <i>Hyparrhenia rufa</i> y <i>Megathyrsus maximus</i> bajo la sombra de <i>Vachellia pennatula</i> , <i>Lysiloma acapulcense</i> y a plena luz solar.....	35
Cuadro 7.	Biomasa forrajera total (g MS / 0.8 m ²) de <i>Andropogon gayanus</i> , <i>Hyparrhenia rufa</i> y <i>Megathyrsus maximus</i> bajo la sombra de <i>Vachellia pennatula</i> , <i>Lysiloma acapulcense</i> y a plena luz solar, en época de lluvias, nortes y seca.....	36
Cuadro 8.	Biomasa de hojas (g MS / 0.8 m ²) de <i>Andropogon gayanus</i> , <i>Hyparrhenia rufa</i> y <i>Megathyrsus maximus</i> bajo la sombra de <i>Vachellia pennatula</i> , <i>Lysiloma acapulcense</i> y a plena luz solar en época de lluvias y nortes.....	37
Cuadro 9.	Biomasa de tallos (g MS / 0.8 m ²) en <i>Andropogon gayanus</i> , <i>Hyparrhenia rufa</i> y <i>Megathyrsus maximus</i> bajo la sombra de <i>Vachellia pennatula</i> , <i>Lysiloma acapulcense</i> y a plena luz solar en época de lluvias y nortes.....	38
Cuadro 10.	Producción acumulada (g MS / 0.8 m ² /año) de <i>Andropogon gayanus</i> , <i>Hyparrhenia rufa</i> y <i>Megathyrsus maximus</i> bajo la sombra de <i>Vachellia pennatula</i> , <i>Lysiloma acapulcense</i> y a plena luz solar....	39

Cuadro 11.	Fracciones de fibra en la materia seca de <i>Andropogon gayanus</i> , <i>Hyparrhenia rufa</i> y <i>Megathyrsus maximus</i>	39
------------	--	----

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. <i>Megathyrsus maximus</i> en sombra.....	13
Figura 2. <i>Hyparrhenia rufa</i> a plena luz solar.....	14
Figura 3. <i>Andropogon gayanus</i> a plena luz solar.....	16
Figura 4. <i>Lysiloma acapulcense</i> como árbol disperso en potreros.....	17
Figura 5. <i>Vachellia pennatula</i> en época seca.....	18
Figura 6. Precipitación y temperatura en la zona donde se realizó el experimento, durante junio a diciembre de 2015, enero a diciembre de 2016 y enero a febrero de 2017.....	22
Figura 7. Distribución de las 16 parcelas experimentales dentro del pastizal.....	24
Figura 8. Distribución de las subparcelas experimentales de las gramíneas <i>Hyparrhenia rufa</i> , <i>Megathyrsus maximus</i> y <i>Andropogon gayanus</i> dentro de cada parcela experimental.....	25
Figura 9. Densidad del dosel de <i>Vachellia pennatula</i> y <i>Lysiloma acapulcense</i> , y humedad presente en suelo durante enero a diciembre de 2016 y en enero de 2017.....	30
Figura 10. Radiación fotosintéticamente activa (RFA) y densidad del dosel de <i>Vachellia pennatula</i> , <i>Lysiloma acapulcense</i> y a plena luz solar.....	32

1. INTRODUCCIÓN

La presencia de árboles en los pastizales tiene múltiples beneficios ecológicos. La sombra, la deposición de hojarasca y la fijación de nutrientes como el nitrógeno, generan micrositios en donde se modifican algunos parámetros edáficos, que en su conjunto mejoran las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo (Dohn *et al.*, 2013; Vicente y Legaz, 2000). Dado que los pastizales son la principal fuente de alimento para el ganado y la extracción de nutrientes a través del pastoreo es constante, uno de los mayores beneficios directos de los árboles en estos ambientes, es el mantenimiento de la fertilidad de los suelos (Avendaño-Yáñez *et al.*, 2018, Teklehaimanot y Mmolotsi, 2007; Menezes *et al.*, 2002), la cual a su vez podría contribuir a la productividad del pastizal. Los principales nutrientes favorecidos por la presencia de árboles son carbono, nitrógeno y fósforo (Avendaño-Yáñez *et al.*, 2018; Rusch *et al.*, 2014; Martínez-Atencia, 2013). La mayor disponibilidad de nitrógeno en el suelo permite a las gramíneas acumular una mayor cantidad de este nutriente en su biomasa, que aumenta su calidad nutritiva (Santiago-Hernández *et al.*, 2016; Gamboa-Morillo, 2009), y que puede compensar el efecto de la interferencia de luz del dosel.

En los sistemas silvopastoriles, los árboles interactúan con las gramíneas constantemente a través del año. La fenología de los árboles, la arquitectura de sus copas (Bahamonde *et al.*, 2012) y la permanencia o caída del follaje definen las variaciones en el sombreado a través del año (Gamboa-Morillo, 2009), que modifican la cantidad de radiación fotosintética disponible para las plantas bajo el dosel, así como la retención de humedad en el suelo (Pezzopane *et al.*, 2015). De esta forma se alteran la tasa fotosintética y la morfogénesis de las gramíneas bajo el dosel (Medinilla-Salinas *et al.*, 2012; Navarro y Villamizar, 2012), por lo que permanecen mayor tiempo en estado vegetativo (Soares *et al.*, 2009) y tienden a

elongar sus tallos y hojas, mientras que incrementan su área foliar específica pero con una baja masa foliar (Lambers *et al.*, 2008).

En los agroecosistemas, el estudio de las interacciones biológicas y ecológicas es de vital importancia porque genera conocimientos que derivan en herramientas de manejo de la diversidad vegetal asociada a cultivos y pastizales, con el fin de favorecer las interacciones positivas. Los beneficios de las interacciones entre los árboles y las gramíneas son más evidentes en los ambientes donde existen mayores limitaciones de recursos como humedad y nutrientes (Dohn *et al.*, 2013); sin embargo, la especie de árbol también modifica la intensidad y el efecto de la interacción, dadas las diferencias en sus rasgos, estrategias e historia natural (Alvarez-Díaz *et al.*, 2016), así como en sus funciones ecológicas (Rush *et al.*, 2014; Martínez-Atencia, 2013).

En las zonas secas del trópico mexicano, las gramíneas *Megathyrsus maximus* (Jacq.) B. K. Simon & S. W. L. Jacobs (anteriormente *Panicum maximum* Jacq.), *Hyparrhenia rufa* (Ness) Stapf y *Andropogon gayanus* Kunth, son especies utilizadas en áreas destinadas al pastoreo de ganado, porque se adaptan a las condiciones ambientales adversas y de manejo que persisten en estos lugares (Bautista-Tolentino *et al.*, 2011). La asociación de gramíneas con árboles de *Vachellia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Seigler & Ebinger, antes *Acacia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Benth y *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth, ocurre de manera natural en los pastizales y éstos son conservados por su importancia cultural (Suárez-Islands *et al.*, 2012), formando sistemas silvopastoriles inducidos por las condiciones ambientales y el manejo (Bautista-Tolentino *et al.*, 2011).

Los estudios realizados en sistemas silvopastoriles se han enfocado en su mayoría, en la evaluación del impacto de la sombra sobre la productividad y calidad nutritiva de gramíneas

y herbáceas que crecen bajo sus copas (Rush *et al.*, 2014; Tedder *et al.*, 2012; East y Felker, 1993; entre otros). Sin embargo, y debido a la complejidad de estos agroecosistemas, pocas investigaciones han analizado el fenómeno de manera sistemática, considerando todas las interacciones presentes (por ejemplo, Belsky, 1992 y Belsky *et al.*, 1993); y otras menos han documentado el efecto del dosel de los árboles en la fisiología y morfología de las gramíneas (Medinilla-Salinas *et al.*, 2012; Quiroz-Martínez, 2017; Armas y Pugnaire, 2005; entre otros), conceptos importantes para el manejo de los pastizales utilizados en la alimentación de ganado.

Esta investigación surge de la pregunta ¿Qué efecto tienen los doseles de *Vachellia pennatula* y *Lysiloma acapulcense* en el crecimiento, rendimiento y calidad nutritiva de las gramíneas *M. maximus*, *H. rufa* y *A. gayanus*? La identificación de la mejor asociación árbol-gramínea, por sus beneficios a las gramíneas, permitirá hacer recomendaciones en el uso y manejo de las especies estudiadas en agroecosistemas con vegetación y ambiente similar.

2. MARCO TEÓRICO CONCEPTUAL

2.1. Enfoque sistémico y enfoque de agroecosistemas

La teoría de sistemas surgió como un enfoque de investigación alternativo a la corriente reduccionista y parte de la premisa de que los sistemas son complejos. El enfoque de sistemas busca encontrarle un orden a la complejidad de los sistemas y le da importancia a todas las interrelaciones que ocurren en cada uno de sus procesos, estas interrelaciones coadyuvan a que el sistema funcione como un ente organizado (García, 2011; Saravia, 1985). Esta teoría se empezó a aplicar en la agricultura durante la década de los sesentas del siglo XX,

probablemente dentro de la economía agrícola. En la aplicación de la teoría de sistemas a los sistemas agrarios, Trebuil (1990) propone una jerarquía en la organización de la agricultura, poniendo en primer plano el ecosistema, con sus componentes e interacciones biológicas y ecológicas. En el segundo, la crianza de animales y cultivo de plantas, y en el tercer plano a los agroecosistemas, antes de los sistemas agrarios. Los agroecosistemas son una conceptualización de los sistemas de producción agropecuarios, en los cuales, el hombre pasa a ser un integrante del agroecosistema para su estudio y diseño. Este administrador de recursos, actúa como un sistema de conciencia (Casanova *et al.*, 2016) que toma decisiones sobre cómo manejar los componentes (agua, suelo, plantas, animales y otros recursos) considerando el contexto ecológico y biofísico de su entorno con la finalidad de obtener productos y servicios. Un sistema agroforestal puede abordarse como un agroecosistema conformado por varios subsistemas, entre ellos el forestal, producción de forraje u otros cultivos, y pecuario, los cuales interactúan constantemente. A su vez, los subsistemas están integrados por varios elementos. Así, el subsistema de producción de forraje lo conforman árboles y arbustos forrajeros, gramíneas, leguminosas y otras herbáceas. La presente investigación se enfoca al estudio del efecto de las interacciones de árboles y gramíneas en un paisaje de pastizal dentro de un ecosistema de bosque tropical subhúmedo.

2.2. Agroforestería

La agroforestería es un sistema de manejo de la tierra que integra especies vegetales leñosas (árboles, arbustos, palmas, bambú, etc.) y no leñosas con cultivos o animales, en la misma unidad de suelo; los arreglos de los componentes pueden ser de tipo espacial o tener una secuencia temporal (ICRAF, 1990). El término agroforestería en un sentido amplio, hace

referencia al conjunto de prácticas y tecnologías productivas (tradicionales o no) con gran potencial para la conservación de tierras (Ospina, 2004a).

En los sistemas agroforestales (SAF), se reconoce la existencia de interacciones biológicas entre sus componentes (leñosos, no leñosos y animales), las cuales pueden ser variables en magnitud y tener efectos positivos, negativos o neutrales. Las prácticas y tecnologías agroforestales buscan validar y maximizar los beneficios de las interacciones entre suelo, plantas, animales, ambiente y el hombre (Jiménez y Muschler, 2001), con fines económicos y ambientales.

Los criterios de clasificación de los SAF más frecuentes se basan en la estructura o función de los sistemas, las zonas agroecológicas donde son practicados o con posibilidad de adoptarse y el escenario socioeconómico (nivel social, tecnológico y de producción de la tecnología agroforestal). Sin embargo, la clasificación estructural es la más utilizada porque facilita la identificación de los sistemas, de ella se derivan los sistemas agrosilviculturales (cultivos con especies leñosas), sistemas silvopastoriles (SSP, especies leñosas con pasturas y animales) y sistemas agrosilvopastoriles (cultivos con especies leñosas, pasturas y animales) (Ospina, 2004a; Jiménez y Muschler, 2001), los cuales a su vez pueden presentar diversos tipos de tecnologías y prácticas agroforestales distribuidas en un contexto espacio-temporal.

La implementación de árboles en las pasturas representa una tecnología agroforestal que consiste en la utilización de especies leñosas solitarias o agrupadas en pasturas (naturales o artificiales), las cuales pueden recibir pastoreo directo o cortes periódicos (Ospina, 2004b). Por otro lado, las prácticas agroforestales son el manejo agroforestal particular de una localidad o cultura (sistema Taungya y huertos caseros). Ejemplos de sistemas

agrosilviculturales son el barbecho mejorado, cultivos en callejones, jardines multiestratos, árboles de uso múltiple en tierras de cultivo, cultivos perennes con plantaciones de árboles, cortinas rompevientos, setos vivos y áreas de producción de leña. Los árboles en pastizales, bancos de proteína o energía y las plantaciones con pastos y animales son sistemas silvopastoriles. Mientras que, los huertos caseros con animales, setos leñosos de uso múltiple (entre ellos ramoneo), apicultura con árboles, acuaforestería y bosquetes de uso múltiple, son ejemplos de sistemas agrosilvopastoriles (CONAFOR y UACH, 2013).

2.2.1. Sistemas silvopastoriles

Los SSP son asociaciones de especies leñosas con pasturas y animales en una misma área. En las regiones tropicales, la implementación de SSP es una práctica alternativa a los sistemas de pastoreo basados en monocultivos de pastos; pueden incluir especies leñosas en callejones, pastoreo en plantaciones de árboles maderables o frutales, cercas vivas, cortinas rompevientos, bancos forrajeros y árboles o arbustos dispersos en potreros.

Estos sistemas silvopastoriles pueden ser estudiados como sistemas dinámicos, debido a que sus componentes biológicos interactúan con factores abióticos y socioeconómicos (Delgado y Ramírez, 2008), que les permite evolucionar en la medida en que estas relaciones se consolidan. Las entradas del sistema son la precipitación, radiación solar, bióxido de carbono y nitrógeno atmosférico, además de fertilizantes y otros agroquímicos (si son utilizados). La suma de todos los productos obtenidos en este sistema, como la carne, leche, madera, leña, miel, postes, etc., son las salidas del sistema (Palma, 2005).

2.2.1.1. Árboles dispersos en potreros

Los árboles dispersos en potreros son una práctica agroforestal que predomina en los sistemas de producción pecuaria del trópico (Fuentesalba y González, 2016). El origen de esos árboles puede ser diverso, sin embargo, frecuentemente provienen de la vegetación nativa y son producto de la regeneración natural. El establecimiento de los árboles es favorecido por la dispersión de semillas por el viento, el ganado, las aves, u otras especies silvestres (Tobar e Ibrahim, 2008). Sin embargo, los gestores del agroecosistema silvopastoril son quienes deciden que especies conservan mediante el chapeo-selectivo (Hernández-Huerta *et al.*, 2006). Los árboles que prevalecen en áreas con actividad ganadera son con frecuencia aquellos con valor cultural para los productores (Suárez-Islas *et al.*, 2012; Camacho, 2016), específicamente los multipropósito (Román *et al.*, 2016). Los árboles dispersos en los potreros pueden ser la modalidad más abundante de sistemas silvopastoriles; sus beneficios son diversos, desde proporcionar sombra al ganado, forraje y frutos durante la época de baja producción de herbáceas; así como la obtención de postes y leña (Tobar e Ibrahim, 2008) y servicios ambientales (Ibrahim y Mora-Delgado, 2006).

2.3. Interacción leñosa-herbácea en pastizales

Las interacciones ecológicas son sucesos complejos entre organismos vivos, medio ambiente y procesos biológicos. En los pastizales, los árboles modifican la cantidad de luz incidente (Sánchez-Jardón *et al.*, 2010), la temperatura, la disponibilidad de humedad en el suelo (Pezzopane *et al.*, 2015) y algunas características fisicoquímicas del mismo (Belsky, 1992; Avendaño-Yáñez *et al.*, 2018). Las variaciones que se producen con la presencia de los árboles en los pastizales son moduladas por factores inherentes a la especie de árbol, entre ellos sus características biológicas (tamaño, estructura de la copa y fenología de la especie),

su manejo (arreglo espacial en el que se encuentran y densidad de plantas) (Scholes y Archer, 1997), y el contexto ambiental donde se desarrollan (Delgado y Ramírez, 2008; García-Cervigón *et al.*, 2013). Estos cambios pueden generar efectos positivos, negativos o neutrales en las gramíneas que crecen bajo el dosel arbóreo. Entre los efectos positivos, se ha encontrado que los árboles incrementan el contenido de nutrientes en suelo y gramíneas (Quiroz-Martínez, 2017; East and Felker, 1993; Belsky, 1992 y Belsky *et al.*, 1993). Mientras que, el efecto de la sombra en la producción de biomasa de las gramíneas se ha reportado como negativo (Rusch *et al.*, 2014; Medinilla-Salinas *et al.*, 2013), positivo (East and Felker, 1993) y neutral (Quiroz-Martínez, 2017).

2.3.1. Competencia

Las interacciones de competencia entre plantas se producen cuando al menos una planta presente en una comunidad vegetal, tiende a reducir uno o más recursos (radiación solar, agua, nutrientes y espacio); afectando el crecimiento, supervivencia o el rendimiento reproductivo de al menos otro individuo (García-Barrios, 2003). El cambio en la cantidad y distribución de los recursos puede afectar directa o indirectamente a las plantas en desventaja. Así, los ambientes con restricción moderada de recursos (agua y nutrientes) permiten la coexistencia entre especies. Sin embargo, cuando la disponibilidad de recursos es crítica, la competencia entre especies es elevada, los individuos realizan adecuaciones morfológicas, fisiológicas o bioquímicas para mejorar su desempeño (Barbour *et al.*, 1999). La competencia entre plantas puede ser aérea, la cual generalmente es causada por bajos niveles de radiación; o subterránea, en la que el sistema radical compite por la obtención de agua y nutrientes del suelo (Lambers *et al.*, 2008). En los sistemas silvopastoriles, la principal interacción entre especies es el sombreado de los árboles, que reduce la radiación fotosintéticamente activa

(400 a 700 nm). Las plantas que crecen a la sombra elongan sus hojas (Gómez *et al.*, 2012) y tallos e invierten más recursos en la formación de área foliar de baja densidad (Lambers *et al.*, 2008), e incluso algunas especies conservan estas estructuras por más tiempo, pero disminuyen el brote de nuevos hijatos. Por otro lado, la competencia subterránea de árboles y gramíneas es más probable durante la fase juvenil de las leñosas (Armas y Pugnaire, 2005), o bien, cuando los árboles tienen raíces superficiales que coinciden en el espacio del sistema radicular de las gramíneas (ICRAF, 2000).

2.3.2. Facilitación

Las interacciones de facilitación entre plantas se producen cuando uno de los organismos involucrados mejora el desempeño del otro (supervivencia, crecimiento, vigor o reproducción), sin que este último cause daño alguno a su benefactor (Stachowicz, 2001). El efecto facilitador puede ser directo, de planta a planta (por ejemplo las plantas nodrizas), o indirecto, cuando se involucra una tercera especie, por ejemplo cuando una especie se beneficia de la proximidad de otra que resulta muy atractiva a los polinizadores (García-Barrios, 2003). En ambientes con mayor restricción de recursos los efectos de la facilitación son más notorios (hipótesis de gradiente de estrés; Bertness y Callaway, 1994). Por lo que, en lugares con estacionalidad de las precipitaciones, la redistribución hidráulica y la reducción de las altas temperaturas bajo los árboles son importantes en el crecimiento o sobrevivencia de las gramíneas durante la época seca, mientras que en temporada de lluvias, la luz es el factor limitante de la producción primaria bajo el dosel arbóreo (Dohn *et al.*, 2013). Por otro lado, en ambientes donde el recurso limitante son los nutrientes en el suelo, los árboles pueden generar islas de fertilidad (Avendaño-Yáñez *et al.*, 2018), que indirectamente benefician a la vegetación herbácea bajo su dosel.

2.4. Fijación biológica de nitrógeno en los árboles leguminosos y su efecto en las gramíneas

Los árboles leguminosos fijan nitrógeno mediante su asociación con bacterias de los géneros *Rizhobium*, *Bradyrhizobium*, *Synorhizobium*, *Azorhizobium*, y *Mesorhizobium*, principalmente (Fernández-Pascual *et al.*, 2002; Moreira, 2012). Esta interacción entre las bacterias y leguminosas se conoce como simbiosis, cuyo resultado es el beneficio de ambas especies. Las bacterias modifican el nitrógeno atmosférico en una forma que la planta puede utilizar y ésta a cambio le proporciona al microorganismo carbono para su crecimiento (Ferrari y Wall, 2004). Por su parte, los árboles leguminosos pueden beneficiar el crecimiento de las herbáceas vecinas al transferir nitrógeno vía exudación radicular o por redes miceliales (Jalonen *et al.*, 2009). La cantidad de nitrógeno fijado por árboles leguminosos varía entre especies. Por ejemplo, en el este y sur de África las leguminosas *Gliricidia sepium*, *Sesbania sesban* y *Tephrosia vogelii* que son intercaladas con maíz, aportan de 50 a 200 kg N ha⁻¹ y con ello se aumentan los rendimientos de maíz de dos a tres veces (Garrity, 2004). El incremento en los rendimientos de gramíneas asociados a leguminosas, como en el contenido de proteína cruda es común en suelos no fertilizados (Rosenstock *et al.*, 2014), y se explica por una mayor disponibilidad de nutrientes, principalmente nitrógeno.

2.5. Factores ambientales que tienen efecto sobre el crecimiento de las gramíneas

En los pastizales, la producción primaria es determinada por factores ambientales como la radiación, temperatura y disponibilidad de agua y nutrientes (Amorim y Perozo, 2013). La temperatura influye en la producción de biomasa aérea de manera directa, ya que los procesos bioquímicos internos de las gramíneas son más intensos bajo temperaturas óptimas (entre 35 y 40°C para las gramíneas tropicales); mientras que la fijación de nitrógeno y la

mineralización son respuestas indirectas a la fluctuaciones de temperatura (Romero, 2008). Cuando la planta está sometida a estrés por altas temperaturas su respuesta es la transpiración excesiva y si el incremento en la temperatura es prologado, la planta recurre al mecanismo dinámico de cierre y apertura de estomas para contrarrestar la pérdida de agua, lo cual ocurre principalmente en época seca (Barceló *et al.*, 2001; Romero, 2008). Otro efecto fisiológico directo en respuesta al estrés térmico por altas y bajas temperaturas es la inhibición enzimática, que causa baja producción y almacenamiento de azúcares en las plantas (Del-Pozo, 2002). Asimismo, la temperatura controla la morfogénesis, la tasa de elongación y senescencia de las plantas (Romero, 2008; Del-Pozo, 2002). El agua es un factor esencial en las células de las plantas y en los procesos que ocurren en ella (entre ellos fotosíntesis), es por ello que su disponibilidad y distribución a través del año influyen directamente en la productividad de las gramíneas. El estrés por sequía disminuye el número de células en las hojas y por lo tanto su capacidad de absorber energía solar (por reducción del área foliar), lo que causa en las plantas bajo crecimiento (aéreo y subterráneo) y muerte acelerada (Romero, 2008). Mientras que la disponibilidad de Radiación Fotosintéticamente Activa (distinta en cada época del año) y su absorción, modulan las tasas de crecimiento en las especies vegetales (Romero, 2008). Sin embargo, cuando la radiación es alta puede reducir el crecimiento de las plantas, como consecuencia de la foto-inhibición y cierre de estomas (Tadeo y Gómez-Cadenas, 2013). Las gramíneas también son sensibles a la disponibilidad de nutrientes en el suelo debido a que este suministra 15 de los 20 elementos esenciales para las plantas (P, K, Ca, Mg, Cu, Zn, B, Fe, Mn, Mo, Co, Na, V, Si y N) (Klemmedson y Tiedemann, 1995). Las plantas que crecen en suelos con limitación de nutrientes, tienden a tener una baja tasa de crecimiento, y en consecuencia una baja producción de biomasa.

Asimismo, la baja disponibilidad de nitratos en el suelo ocasiona déficit de compuestos nitrogenados (proteínas) en la parte aérea de la planta (Coyne *et al.*, 1995).

3. MARCO TEÓRICO REFERENCIAL

3.1. Gramíneas tropicales

Las gramíneas tropicales (C4) se distinguen de las gramíneas templadas (C3) por su anatomía foliar especializada (o anatomía de Kranz), la cual le confiere una mayor eficiencia en el uso del agua y alta capacidad fotosintética (Lambers *et al.*, 2008). Las gramíneas con metabolismo C4 son muy eficientes en la transformación de energía solar a química, pero requieren alta radiación solar, por lo que son menos tolerantes a la sombra que las gramíneas tipo C3. Las gramíneas C4 expuestas a la sombra, frecuentemente presentan modificaciones morfológicas como alargamiento de hojas y tallos, además de disminuir el ancho y grosor de sus hojas (INIFAP, 2011; Santiago-Hernández *et al.*, 2016). También es común el aumento del área foliar de las gramíneas, como consecuencia de una mayor proporción en la producción de material foliar respecto a los tallos (Soares *et al.*, 2009; Wong, 1991).

3.1.1. *Megathyrus maximus* (Jacq.) B. K. Simon & S. W. L. Jacobs

Megathyrus maximus es una de las gramíneas tropicales más utilizadas en México. Esta es una especie de crecimiento erecto y amacollado, puede alcanzar hasta 2 m de altura y sus hojas en forma de lanza pueden medir de 15 a 100 cm de longitud por 3.5 cm de ancho (Figura 1). Las plantas son pilosas, su inflorescencia es una panícula de 15 a 60 cm de largo por 25 cm de ancho. Su semilla es fértil con forma elíptica y de alrededor de 2 mm de longitud (INIFAP, 2011). Esta especie es tolerante a la sombra (Odedire y Babayemi, 2008; INIFAP,

2011), y es común encontrarla en combinación con otras gramíneas bajo los árboles en condiciones naturales (Belsky, 1992). Sin embargo, para su establecimiento se recomiendan sitios con un 30 a 50% de sombra y de buena fertilidad (Dias *et al.*, 2016). CIAT (1989) le atribuye un contenido de PC mayor al 8%, y otras fuentes hasta 14% (por ejemplo, Morales-Velasco, 2016). *Megathyrsus maximus* está catalogado como un excelente competidor, sin embargo se reconoce que el efecto de las interacciones entre las gramíneas, los árboles y los recursos puede variar (Dias *et al.*, 2016).



Figura 1. *Megathyrsus maximus* en sombra.

3.1.2. *Hyparrhenia rufa* (Ness) Stapf

La especie *H. rufa* fue una de las primeras especies de origen africano que se introdujeron en el continente americano debido a sus características de rusticidad que se adecuaban al manejo

que se da a las áreas de conversión ganadera, tales como resistencia al fuego, alta competencia y fácil propagación (Murgueitio y Ibrahim, 2004). *Hyparrhenia rufa* es una especie de crecimiento amacollado con tallos delgados de hasta 2.5 m de altura. Sus finas hojas llegan a medir de 30 a 60 cm de largo por 2 a 8 mm de ancho (Figura 2), y su inflorescencia es una panoja de 30 a 80 cm de largo, es una especie tolerante a suelos marginales, delgados, tepetatosos y pedregosos (INIFAP, 2011). Esta especie tiene una alta transpiración y conductancia estomática, por lo que es altamente dependiente de la humedad edáfica y ambiental, reflejándose en la temprana senescencia de sus hojas en temporada seca (Lüttge, 1997).



Figura 2. *Hyparrhenia rufa* a plena luz solar.

3.1.3. *Andropogon gayanus* Kunth

Andropogon gayanus es una gramínea de crecimiento erecto que puede formar macollas de hasta 1 m de diámetro, con tallos de hasta 3 m de altura. Sus hojas pueden alcanzar 1 m de longitud y de 4 a 30 mm de ancho, presenta pubescencias en ambos lados de la hoja y un pseudopecíolo en su base (CIAT, 1989) (Figura 3). Algunos de sus atributos son menor grado de lignificación en comparación con otras especies, adaptación a suelos poco profundos y es resistente a sequías prolongadas por la variación morfológica de sus raíces (INIFAP, 2011). Estos atributos hacen de esta especie una excelente competidora, eficiente en el uso de N, capaz de extraer agua de capas profundas del suelo, mantener un metabolismo activo y fotosintetizar aún ante condiciones desfavorables. La producción de *A. gayanus* se ha reportado un promedio de 15 t MS/ha/año (Morales-Velasco *et al.*, 2016), y un contenido de PC superior a 5.5%, sin exceder el 10%; siendo los valores más altos para plantas jóvenes que no rebasan las 4 semanas de rebrote (Morales-Velasco *et al.*, 2016; CIAT, 1989). La digestibilidad *in vitro* de la materia seca oscila alrededor del 50% (CIAT, 1989).



Figura 3. *Andropogon gayanus* a plena luz solar.

3.2. Árboles leguminosos

3.2.1. *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth.

Lysiloma acapulcense se encuentra en la selva baja y mediana caducifolia, principalmente en suelos rocosos y de baja fertilidad (Cordero y Boshier, 2003), así como vegetación secundaria derivada; se distribuye desde el norte de México hasta Honduras (Andrade, 2007). Es un árbol de porte de pequeño a mediano, puede crecer de 4 hasta 15 m y tener un diámetro a la altura de pecho (DAP) de 75 cm (Figura 4). Florece en marzo y abril, y fructifica de septiembre hasta abril del año siguiente (Camacho-Moreno *et al.*, 2017; Andrade, 2007). En la zona central de Veracruz, México, *L. acapulcense* tiene una alta importancia cultural

(Suárez-Islas *et al.*, 2012) y su uso es importante en la producción de horcones destinados a la construcción. Asimismo, se le encuentra asociado con gramíneas y cultivos de forma natural (Camacho-Moreno *et al.*, 2017; Bautista-Tolentino *et al.*, 2011).



Figura 4. *Lysiloma acapulcense* como árbol disperso en potreros.

3.2.2. *Vachellia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Seigler & Ebinger

Vachellia pennatula es un árbol leguminoso del grupo de las mimosoideas, crece en climas secos y húmedos, su distribución altitudinal va de los 100 a los 900 m.s.n.m. Se le encuentra desde el noroeste de México, hasta Colombia y Venezuela (Rico, 2007). Es una especie muy común en pastizales y de bosques secundarios en la región central del Estado de Veracruz (Purata *et al.*, 1999). Debido a que el ganado funciona como agente dispersor de sus semillas a través del consumo de las vainas, se le considera una especie potencialmente invasora en pastizales. Es un árbol deciduo, pequeño (de 2 a 10m) y espinoso. Las espinas de *V. pennatula*

son cortas y fuertes, de aproximadamente 1 a 1.5 cm de largo (Cordero y Boshier, 2003). El tronco de *V. pennatula* pocas veces rebasa los 25 cm de diámetro y su copa que es de forma plana en la parte superior, se extiende ampliamente (Figura 5). Presenta floración de marzo a agosto y fructificación de junio a febrero (Rico, 2007). La colecta y comercialización de las vainas se ha realizado a pequeña escala, siendo muy apetecibles para el ganado y ricas en proteína, alrededor de 15% (Cervantes-Marín *et al.*, 2015; Purata *et al.*, 1999). El tronco y las ramas se usan como combustible, mientras que en algunos lugares la corteza tiene usos medicinales (García-Núñez y Sánchez-Vélez, 2016).



Figura 5. *Vachellia pennatula* en época seca.

3.3. Efecto de la sombra en las gramíneas

Las gramíneas que crecen a la sombra pueden presentar adecuaciones morfológicas y fisiológicas, las cuales varían en virtud de las condiciones microclimáticas y las interacciones entre las especies involucradas (Soares *et al.*, 2009). Las adecuaciones morfofisiológicas modifican la producción de biomasa, así como su calidad química. Comúnmente, las gramíneas tienden a disminuir su producción de materia seca, la cual se encuentra directamente relacionada a la radiación fotosintéticamente activa (RFA) recibida bajo el dosel de los árboles (Esquivel-Mimenza *et al.*, 2013). Sin embargo, también se ha reportado mayor producción de biomasa de las gramíneas bajo sombra respecto a las que crecen a plena luz solar (East y Felker, 1993). Por otro lado, las gramíneas asociadas con árboles aumentan su calidad nutritiva debido a que estos mejoran la disponibilidad de nutrientes alrededor de su zona de influencia (Ludwing *et al.*, 2008).

Por ejemplo, *Brachiaria decumbens* cv. Basilisk bajo la sombra artificial de propileno (50%) tuvo una mayor altura e índice de área foliar específica respecto a plantas expuestas a 30% de sombra y a plena luz solar (las cuales fueron similares). Sin embargo, la biomasa de plantas cultivadas bajo ambas condiciones de sombra fue similar a la obtenida a plena luz solar (Carrilho *et al.*, 2012). Por su parte, *B. brizantha* disminuyó la producción de biomasa (de 22 a 77%) conforme los niveles de RFA se redujeron (de 64.4 a 27.1% de RFA transmitida) bajo el dosel de seis especies de árboles con diferente cobertura de follaje y altura, mientras que el contenido de proteína cruda (PC) aumentó (de 1.1 hasta 6.8 unidades porcentuales) bajo los árboles en comparación con las plantas a plena luz solar (4.9%) (Esquivel-Mimenza *et al.*, 2013); sin embargo, la PC del forraje cosechado bajo el dosel de *Enterolobium cyclocarpum* fue superior (12.1%).

Megathyrsus maximus cv. Mombaza presentó mayor altura en plena luz solar comparada con su crecimiento bajo el dosel de *Pithecellobium saman*, el ancho de las hojas fue favorecido con la reducción de luminosidad, pero no hubo diferencias en el índice de área foliar, por lo que la producción de materia seca fue superior en condición de sol (Navarro y Villamizar, 2012). La sombra de *Prosopis glandulosa* en ambientes de clima subtropical y semiárido favoreció una mayor producción de *M. maximus* (5,120 kg MS ha⁻¹) en comparación con la cosechada a pleno sol (3,370 kg MS ha⁻¹), así como un mayor contenido de PC en la materia seca, aunque sin diferencia en su digestibilidad entre ambas condiciones (East y Felker, 1993). Los cultivares Mombaza y Tanzania (*M. maximus*), así como los híbridos Oaxaca y Yacaré (género *Urochloa*) disminuyeron su producción bajo la sombra de *Melia azedarach* en un clima cálido húmedo, tanto en época de lluvias (56%) como en nortes (22%), respecto a las plantas cosechadas en pleno sol, pero incrementaron 2.5% su contenido de PC en hojas y 0.8% en tallos (Santiago-Hernández *et al.*, 2016). También se ha evaluado el efecto del dosel de *Gliricidia sepium* en el crecimiento de *M. maximus* en un clima cálido sub-húmedo (Medinilla-Salinas *et al.*, 2013), en esta condición, las plantas elongaron más sus tallos y tuvieron hojas menos fibrosas. Aunque, su calidad químico- nutricional no se alteró y la productividad sólo disminuyó 22% en relación a la obtenida sin cobertura arbórea, concluyendo que el dosel de *G. sepium* afecta a la gramínea solo de forma estacional.

4. HIPÓTESIS Y OBJETIVO

4.1. Hipótesis

Los doseles de *Vachellia pennatula* y *Lysiloma acapulcense*, al generar condiciones distintas de radiación y humedad del suelo a través de las distintas épocas del año, modulan de manera diferencial el crecimiento, producción y calidad nutritiva de las gramíneas bajo su sombra.

4.2. Objetivo

Comparar el efecto del dosel de *Vachellia pennatula* y *Lysiloma acapulcense* sobre el crecimiento, producción y calidad nutritiva de *Megathyrsus maximus*, *Hyparrhenia rufa* y *Andropogon gayanus* en tres épocas del año, en un clima cálido seco.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Área de estudio y sitio experimental

La investigación se llevó a cabo en el Municipio de Paso de Ovejas, Veracruz ubicado en las coordenadas 19° 08' y 19° 22' latitud Norte y 96° 20' y 96° 38' longitud Oeste, a una altitud que varía entre 20 y 400 m.s.n.m. (INEGI, 2010), dentro de la provincia fisiográfica Llanura Costera del Golfo Sur, en las inmediaciones de un paisaje de planicies bajas marginales (formadas durante el cuaternario) y los sistemas montañosos (Chiappy-Jhones *et al.*, 2002). El clima es cálido sub-húmedo del tipo AW₀ en el que la precipitación es menor a 1000 mm anuales, y se distribuye entre los meses de Junio y Octubre, con lluvias invernales (García, 2004) (Figura 6). La estacionalidad de la precipitación y la ocurrencia de vientos a lo largo del año permiten diferenciar tres épocas: secas (enero a principios de junio), lluvias (mediados de junio hasta septiembre) y nortes (octubre a diciembre).

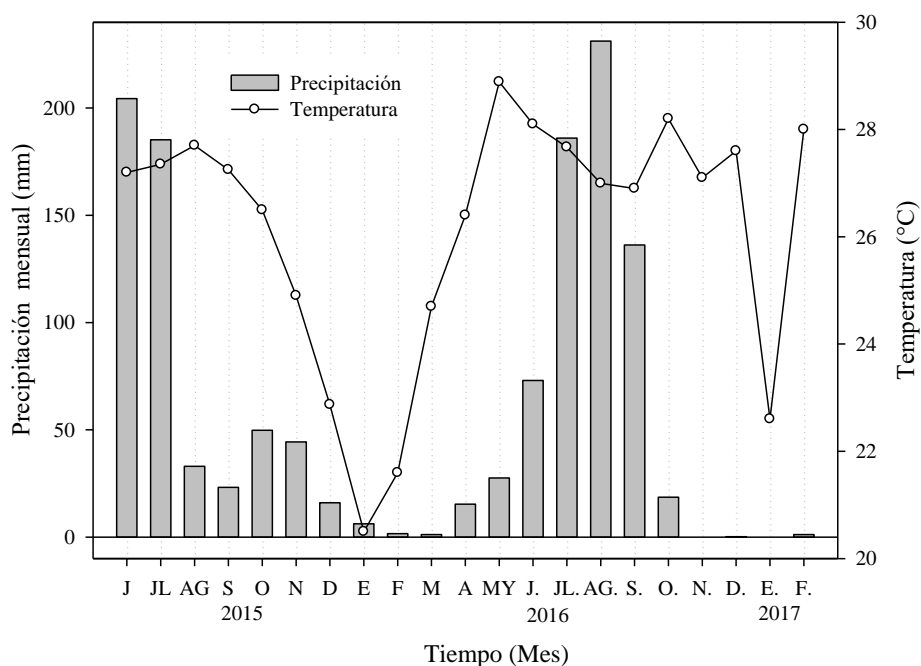


Figura 6. Precipitación y temperatura en la zona donde se realizó el experimento, durante junio a diciembre de 2015, enero a diciembre de 2016 y enero a febrero de 2017.

El experimento se estableció en un potrero de 18 ha, el estrato vegetal superior está dominado por árboles dispersos de *Vachellia pennatula* y *Lysiloma acapulcense*, asociados con otros de menor dominancia como *Guazuma ulmifolia* Lam., *Calliandra houstoniana* (Mill) Standl, y *Calliandra rubescens* (M. Martens & Galeotti) Standl. El estrato herbáceo se encuentra dominado por las gramíneas *Megathyrsus maximus*, *Hyparrhenia rufa* y *Andropogon gayanus*, especies exóticas adaptadas a las condiciones locales, así como gramas nativas del género *Buoteloua*. El tipo de suelo predominante es vertisol, que presenta una capa rocosa y grietas anchas y profundas en época seca, con alto contenido de arcilla (IUSS-WRB, 2007).

5.2. Diseño experimental

De acuerdo con la especie de árbol (*V. pennatula* o *L. acapulcense*) se definieron dos condiciones de sombra y una condición testigo a plena luz solar. Dentro del potrero elegido, se seleccionaron cuatro individuos de cada especie, cuyas copas fueran lo suficientemente amplias para albergar una parcela experimental de 25 m² (Cuadro 1). Las parcelas testigo se dispusieron pareadas, una por cada árbol seleccionado, a 15 m de distancia de éstos, en espacios libres de vegetación arbórea o arbustiva.

Cuadro 1. Características dasonómicas de los árboles *Vachellia pennatula* y *Lysiloma acapulcense* utilizados en la investigación.

Variable	<i>Vachellia pennatula</i>	<i>Lysiloma acapulcense</i>
Altura (cm)	7.3 (± 0.7)	10.7 (± 0.7)
Diámetro a la altura de pecho (cm)	26.1 (± 1.1)	42.5 (± 6.7)
Área de la copa (m ²)	28.0 (± 3.4)	44.8 (± 9.5)

Valores dentro del paréntesis indican el error estándar (± EE)

La distribución de los árboles y parcelas experimentales se ilustra en la Figura 7. Cada parcela experimental se dividió en tres subparcelas contiguas de 3.4 m² (1.20 x 2.8 m), en cada una de las cuales se estableció una de las tres especies de gramínea consideradas: *M. maximus*, *H. rufa* o *A. gyanus*. La disposición de las especies en las subparcelas se realizó al azar, pero se utilizó el mismo orden patrón en todas las parcelas. En cada subparcela se sembraron 21 macollas, a 40 cm de distancia, distribuidas en tres hileras. Para cada especie de gramínea, la parcela útil consistió en las cinco macollas intermedias para eliminar el efecto de borde (Figura 8).

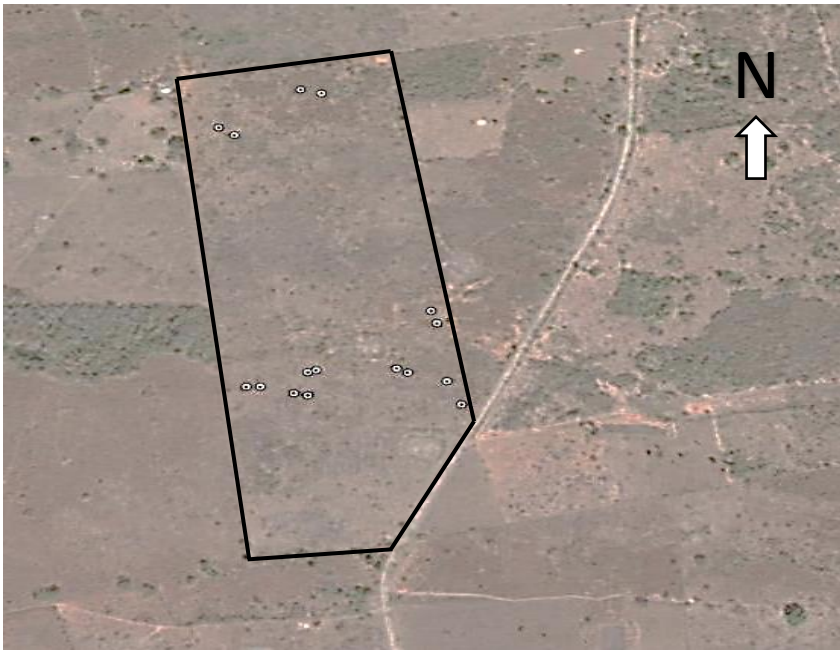


Figura 7. Distribución de las 16 parcelas experimentales dentro del pastizal.

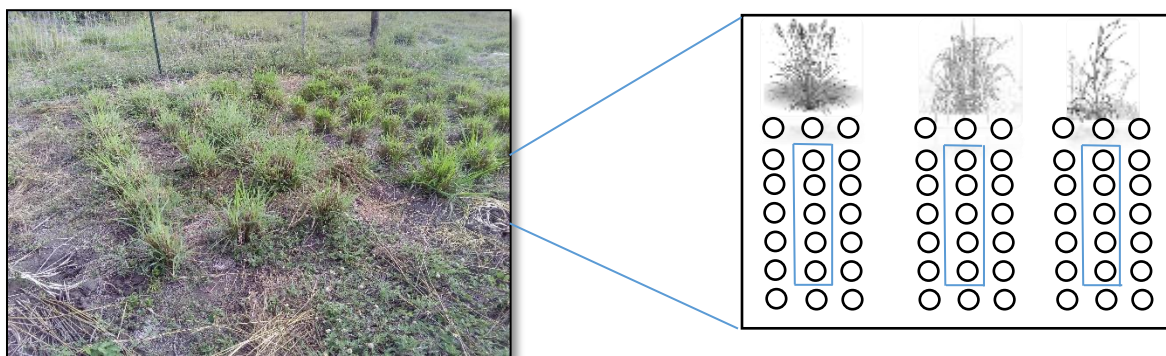


Figura 8. Distribución de las subparcelas experimentales de las gramíneas *Hyparrhenia rufa*, *Megathyrus maximus* y *Andropogon gayanus* (de izquierda a derecha) dentro de cada parcela experimental. El ejemplo corresponde a una parcela a plena luz solar.

5.3. Establecimiento de las parcelas experimentales

Durante 2015, se colectó material vegetativo en los alrededores del sitio experimental y se prepararon macollas de aproximadamente 5 cm de diámetro y 20 de alto, las cuales se establecieron en camas de siembra elevadas y se les aplicó riego, con el fin asegurar el máximo nivel de sobrevivencia. El trasplante a las parcelas experimentales se realizó en julio de 2015, habiendo realizado un chapeo previo. Sin embargo, la escasa precipitación durante el verano de 2015, causó la muerte de varias macollas, por lo que en agosto y octubre se hicieron dos nuevas recolectas y resiembras de las tres especies de gramíneas. El trasplante fue directo del área de extracción a cada parcela experimental y se les suministró riego hasta la última semana de octubre, dando preferencia a las últimas macollas sembradas y las de menor tamaño. Posteriormente, se realizó una poda de formación (diciembre de 2015) a los árboles leguminosos para eliminar algunas ramas muy bajas y con ello regular la sombra. Además, se eliminaron otros individuos leñosos que podían obstruir la incidencia de radiación en las parcelas experimentales. En la transición de nortes a seca y durante la temporada seca, algunas macollas de las tres especies de gramíneas murieron, por lo que fue necesario reemplazarlas. Para ello, se realizó una última recolecta de macollas (junio), las

cuales se sembraron en bolsas de vivero, y fueron regadas diariamente, lo cual garantizó su trasplante al sitio experimental una vez establecida la época de lluvia (julio de 2016).

5.4. Procedimiento experimental

La caracterización del pastizal y la medición de las variables de respuesta en las gramíneas se realizaron en tres épocas del año: seca, lluvias y nortes. El inicio del registro de los datos fue en enero de 2016, con el corte de las macollas a 20 cm de altura para uniformizar su tamaño en todas las parcelas. Además, se definió que los cortes de biomasa se realizarían cuando las macollas alcanzaran entre 70 y 90 cm de altura, tratando de hacer el corte justo antes de la floración o apenas iniciada, simulando la cosecha del forraje en su momento óptimo de aprovechamiento (De Moura-Zanine *et al.*, 2011).

5.4.1. Monitoreo de las condiciones del pastizal

Se midió periódicamente la densidad del dosel de los árboles, la radiación fotosintéticamente activa y la humedad en suelo de las 16 parcelas, con la finalidad de evaluar sus fluctuaciones a través del año. En los meses donde no hubo crecimiento de las gramíneas, o fue muy limitado (de enero a junio de 2016), se decidió realizar el monitoreo de las condiciones del pastizal cada mes, mientras que, en los meses donde la altura de las gramíneas superó los 70 cm (julio de 2016 a enero de 2017) se hicieron coincidir con la medición de las variables morfológicas y productivas (2 y 22 de julio, 19 de agosto, 15 de septiembre, 12 de octubre, 4 de noviembre, 25 de noviembre, 15 de diciembre y 31 de enero).

La densidad del dosel de los árboles se midió entre las 6:30 y 8:30 h con el equipo portable LAI-2000 Plant Canopy Analyzer (LI-COR Biosciences; Nebraska, USA), se usó el lente de 270°, y se realizaron cuatro lecturas por árbol (para abarcar una circunferencia de 360°). La

radiación fotosintéticamente activa se midió con el Sun Canopy Analysis System (Delta-t Devices Ltd, Cambridge, Inglaterra) entre las 12:00 y 14:00 h (cuando la incidencia de luz es mayor), tomando una medición en cada subparcela útil, es decir, tres mediciones por parcela. La humedad en suelo se determinó por el método gravimétrico (NOM-021-RECNAT-2000), para lo cual se colectaron dos submuestras de suelo (de aproximadamente 50 g) distribuidas aleatoriamente en cada parcela, a una profundidad de 20 cm. Las submuestras se etiquetaron y se trasladaron al laboratorio para ser pesadas en fresco, posteriormente se sometieron a una temperatura de 105°C durante 24 horas, hasta alcanzar un peso constante. El valor del porcentaje de humedad se obtuvo con la siguiente fórmula (NOM-021-RECNAT-2000):

$$\% \text{ de humedad} = \frac{\text{peso del bote con suelo fresco} - \text{peso del bote con suelo secado a } 105^{\circ}\text{C}}{\text{peso del bote con suelo secado a } 105^{\circ}\text{C} - \text{peso del bote con tapadera}} \times 100$$

5.4.2. Variables de respuesta en las gramíneas

Se evaluaron variables morfológicas, productivas y de calidad nutritiva de la subparcela útil. Las variables morfológicas fueron el área basal, altura y número de hijatos vivos en las macollas; en las hojas se midió longitud, ancho y área foliar. El área basal se calculó usando el perímetro basal, medido a ras de suelo con cinta métrica; la altura se midió con flexómetro desde el suelo hasta el punto más alto donde las hojas tienden a arquearse y el número de hijatos vivos mediante conteo manual. El área foliar, longitud y ancho de hojas se midieron con el equipo portable Area Meter LI-3000C (Lincoln, Nebraska USA). Las variables morfológicas se medieron un día previo al corte de biomasa; e incluso en días posteriores para la morfología de hojas, porque el exceso de forraje en época de lluvias hacía difícil su manejo en los micrositios, razón por la cual el material vegetativo era transportado en hieleras hasta el laboratorio para su medición.

El corte de la biomasa forrajera se realizó a 20 cm sobre el suelo, el material era resguardado en hieleras para su transporte y secado en estufa de aire forzado a 60°C por 72 horas, para su posterior separación de hoja y tallo. Se enviaron 27 muestras para su análisis nutricional al CEIEGT (Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Ganadería Tropical de la UNAM), derivadas de un muestreo en época de lluvias y que consistieron de 9 muestras por cada condición de luz, que incluían 3 repeticiones por especie de gramínea; su análisis concluyó en junio de 2017. El contenido de proteína cruda se determinó por el método macro-Kjeldahl (AOAC 1980, 4.2.11), las fracciones de fibra (FDN y FDA) por el método de la bolsa de filtro Ankom y equipo Ankom (Ankom Technology, New York, USA; Ankom, 2010) y la lignina por el método de precipitados con H₂SO₄ al 72 % (AOAC 1997, 973.18) y bolsas de filtro Ankom.

5.5. Análisis estadístico

Para evaluar el efecto del dosel de las dos especies de leguminosas sobre las variables de respuesta de las gramíneas se realizaron modelos mixtos, usando un diseño estadístico con parcelas subdivididas completamente al azar. Los factores fijos correspondieron a las condiciones de luz (bajo dosel de *V. pennatula* o *L. acapulcense*, y en plena luz solar), especies de gramínea (*A. gayanus*, *H. rufa* y *M. maximus*), la época (lluvias, nortes y seca), y todas las posibles interacciones; los factores aleatorios fueron las parcelas y los muestreos dentro de cada época. El modelo lineal mixto generalizado fue:

$$Y_{ijklm} = \mu + \text{Época} (\text{Parcela} * \text{muestreo})_{i(lm)} + \text{Condición de luz}_j + \text{Gramínea}_k + \text{Condición de luz} * \text{Gramínea}_{jk} + \text{Época} * \text{Condición de luz}_{ij} + \text{Época} * \text{Gramínea}_{ik} + \text{Época} * \text{Condición de luz} * \text{Gramínea}_{ijk} + E_{ijklm}$$

En el análisis de densidad del dosel, únicamente se consideraron dos condiciones: sombra de *V. pennatula* y sombra de *L. acapulcense*. Mientras que, para humedad del suelo se agregó al modelo el efecto de árbol*submuestra anidado en condición de luz, para aislar la varianza que pudiera ocasionar el haber tomado dos muestras de suelo en cada parcela. Para analizar las variables de calidad nutritiva de la biomasa (proteína cruda, fracciones de fibra y lignina) se modificó el modelo, quitando el efecto de época y todas sus interacciones con los otros factores, debido a que estas variables se analizaron solo en la época de lluvias. Tanto las variables descriptivas de las condiciones del pastizal como las de respuesta de las gramíneas se analizaron con el paquete estadístico Statistical Analysis System (SAS 9.4, 2010, SAS Incorporation Institute, Cary, N. J., USA) utilizando el procedimiento PROC GLIMMIX.

6. RESULTADOS

6.1. Condiciones presentes en el sistema

Las condiciones del sitio y las inherentes a los árboles variaron a través del año. La densidad del dosel se modificó por efecto de la época ($P < 0.0001$) y de la especie de árbol ($P = 0.047$). Ambas especies tuvieron mayor densidad en lluvias (1.75 m; $P < 0.05$), que se mantuvo hasta la de nortes (1.54 m; $P > 0.05$) y disminuyó en la época seca (0.82; $P < 0.05$) (Figura 9). Aunque hubo fluctuaciones estacionales, *L. acapulcense* conservó más follaje durante todo el año (1.5 m; $P < 0.05$), comportándose como una especie semidecidua; en cambio, *V. pennatula* perdió su follaje durante la época seca (febrero- marzo, Figura 9).

La humedad en suelo varió por efecto de la época ($P < 0.0001$) y la condición de luz ($P = 0.0163$). Hubo mayor humedad en época de lluvias (19.4 %), seguida de nortes (14.7 %) y por último en seca (6.5 %). El dosel de *L. acapulcense* conservó más humedad en suelo (15.1

%) que *V. pennatula* (12.8 %; $P < 0.005$) y a plena luz solar (12.7 %; $P < 0.05$); sin existir diferencias entre los últimos ($P > 0.05$).

Los niveles de humedad en suelo tuvieron dos picos, uno en julio-agosto durante la época de lluvias (22.4, 24.7 y 21.5 % para *V. pennatula*, *L. acapulcense* y sol) y otro en la época de transición, a principios de noviembre (21.5, 23.0 y 20.2 %). Bajo el dosel de *V. pennatula* y a plena luz solar, los niveles más bajos de humedad fueron en mayo (4.7 y 4.6 %) y durante los meses de febrero y marzo (4.9 y 4.8 %); mientras que a la sombra de *L. acapulcense* los valores más bajos se midieron en febrero (6 %), seguidos de marzo (6.4 %) y mayo (6.5 %) (Figura 9). Cabe mencionar que la humedad en microsítios con sombra tuvo una correlación positiva ($r = 0.5712$, $P < 0.0001$) con la densidad foliar de los árboles.

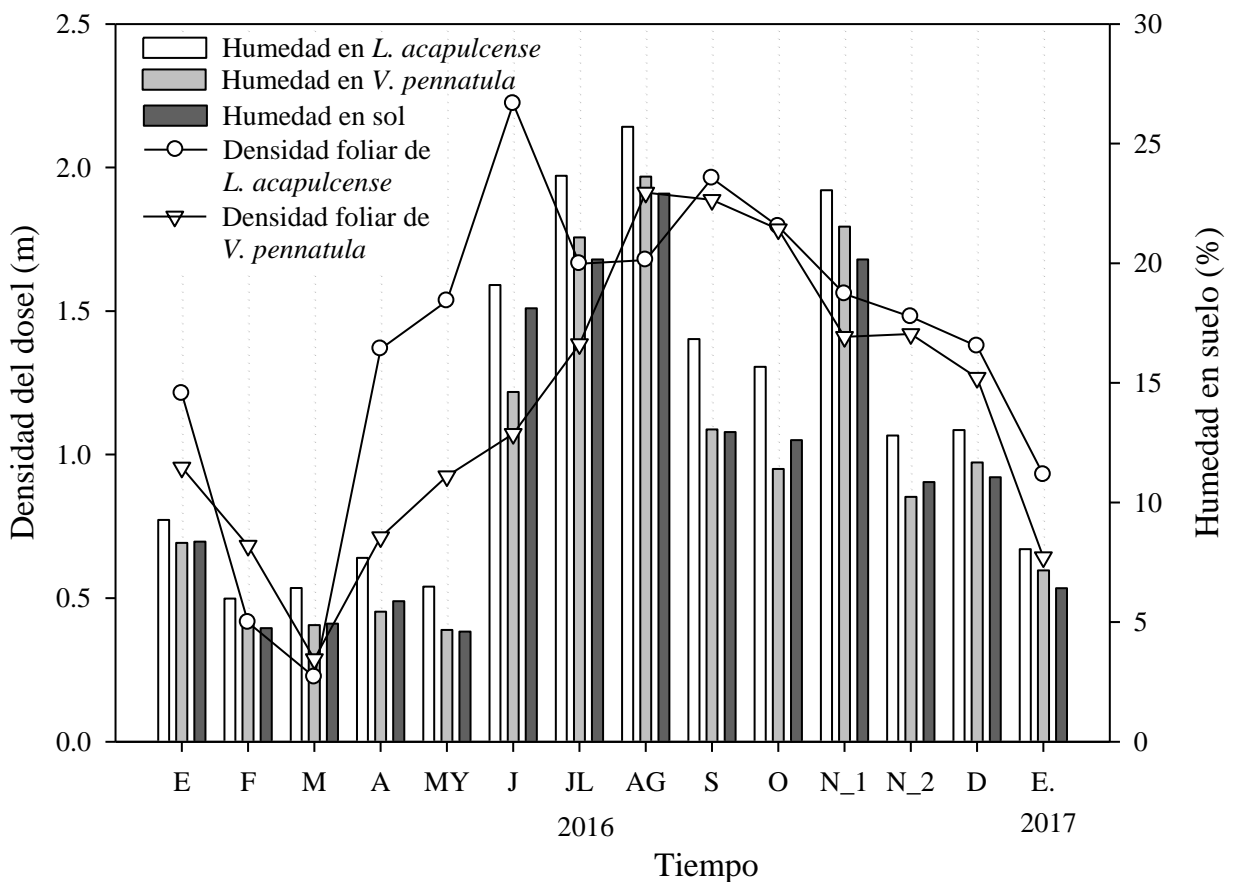


Figura 9. Densidad del dosel de *Vachellia pennatula* y *Lysiloma acapulcense*, y humedad presente en suelo durante enero a diciembre de 2016 y en enero de 2017.

La RFA durante el experimento fluctuó por efecto de la interacción época*condición de luz ($P < 0.0004$). En general, la radiación a pleno sol fue 40-74 % más alta que bajo la sombra, en lluvias y nortes ambas especies de árboles igualaron las condiciones de luz bajo su dosel ($P > 0.05$); sin embargo, en la época seca *L. acapulcense* permitió menos radiación que *V. pennatula* ($P < 0.05$) (Cuadro 2).

Cuadro 2. Radiación fotosintéticamente activa bajo el dosel de *Vachellia pennatula*, *Lysiloma acapulcense* y a plena luz solar, en épocas seca, lluvias y nortes.

Condición de luz	Lluvias	Nortes	Secas
Sombra de <i>V. pennatula</i>	349.2 (± 38.4) ^{bB}	430.0 (± 35.9) ^{bB}	754.2 (± 81.4) ^{aB}
Sombra de <i>L. acapulcense</i>	294.0 (± 33.6) ^{bB}	376.3 (± 35.0) ^{abB}	492.2 (± 80.5) ^{aC}
Sol	1108.6 (± 48.0) ^{aA}	1211.5 (± 23.6) ^{aA}	1245.2 (± 72.3) ^{aA}

Valores dentro del paréntesis indican el error estándar (\pm EE)

^{a, b} Distinta literal minúscula dentro de la misma fila indica diferencias ($P < 0.05$)

^{A, B} Distinta literal mayúscula en la misma columna indican diferencias ($P < 0.05$)

Los máximos niveles de RFA bajo los árboles ocurrieron durante el mes de enero de 2017 (693.68 bajo *L. acapulcense* y 768.81 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bajo *V. pennatula*). La RFA más baja tuvo lugar en julio para las tres condiciones (835.22 en sol, 252.73 bajo *L. acapulcense* y 309.23 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bajo *V. pennatula*) (Figura 10). Por otro lado, la correlación entre RFA y densidad del dosel fue negativa ($r = -0.4788$, $P < 0.0001$).

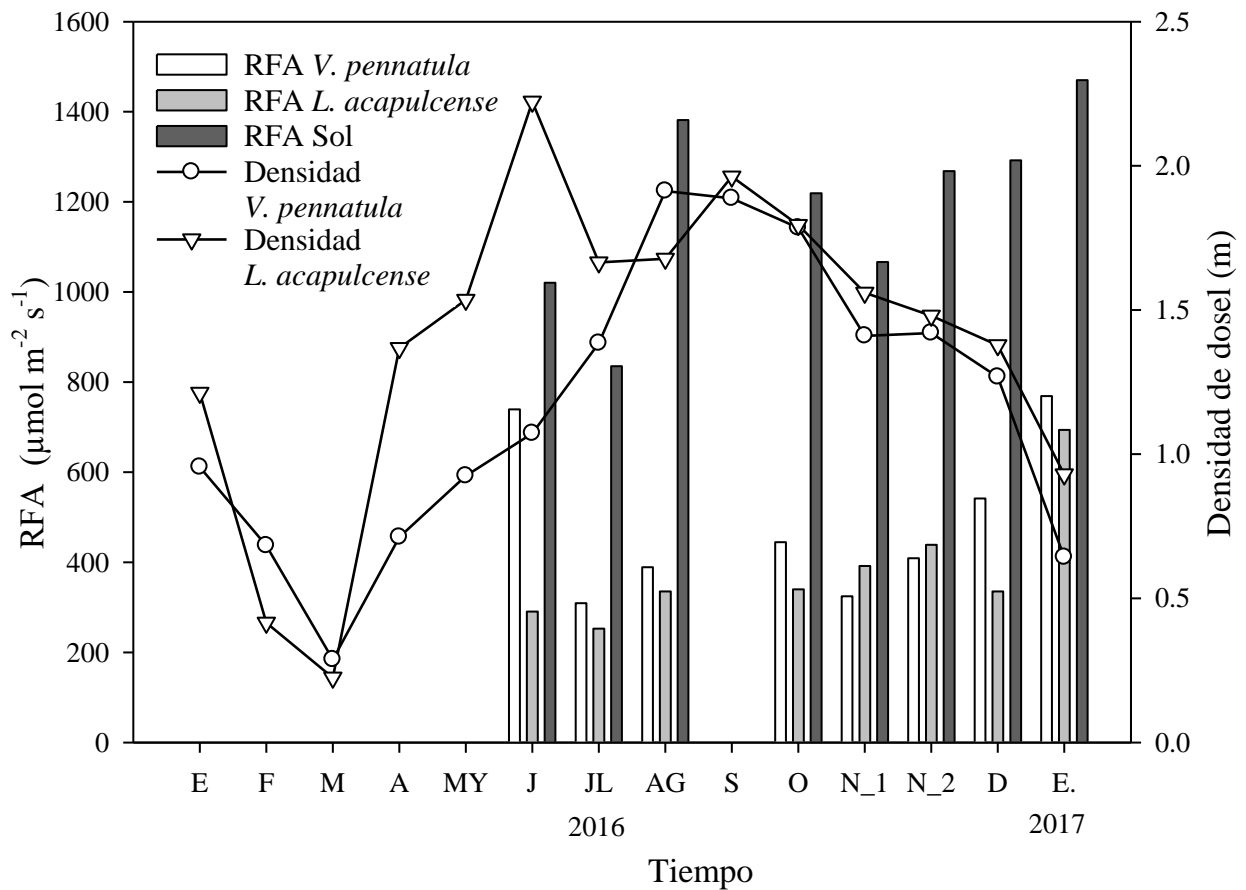


Figura 10. Radiación fotosintéticamente activa (RFA) y densidad del dosel de *Vachellia pennatula*, *Lysiloma acapulcense* y a plena luz solar.

6.2. Morfología de las gramíneas

Las características morfológicas de las gramíneas y de sus hojas variaron por efecto de la interacción de dos o más factores (época, condición de luz y especie de gramínea). El área basal fluctuó por la interacción condición y especie de gramínea ($P < 0.0001$), siendo superior a plena luz solar para todas las gramíneas ($P < 0.05$), pero distinta entre especies ($P < 0.05$). En condiciones de sombra, *L. acapulcense* tendió a disminuir el área basal de *A. gayanus*, y *V. pennatula* afectó el desarrollo basal de *H. rufa* ($P < 0.05$), mientras que *M. maximus* fue similar en ambas condiciones de sombra ($P > 0.05$) (Cuadro 3).

Cuadro 3. Área basal (cm²) de *Andropogon gayanus*, *Hyparrhenia rufa* y *Megathyrsus maximus* bajo la sombra de *Vachellia pennatula*, *Lysiloma acapulcense* y a plena luz solar.

Condición de luz	<i>Andropogon gayanus</i>	<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>Megathyrsus maximus</i>
Sombra de <i>V. pennatula</i>	85.6 (± 6.7) ^{abB}	79.4 (± 7.2) ^{bC}	98.6 (± 6.8) ^{aB}
Sombra de <i>L. acapulcense</i>	75.9 (± 7.0) ^{bB}	100.1 (± 7.2) ^{aB}	90.9 (± 7.1) ^{aB}
Sol	161.2 (± 5.9) ^{bA}	177.9 (± 6.2) ^{aA}	116.1 (± 5.8) ^{cA}

Valores dentro del paréntesis indican el error estándar (± EE)

^{a, b} Distinta literal minúscula dentro de la misma fila indica diferencias (P < 0.05)

^{A, B} Distinta literal mayúscula en la misma columna indican diferencias (P < 0.05)

La altura de las gramíneas fue distinta entre épocas (P < 0.0001), y disminuyó (P < 0.05) de lluvias (78.2 cm) a nortes (49.1 cm) y seca (25.8 cm). En general, las gramíneas mantuvieron la misma altura bajo la sombra de ambas especies de árbol, sin embargo, debido a la interacción de condición de luz y especie de gramínea (P < 0.0001), *Andropogon gayanus* tuvo mayor altura a plena luz solar, mientras que las otras especies tuvieron una altura similar bajo sombra (Cuadro 4).

Cuadro 4. Altura (cm) de *Andropogon gayanus*, *Hyparrhenia rufa* y *Megathyrsus maximus* bajo la sombra de *Vachellia pennatula*, *Lysiloma acapulcense* y a plena luz solar.

Condición de luz	<i>Andropogon gayanus</i>	<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>Megathyrsus maximus</i>
Sombra de <i>V. pennatula</i>	49.88 (± 2.79) ^{aB}	44.46 (± 2.85) ^{aA}	49.82 (± 2.81) ^{aA}
Sombra de <i>L. acapulcense</i>	54.73 (± 2.82) ^{aAB}	50.27 (± 2.85) ^{aA}	50.54 (± 2.84) ^{aA}
Sol	59.66 (± 2.70) ^{aA}	49.70 (± 2.73) ^{bA}	50.12 (± 2.69) ^{bA}

Valores dentro del paréntesis indican el error estándar (± EE)

^{a, b} Distinta literal minúscula dentro de la misma fila indica diferencias (P < 0.05)

^{A, B} Distinta literal mayúscula en la misma columna indican diferencias (P < 0.05)

El número de hijatos por macolla en las gramíneas, varió por efecto de la interacción de condición de luz y especie de gramínea ($P < 0.0001$). En la sombra de *V. pennatula*, *A. gayanus* tuvo más hijatos que las otras especies ($P < 0.05$), mientras que bajo el dosel de *L. acapulcense* y a plena luz solar, tanto *A. gayanus* como *H. rufa* fueron superiores ($P < 0.05$). Por su parte, *M. maximus* tendió a mantener menos hijatos bajo las tres condiciones (Cuadro 5).

Cuadro 5. Hijatos por macolla en *Andropogon gayanus*, *Hyparrhenia rufa* y *Megathyrsus maximus* bajo la sombra de *Vachellia pennatula*, *Lysiloma acapulcense* y a plena luz solar.

Condición de luz	<i>Andropogon gayanus</i>	<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>Megathyrsus maximus</i>
Sombra de <i>V. pennatula</i>	18.07 (± 1.74) ^{ab}	11.91 (± 1.92) ^{bC}	8.90 (± 1.83) ^{bB}
Sombra de <i>L. acapulcense</i>	16.28 (± 1.83) ^{abB}	18.42 (± 1.90) ^{ab}	13.51 (± 1.89) ^{bB}
Sol	38.08 (± 1.44) ^{aA}	35.96 (± 1.55) ^{aA}	19.59 (± 1.41) ^{bA}

Valores dentro del paréntesis indican el error estándar (\pm EE)

^{a, b} Distinta literal minúscula dentro de la misma fila indica diferencias ($P < 0.05$)

^{A, B} Distinta literal mayúscula en la misma columna indican diferencias ($P < 0.05$)

El área foliar de cada hijato varió por la interacción de condición de luz y especie de gramínea ($P < 0.0001$), lo mismo que la longitud ($P < 0.0001$) y el ancho de hoja ($P = 0.0002$). En todas las condiciones, el área foliar de *M. maximus* fue superior a las otras gramíneas ($P < 0.05$), sin embargo, a pleno sol disminuyó ($P < 0.05$) y fue similar a *A. gayanus* ($P > 0.05$). *Hyparrhenia rufa* fue la especie con menor área foliar ($P < 0.05$), pero mantuvo mayor longitud en todas las condiciones ($P < 0.05$), y *A. gayanus* fue similar a esta gramínea a plena luz solar ($P > 0.05$); mientras que la sombra de *L. acapulcense* incidió en el alargamiento de hojas. Por otro lado, las hojas fueron más anchas en *M. maximus* bajo las tres condiciones ($P < 0.05$), pero en pleno sol fueron más angostas ($P < 0.05$) (Cuadro 6).

Cuadro 6. Área foliar por hijato (cm²), largo (cm) y ancho (mm) de hoja de *Andropogon gayanus*, *Hyparrhenia rufa* y *Megathyrsus maximus* bajo la sombra de *Vachellia pennatula*, *Lysiloma acapulcense* y a plena luz solar.

Condición de luz	<i>Andropogon gayanus</i>	<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>Megathyrsus maximus</i>
 Área foliar		
Sombra de <i>V. pennatula</i>	83.08 (± 7.22) ^{bA}	65.50 (± 7.19) ^{cA}	126.47 (± 7.23) ^{aA}
Sombra de <i>L. acapulcense</i>	93.56 (± 7.22) ^{bA}	72.06 (± 7.29) ^{cA}	129.41 (± 7.18) ^{aA}
Sol	94.37 (± 5.88) ^{aA}	63.14 (± 5.85) ^{bA}	106.47 (± 5.82) ^{aB}
 Longitud		
Sombra de <i>V. pennatula</i>	100.5 (± 6.38) ^{bB}	125.5 (± 6.35) ^{aB}	104.0 (± 6.38) ^{bB}
Sombra de <i>L. acapulcense</i>	114.2 (± 6.38) ^{bA}	144.8 (± 6.43) ^{aA}	116.9 (± 6.34) ^{bA}
Sol	120.5 (± 5.48) ^{aA}	124.1 (± 5.45) ^{aB}	103.6 (± 5.42) ^{bB}
 Ancho		
Sombra de <i>V. pennatula</i>	0.63 (± 0.03) ^{bA}	0.40 (± 0.03) ^{cA}	0.91 (± 0.03) ^{aA}
Sombra de <i>L. acapulcense</i>	0.64 (± 0.03) ^{bA}	0.36 (± 0.03) ^{cA}	0.88 (± 0.03) ^{aA}
Sol	0.59 (± 0.02) ^{bA}	0.38 (± 0.02) ^{cA}	0.81 (± 0.02) ^{aB}

Valores dentro del paréntesis indican el error estándar (± EE)

^{a, b} Distinta literal minúscula dentro de la misma fila indica diferencias (P < 0.05)

^{A, B} Distinta literal mayúscula en la misma columna indican diferencias (P < 0.05)

6.3. Rendimiento y calidad nutritiva de las gramíneas

La biomasa forrajera total varió por el efecto de la interacción entre época, condición de luz y especie de gramínea (P < 0.0001). Sin embargo, las diferencias entre gramíneas en relación a las condiciones sucedieron solamente durante la época de lluvias porque la cantidad de biomasa disminuyó gradualmente de lluvias a seca (P < 0.05) y esto hizo que las respuestas de las gramíneas se mantuvieran similares (P > 0.05). En lluvias, todas las gramíneas

produjeron más biomasa a plena luz solar ($P < 0.05$) que bajo la sombra, y mientras *H. rufa* y *M. maximus* mostraron la misma respuesta en ambas condiciones de sombra, *A. gayanus* produjo más biomasa bajo *V. pennatula* (Cuadro 7).

Cuadro 7. Biomasa forrajera total (g MS / 0.8 m²) de *Andropogon gayanus*, *Hyparrhenia rufa* y *Megathyrsus maximus* bajo la sombra de *Vachellia pennatula*, *Lysiloma acapulcense* y a plena luz solar, en época de lluvias, nortes y seca.

Condición de luz	<i>Andropogon gayanus</i>	<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>Megathyrsus maximus</i>
	Lluvias
Sombra de <i>V. pennatula</i>	96.88 (± 11.54) ^{aB}	42.21 (± 11.54) ^{bB}	63.11 (± 11.54) ^{bAB}
Sombra de <i>L. acapulcense</i>	53.02 (± 12.21) ^{aC}	55.34 (± 12.65) ^{aB}	48.43 (± 12.21) ^{aB}
Sol	187.22 (± 9.18) ^{aA}	84.79 (± 9.27) ^{bA}	82.05 (± 8.93) ^{bA}
	Nortes
Sombra de <i>V. pennatula</i>	13.44 (± 12.58) ^{aA}	13.01 (± 12.58) ^{aA}	7.78 (± 12.58) ^{aA}
Sombra de <i>L. acapulcense</i>	16.50 (± 11.37) ^{aA}	21.41 (± 11.37) ^{aA}	9.71 (± 11.37) ^{aA}
Sol	43.92 (± 9.35) ^{aA}	38.80 (± 9.35) ^{aA}	19.60 (± 9.35) ^{aA}
	Secas
Sombra de <i>V. pennatula</i>	10.03 (± 13.64) ^{aA}	7.38 (± 13.64) ^{aA}	9.52 (± 13.34) ^{aA}
Sombra de <i>L. acapulcense</i>	1.60 (± 16.04) ^{aA}	2.80 (± 16.04) ^{aA}	3.58 (± 16.04) ^{aA}
Sol	15.06 (± 11.18) ^{aA}	14.09 (± 11.18) ^{aA}	14.67 (± 11.18) ^{aA}

Valores dentro del paréntesis indican el error estándar (± EE)

^{a, b} Distinta literal minúscula dentro de la misma fila indica diferencias ($P < 0.05$)

^{A, B} Distinta literal mayúscula en la misma columna indican diferencias ($P < 0.05$)

También la cantidad de hoja en la biomasa varió por la interacción entre época, condición de luz y especie de gramínea ($P < 0.0001$), y al igual que la biomasa total, hubo más hojas en la época de lluvias ($P < 0.05$). En esta época, *A. gayanus* fue la única especie que produjo más

hojas bajo condición de sombra, y fue bajo el dosel de *V. pennatula*; *H. rufa* y *M. maximus* mantuvieron la misma cantidad de hoja bajo ambas condiciones de sombra. En la época de nortes, se produjo menos hoja bajo ambas condiciones de sombra, aunque se observó tendencia a menor cantidad de hojas bajo *L. acapulcense*; *M. maximus* tendió a producir menos hojas pero fue la especie con una respuesta homogénea a través de todas las condiciones (Cuadro 8).

Cuadro 8. Biomasa de hojas (g MS / 0.8 m²) de *Andropogon gayanus*, *Hyparrhenia rufa* y *Megathyrsus maximus* bajo la sombra de *Vachellia pennatula*, *Lysiloma acapulcense* y a plena luz solar en época de lluvias y nortes.

Condición de luz	<i>Andropogon gayanus</i>	<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>Megathyrsus maximus</i>
 Lluvias		
Sombra de <i>V. pennatula</i>	78.25 (± 8.70) ^{aB}	39.45 (± 8.70) ^{bB}	49.60 (± 8.70) ^{bB}
Sombra de <i>L. acapulcense</i>	44.95 (± 8.51) ^{aC}	54.52 (± 8.87) ^{aB}	42.39 (± 8.51) ^{aB}
Sol	146.65 (± 6.99) ^{aA}	80.18 (± 7.06) ^{bA}	68.08 (± 6.79) ^{bA}
 Nortes		
Sombra de <i>V. pennatula</i>	11.43 (± 8.45) ^{aB}	11.26 (± 8.45) ^{abB}	7.11 (± 8.45) ^{bA}
Sombra de <i>L. acapulcense</i>	14.31 (± 8.45) ^{aB}	19.33 (± 8.44) ^{aAB}	11.52 (± 8.45) ^{aA}
Sol	31.41 (± 6.69) ^{aA}	28.89 (± 6.69) ^{aA}	16.73 (± 6.69) ^{bA}

Valores dentro del paréntesis indican el error estándar (± EE)

^{a, b} Distinta literal minúscula dentro de la misma fila indica diferencias (P < 0.05)

^{A, B} Distinta literal mayúscula en la misma columna indican diferencias (P < 0.05)

El efecto de la interacción de época, condición de luz y especie de gramínea influyó de igual forma en la producción de tallos (P = 0.0018); siendo similar en lluvias y nortes en *H. rufa* y *M. maximus* bajo las tres condiciones (P > 0.05). Mientras que, en *A. gayanus* la sombra

disminuyó su producción de tallos en ambas épocas ($P < 0.05$). A pesar de ello, *A. gayanus* mantuvo mayor biomasa de tallos que las otras gramíneas (Cuadro 9).

Cuadro 9. Biomasa de tallos (g MS / 0.8 m²) en *Andropogon gayanus*, *Hyparrhenia rufa* y *Megathyrsus maximus* bajo la sombra de *Vachellia pennatula*, *Lysiloma acapulcense* y a plena luz solar en época de lluvias y nortes.

Condición de luz	<i>Andropogon gayanus</i>	<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>Megathyrsus maximus</i>
	Lluvias
Sombra de <i>V. pennatula</i>	17.96 (± 3.24) ^{aB}	2.33 (± 3.24) ^{bA}	12.95 (± 3.24) ^{aA}
Sombra de <i>L. acapulcense</i>	11.82 (± 3.17) ^{aB}	3.19 (± 3.31) ^{bA}	9.91 (± 3.17) ^{abA}
Sol	38.94 (± 2.58) ^{aA}	4.74 (± 2.61) ^{cA}	13.47 (± 2.50) ^{bA}
	Nortes
Sombra de <i>V. pennatula</i>	2.54 (± 3.15) ^{aB}	2.24 (± 3.15) ^{aA}	1.21 (± 3.15) ^{aA}
Sombra de <i>L. acapulcense</i>	6.02 (± 3.15) ^{aAB}	4.88 (± 3.15) ^{aA}	2.02 (± 3.15) ^{aA}
Sol	11.62 (± 2.46) ^{aA}	8.05 (± 2.46) ^{abA}	2.31 (± 2.46) ^{bA}

Valores dentro del paréntesis indican el error estándar (± EE)

^{a,b} Distinta literal minúscula dentro de la misma fila indica diferencias ($P < 0.05$)

^{A,B} Distinta literal mayúscula en la misma columna indican diferencias ($P < 0.05$)

La producción anual entre gramíneas fue distinta debido a la interacción de condición de luz y especie de gramínea ($P = 0.0098$). En *A. gayanus* e *H. rufa* la producción de biomasa bajo condiciones de sombra varió (50 – 66 %) respecto a la cosechada en pleno sol ($P < 0.05$). En cambio, *M. maximus* no modificó su producción bajo las tres condiciones ($P > 0.05$; Cuadro 10).

Cuadro 10. Producción acumulada (g MS / 0.8 m²/año) de *Andropogon gayanus*, *Hyparrhenia rufa* y *Megathyrsus maximus* bajo la sombra de *Vachellia pennatula*, *Lysiloma acapulcense* y a plena luz solar.

Condición de luz	<i>Andropogon gayanus</i>	<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>Megathyrsus maximus</i>
Sombra de <i>V. pennatula</i>	423.43 (± 73.92) ^{ab}	211.40 (± 73.92) ^{bB}	273.14 (± 73.92) ^{abA}
Sombra de <i>L. acapulcense</i>	293.48 (± 73.92) ^{ab}	302.61 (± 73.92) ^{aAB}	251.91 (± 73.92) ^{aA}
Sol	856.22 (± 52.27) ^{aA}	466.50 (± 52.27) ^{bA}	413.00 (± 52.27) ^{bA}

Valores dentro del paréntesis indican el error estándar (± EE)

^{a,b} Distinta literal minúscula dentro de la misma fila indica diferencias (P < 0.05)

^{A,B} Distinta literal mayúscula en la misma columna indican diferencias (P < 0.05)

La especie de gramínea no tuvo efecto en el contenido de proteína cruda (PC) de la materia seca (P = 0.1017), pero sí la condición de luz (P = 0.0040), la cual alteró la PC en sombra (10.1 % en *V. pennatula* y 10.2 % en *L. acapulcense*), en comparación con la de pleno sol (7.8 %; P < 0.05). Por otro lado, las fracciones de fibra en la materia seca se mantuvieron similares entre condiciones (P = 0.5816), pero fueron distintas entre especies de gramíneas (P < 0.0001) y tendieron a ser mayores en *A. gayanus* (Cuadro 11). Mientras que, el contenido de lignina no varió entre condiciones (P = 0.1349) ni entre especies de gramíneas (P = 0.1811), oscilando entre 4 y 4.5 %.

Cuadro 11. Fracciones de fibra en la materia seca de *Andropogon gayanus*, *Hyparrhenia rufa* y *Megathyrsus maximus*.

Componente	<i>Andropogon gayanus</i>	<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>Megathyrsus maximus</i>
Fibra detergente neutro (%)	73.06 (± 0.36) ^a	67.88 (± 0.36) ^c	71.22 (± 0.36) ^b
Fibra detergente ácido (%)	39.93 (± 0.41) ^a	37.21 (± 0.41) ^b	39.40 (± 0.41) ^a

Valores dentro del paréntesis indican el error estándar (± EE)

^{a,b} Distinta literal minúscula dentro de la misma fila indica diferencias (P < 0.05)

7. DISCUSIÓN

La variación en la densidad del follaje de *V. pennatula* y *L. acapulcense* está relacionada directamente con su fenología. La pérdida del follaje en *V. pennatula* es característica de las especies arbóreas del bosque tropical subhúmedo, y ocurre en época seca (entre febrero y mayo) (Cabanés *et al.*, 2012). Por su parte, *L. acapulcense* pierde la mayoría de sus hojas en febrero y marzo, sin quedarse completamente desnudo (Camacho-Moreno *et al.*, 2017). Los árboles de ambas especies leguminosas empiezan a renovar su follaje hacia el final de la época seca y comienzo de las lluvias, lo que coincide con la etapa de mayor densidad de follaje. Es así que, en la transición de lluvias a nortes, los árboles perdieron alrededor del 22 % de su follaje, y en época seca, la densidad del dosel de *V. pennatula* fue menor a la mitad que en lluvias (44.9 %), mientras que *L. acapulcense* logró mantener 50.5 % de su follaje. La RFA disminuyó mayormente bajo *L. acapulcense* (73.5 % en lluvias, 68.9 % en nortes y 60.5 % en seca) y en menor proporción bajo el dosel de *V. pennatula* (68.5 % en lluvias, 64.5 % en nortes y 39.4 % en seca). En esta investigación, la RFA disminuyó a medida que la densidad de follaje de los árboles aumentó, por el contrario, la humedad en suelo se conservó más a medida que aumentó la densidad de follaje. Este efecto fue más evidente bajo el dosel de *L. acapulcense*. Lo anterior se puede atribuir al mejoramiento de las condiciones microclimáticas, entre ellas reducción de temperaturas extremas, evaporación superficial y velocidad del viento (Bayala y Wallace, 2015).

Al igual que Medinilla-Salinas *et al.* (2012), encontramos que la RFA bajo sombra es inferior a la de pleno sol en época de lluvia y nortes, sin embargo los resultados difieren en la época seca, en la cual reportan similitud entre condiciones. En contraste, nuestros resultados mostraron que a pesar de la que la RFA aumentó durante la época seca, las diferencias entre

condiciones de sol y sombra se mantuvieron, acentuándose bajo el dosel de *L. acapulcense* (Cuadro 2). La diferencia se atribuye a la fenología de las especies utilizadas.

La similitud del área basal de *M. maximus* en ambas condiciones de sombra ($P > 0.05$) y la baja variabilidad de estas comparadas con la observada a plena luz solar (15 % menor en *V. pennatula* y 21.7 % menor en *L. acapulcense*), denota su fácil adaptación y buena tolerancia al sombreado (Medinilla-Salinas *et al.*, 2013) (Cuadro 3). En tanto que, *A. gayanus* disminuyó 47 % su crecimiento basal bajo *V. pennatula* y 53 % bajo *L. acapulcense*, mientras que en *H. rufa*, la reducción del área basal fue mayor en *V. pennatula* (55.4 % menor), que bajo *L. acapulcense* (43.7 % menor). Las diferencias mayores en el área basal de *H. rufa* en condiciones de sombra, respecto a la de pleno sol, pudo estar influenciada por un efecto de mayor interferencia lumínica, porque esta gramínea se estableció en la parcela central de cada micrositio (Figura 3). La tendencia de *A. gayanus* de disminuir mayormente su área basal bajo el dosel de *L. acapulcense*, puede indicar un exceso en la sombra que puede ser tolerada por esta gramínea, la cual se recomienda no sea mayor al 50% para algunas gramíneas tipo C4 (Dias *et al.*, 2016).

La disminución progresiva de la altura de las gramíneas a través de las épocas (de lluvias a secas), sugiere que en el trópico seco del centro de Veracruz, la disponibilidad de agua puede ser el principal recurso limitante (Figura 8) en el crecimiento de las plantas, sin importar la condición de sol o sombra. Si bien, se ha descrito que las gramíneas alcanzan una mayor altura como respuesta al sombreado (Siebenkäs *et al.*, 2015), en la presente investigación *H. rufa* y *M. maximus* mantuvieron similar altura entre las condiciones de sol y sombra, en cambio, *A. gayanus* tuvo mayor altura en plena luz solar y bajo la sombra de *L. acapulcense* (Cuadro 4). En contraste, Dias *et al.* (2016) y Mochi-Victor *et al.*, (2015) observaron una mayor altura de *M. maximus* con 30 a 50 % de sombra, mientras que con sombreados mayores

al 80 % la altura fue menor en comparación con las plantas que crecieron a pleno sol. En la misma región de estudio, Quiroz-Martínez (2017) observó mayor altura de *M. maximus* (65 cm) e *H. rufa* (50.6 cm) bajo el dosel de *V. pennatula* que a cielo abierto (45 cm en *M. maximus* y 44 cm en *H. rufa*). En dicho estudio, la altura de *M. maximus* en sombra supera a la encontrada en esta investigación, mientras que las observadas en pleno sol son inferiores; en cambio, coinciden con la altura de *H. rufa* bajo sombra.

El aumento del área foliar de *M. maximus* en ambas condiciones de sombra (Cuadro 6) es un mecanismo de aclimatación y adaptación a baja luminosidad, que le permite captar más luz y eficientar su uso (Lambers *et al.*, 2008). Al igual que en esta investigación, Quiroz-Martínez (2017) reportó un aumento del área foliar de *M. maximus* bajo el dosel de *V. pennatula*. No obstante, también encontró diferencias en el área foliar de *H. rufa* entre condiciones, siendo mayor en plena luz solar durante la época de lluvias. En otras gramíneas tipo C4 que son tolerantes a bajas luminosidades, como algunas del género *Brachiaria*, se ha observado que en sombra aumentan su área foliar (Carrilho *et al.*, 2012; Siebenkäs *et al.*, 2015), pero comprometen sus tejidos de soporte (Guenni y Jáuregui, 2015).

Los mayores niveles de sombreado bajo el dosel de *L. acapulcense*, promovieron el alargamiento de las hojas en todas las gramíneas (Cuadro 6). Este fenómeno ha sido mencionado en algunas especies de *Brachiaria* como un mecanismo dirigido a captar la mayor cantidad de luz difusa bajo el dosel de los árboles (Guenni *et al.*, 2008; Paciullo *et al.*, 2011). Asimismo, en *M. maximus*, Soares *et al.* (2009) observaron un incremento en la longitud y el ancho de hoja de *M. maximus* conforme decrecían los niveles de luminosidad. Las diferencias en la producción de biomasa entre condiciones y gramíneas únicamente ocurrió durante la época de lluvias. El descenso en la producción de biomasa en condiciones de sombra durante esta época obedeció a la presencia de la máxima densidad de follaje en

los árboles y con ello la reducción en la RFA disponible bajo su dosel. Aunque *A. gayanus* fue más productivo que las otras gramíneas en plena luz solar y asociado a *V. pennatula* (48.3 % menor que en sol), el dosel de *L. acapulcense* deprimió su producción 71.7 %; caso contrario a lo ocurrido con *M. maximus*, el cual respondió de manera similar en ambas condiciones de sombra (35 y 41 % menos biomasa que en sol), lo mismo que *H. rufa* (34.7 y 50.2 % menos biomasa que en sol). Lo anterior coincide con Carvalho *et al.* (1995), quienes encontraron un mayor efecto negativo de la sombra de árboles sobre la producción de *A. gayanus* comparado con *M. maximus*.

En sitios con marcada estacionalidad de lluvias, se han reportado distintos efectos, tanto positivos (East and Felker, 1993) como negativos (Medinilla-Salinas *et al.*, 2013) y neutros (Quiroz-Martínez, 2017) en la biomasa de las gramíneas bajo el dosel de árboles.

La tendencia de producir menor biomasa total y de hojas bajo el dosel de *L. acapulcense* (principalmente durante lluvias) puede estar relacionada con su mayor densidad de dosel, la competencia con otras herbáceas (porque en esas parcelas se observó mayor incidencia de especies distintas a las gramíneas), o quizá por la interacción de ambas. Por otro lado, es posible que la menor producción de tallos de *A. gayanus* bajo sombra esté relacionada a mayor formación de hojas para captar más luz y posiblemente a una baja tolerancia al sombreado comparada con las otras gramíneas. Asimismo, la mayor producción anual de *A. gayanus* en pleno sol y bajo *V. pennatula* podría estar ligada al número de hijatos por macolla, que fue superior a las otras gramíneas, lo mismo que la altura en plena luz solar. Sin embargo, la respuesta favorable y poco variable de la producción anual de *M. maximus* a las tres condiciones (Cuadro 10) le hacen una buena opción en pastizales asociados con árboles.

El contenido de PC en las gramíneas es similar a lo reportado por Quiroz-Martínez (2017), quién encontró 10 % de PC en sombra y 8.1 % en pleno sol. Este incremento se atribuye a la

mejoría que pudo ocurrir en las propiedades físico-químicas del suelo bajo los árboles (Avendaño-Yáñez *et al.*, 2018), al aumento de humedad en suelo y un microclima más favorable bajo el dosel de los árboles (Pentón y Blanco, 2001 y East and Felker, 1993). La nula variabilidad en las fracciones de fibra del forraje (en sol y sombra) coinciden con lo descrito por Medinilla-Salinas *et al.* (2013) y concuerdan en su mayoría con Paciullo *et al.* (2007) quienes solo reportan diferencias en la fibra detergente neutro (FDN) (73.1 % en sombra vs 75.9 % en sol; $P < 0.05$) y describen respuestas similares en los contenidos de fibra detergente ácido (FDA) (38 % en sombra vs 36.4 % en sol; $P > 0.05$) y lignina en ambas condiciones (7.2 % en sombra vs 7.3 % en sol; $P > 0.05$). Sin embargo, difieren con lo descrito por Belsky (1992), quien observó que las concentraciones de FDA y FDN disminuyeron en el forraje ubicado bajo el dosel de los árboles, y con lo descrito por Quiroz-Martínez (2017), quien encontró mayor contenido de FDN y FDA en el forraje cosechado en sombra (67.5 a 70.0 % de FDN y 36.9 a 39.2 % de FDA; $P < 0.05$).

Es posible que cada especie de árbol modifique de forma distinta los contenidos de nitrógeno, fósforo y otros nutrientes (Avendaño-Yáñez *et al.* 2018), que al interactuar con otras condiciones (densidad del follaje, RFA y humedad en suelo) genere diferencias en las respuestas de cada especie de gramínea, dependiendo de su habilidad para captar y utilizar esos recursos. Sin embargo, en esta investigación no se consideró la evaluación del recurso edáfico.

8. CONCLUSIONES

1. La densidad del dosel de los árboles influyó directamente en los niveles de radiación. *Lysiloma acapulcense* presentó mayor densidad de dosel y menor RFA a través del año, sí como los mayores contenidos de humedad en suelo, que *V. pennatula*.
2. La respuesta morfológica de las gramínea para compensar el efecto de la sombra fue distinta: *M. maximus* incrementó su área foliar a través de una mayor longitud y ancho de hoja, mientras que *Hyparrhenia rufa* y *A. gayanus* presentaron mayor longitud de hoja ante niveles más bajos de luminosidad (bajo el dosel de *L. acapulcense*).
3. La calidad nutritiva de las gramíneas fue favorecida en las parcelas con árboles, donde incrementaron 2.3 puntos porcentuales su contenido de PC, mientras que las diferencias en los contenidos de fibras fueron atribuidos al efecto de la especie de gramínea.
4. En el trópico seco, el dosel de los árboles disminuye la producción de las gramíneas, pero solo estacionalmente, durante la época de lluvias. Mientras que la disponibilidad de agua es el factor más limitante durante las épocas de nortes y seca, sin importar la condición de sol o sombra. La estabilidad en la producción anual de *M. maximus* en las distintas condiciones lo convierten en una buena opción en pastizales asociados con árboles.
5. Las densidades de los doseles de *Vachellia pennatula* y *Lysiloma acapulcense* generaron condiciones distintas de radiación (similares en lluvias y nortes y distintas en seca) y humedad del suelo, sin embargo, la respuesta de las gramíneas dependió de la habilidad competitiva de cada especie y su tolerancia a bajas luminosidades.

9. RECOMENDACIONES

Se recomienda realizar podas en los árboles para obtener sombras moderadas que en época de lluvia ayuden a disminuir la densidad del dosel que afecta la producción de biomasa de las gramíneas.

En futuras investigaciones de la evaluación del efecto de la interacción árbol-gramínea, considerar diferentes tiempos de corte de biomasa entre especies, para garantizar la supervivencia de individuos bajo los árboles, utilizar plantas con mayor tiempo de establecimiento y en lo posible considerar todos los elementos del sistema (agua, suelo y nutrientes) que pudieran tener influencia en la respuesta de las gramíneas. Asimismo conviene realizar la comparación entre sitios con distintas características ambientales e incluso de manejo, pudiendo incluir entre ellas el efecto de pastoreo.

10. LITERATURA CITADA

- Alvarez-Diaz, J. E., M. C. Santa-Regina and I. Santa-Regina. 2016. Perturbation experiments in community plant species during recovery from agricultural abandonment in a semi-arid Region of Central-Western Spain. *Journal of Environmental Protection* 7: 1618-1644.
- Amorim, B. R. y A. D. Perozo B. 2013. Aspectos morfofisiológicos relacionados al manejo del pastoreo. *In: Perozo B. A. (ed.). Manejo de pastos y forrajes tropicales. Cuadernos científicos Girarz 13. Fundación Girarz. Ediciones Astro Data S. A. Maracaibo, Venezuela. pp: 33-42.*
- Andrade, M. G. 2007. Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascículo 150. Familia Leguminosae. Instituto de Ecología, A. C. pp: 132-135.
- ANKOM Technology. 2010. Instrument manuals. https://www.ankom.com/sites/default/files/document-files/A2000_Manual.pdf. [consultado enero 2018].

- AOAC. Association of Official Analytical Chemists. 1980. Official method 4.2.11. Protein (crude) in animal feeds, forage (plant tissue), grain and oilseeds. *In: Official methods of analysis of AOAC International*. Washington DC, USA. [http:// www.eoma.aoac.org](http://www.eoma.aoac.org). [consultado enero 2018].
- AOAC. Association of Official Analytical Chemists. 1997. Official method 973.18. Fiber (acid detergent) and lignin in animal feed. *In: Official method of analysis of AOAC international*. Washington DC, USA. [http:// www.eoma.aoac.org](http://www.eoma.aoac.org). [consultado enero 2018].
- Armas, C. and F. I. Pugnaire. 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology* 93: 978-989.
- Avendaño-Yáñez, M. de la L., S. López-Ortiz, Y. Perroni and S. Pérez-Elizalde. 2018. Leguminous fertility islands in pastures. *Arid Land Research and Management* 32: 57-70.
- Bahamonde, H. A., P. L. Peri, Álvarez R. y A. Barneix. 2012. Producción y calidad de gramíneas en un gradiente de calidades de sitio y coberturas en bosques de *Nothofagus antártica* (G. Forster) Oerst. en Patagonia. *Ecología Austral* 22: 62-73.
- Barbour, M. G., J. H. Burk, W. D. Pitts, F. S. Gilliam and M. W. Schwartz. 1999. *Terrestrial plant ecology* (3rd ed). Benjamin/Cummings and Addison Wesley Longman, Inc. Menlo Park, CA, EUA. pp: 118-140.
- Barceló C., J., G. Nicolás R., B. Sabather G., y R. Sánchez T. 2001. *Fisiología vegetal*. Ediciones Pirámide. Madrid, España. pp: 539-549.
- Bautista-Tolentino, M., S. López-Ortiz, P. Pérez-Hernández, M. Vargas-Mendoza, F. Gallardo-López y F. C. Gómez-Merino. 2011. Sistemas agro y silvopastoriles en la Comunidad El Limón, Municipio de Paso de Ovejas, Veracruz, México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 14, 1: 63-76.
- Belsky, A. J. 1992. Effects of trees on nutritional quality of understory grasses in tropical savannas. *Tropical Grasslands* 26: 12-20.
- Belsky, A. J., S. M. Mwangi and J. M. Duxbury. 1993. Effects of widely spaced trees and livestock grazing on understory environments in tropical savannas. *Agroforestry Systems* 24,1: 1-20.
- Bertness, M. D. and R. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Tree* 9-5: 191-193.
- Cabanes, V. P., M. Catllá C., E. de Ángel C. y E. Mieza P. 2012. Estudio de la estructura y composición de carbonales (*Acacia pennatula*) en dos estadios de desarrollo. Diseño de protocolo para el seguimiento de la dinámica de la vegetación en el CIEA “El Limón”, Estelí (Nicaragua). Boada M., A. Herrera y J. Urrutia (tutores). Universidad Nacional

Autónoma de Nicaragua, Managua. Facultad Regional Multidisciplinaria Estelí. Reserva Natural Tisey- La Estanzuela, Estelí, Nicaragua. 151 p.

- Camacho-Moreno, E., S. López-Ortiz, C. Olgún-Palacios, A. Suárez-Islas, J. I. Valdez-Hernández y E. Pineda-Herrera. 2017. Fenología y arquitectura arbórea de *Calypttranthes schiedeana* O. Berg, *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Beth y *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson en agroecosistemas de Veracruz. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 8, 40: 19-35.
- Carrilho, P. H. M., J. Alosa, L. D. T. Santos y R. A. Sampaio. 2012. Comportamiento vegetativo y reproductivo de *Brachiaria decumbens* cv. Basilisk bajo diferentes niveles de sombra. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola* 46,1: 85-90.
- Casanova, L., J. Martínez, S. López y G. López. 2016. De von Bertalanffy a Luhmann: Deconstrucción del concepto “agroecosistema” a través de las generaciones sistémicas. *Revista Mad. Revista del Magíster en Análisis Sistémico Aplicado a la Sociedad* 35: 60-74.
- Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). 1989. *Andropogon gayanus* Kunth. Un pasto para los suelos ácidos del trópico. Toledo, J. M., R. Vera, C. Lascano y J. L. Lenné (eds). Cali, Colombia. 406 p.
- Cervantes-Marín, A., S. López-Ortiz, J. P. Martínez-Dávila, F. Gallardo-López, J. D. D. Guerrero-Rodríguez y P. Pérez-Hernández. 2015. Preferencia de ovinos y bovinos por frutos de seis especies arbóreas. *Agroproductividad* 8,6: 10-15.
- Chiappy-Jhones, C. J., L. Gama, M. Soto-Esparza, D. Geissert y J. Chávez. Regionalización paisajística del Estado de Veracruz, México. 2002. *Universidad y Ciencia* 18, 36: 87-113.
- Comisión Nacional Forestal (CONAFOR) y Universidad Autónoma Chapingo (UACH). 2013. *Sistemas agroforestales maderables en México*. Chapingo, México. pp: 1-30.
- Cordero, J., y D. H. Boshier. 2003. Árboles de Centroamérica. Oxford Forestry Institute y Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. pp: 327-330 y 677-678.
- Coyne, P. I., M. J. Trlica and C. E. Owensby. 1995. Carbon and nitrogen dynamics in range plants. *In: Wildland plants: physiological ecology and developmental morphology*. D. J. Bedunah and R. E. Sosebee (eds). Society for Range Management, Denver Colorado, USA. pp: 59-167.
- De Moura-Zanine, A., A. Lima-de Souza, B. M. de Lana-Sousa, D. de Jesus-Ferreira, F. de Mattos-Negrão e A. Bonelli. 2011. Manejo de gramíneas tropicais sob pastejo intensivo. I Simpósio Matogrossense de bovinocultura de corte. Cuiabá, Mato Grosso, Brasil.
- Delgado, H. y L. Ramírez. 2008. Árboles y arbustos forrajeros como alternativa alimenticia para la ganadería bovina y su impacto sobre la productividad animal. *In: Desarrollo sostenible de la ganadería de doble propósito*. 2008. pp: 385-397.

- Del-Pozo R., P. P. 2002. Bases ecofisiológicas para el manejo de los pastos tropicales. *Pastos* 32,2: 109-137.
- Dias, J., T. Surian, M. C. Mantoani, L. C. da S. Mariano P. y J. M. Domingues T. 2016. Crescimento de *Megathyrsus maximus* (capim-colonião) e duas espécies nativas arbóreas em diferentes condições ambientais. *Revista Floresta, Curitiba, PR* 46,3: 325-333.
- Dohn, J., F. Dembéle, M. Karembé, A. Moustakas, K. A. Amévor and N. P. Hanan. 2013. Tree effects on grass growth in savannas: competition, facilitation and the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology* 101: 202-209.
- East, R. M. and P. Felker. 1993. Forage production and quality of 4 perennial grasses grown under and outside canopies of mature *Prosopis glandulosa* Torr. var. *glandulosa* (mesquite). *Agroforestry Systems* 22, 2: 91-110.
- Esquivel-Mimenza, H., M. Ibrahim, C. A. Harvey, T. Benjamin and F. L. Sinclair. 2013. Standing herbage biomass under different tree species dispersed in pastures of cattle farms. *Tropical and Subtropical Agroecosystem* 16: 277-288.
- Fernández-Pascual M., N. de María y M. R. de Felipe. 2002. Fijación biológica de nitrógeno: factores limitantes. *Ciencia y Medio Ambiente- Segundas jornadas científicas sobre medio ambiente del Centro de Ciencias Medioambientales (CCMA)-CSIC*: 195-202.
- Ferrari, A. E. y L. G. Wall. 2004. Utilización de árboles fijadores de nitrógeno para la revegetación de suelos degradados. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata* 105, 2: 63-87.
- Fuentealba B. y C. González E. 2016. Sistemas silvopastoriles tradicionales en México. *In: Etnoagroforestería en México*. Moreno C. A. I., A. Casas, V. M. Toledo, M. Vallejo R. (comps.). Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México. pp: 239-261.
- Gamboa-Morillo, H. A. 2009. Efecto de la sombra de Genízaro (*Albiza saman* Jacq.) y Coyote (*Platymiscium parviflorum* Benth.) sobre la productividad primaria neta aérea y la composición química de pastizales seminaturales en fincas ganaderas de Muy Muy, Nicaragua. Tesis de maestría. Turrialba, Costa Rica. 81 p.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 5a ed. Instituto de Geografía- Universidad Nacional Autónoma de México. 90 p.
- García, R. 2011. Interdisciplinarietà y sistemas complejos. *Revista Latinoamericana de Metodología de las Ciencias Sociales*. 1, 1: 66-101.
- García-Barrios, L. 2003. Plant- plant interactions in tropical agriculture. *In: Tropical Agroecosystems*. J. H. Vandermeer. (ed.). Florida, 2003. CRC Press. pp: 11-49.

- García-Cervigón, A., I., A. Gazol, V. Sanz, J. J. Camarero, and J. M. Olano. 2013. Intraspecific competition replaces interspecific facilitation as abiotic stress decreases: The shifting nature of plant–plant interactions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15: 226–236.
- García-Núñez R. M. y Sánchez-Vélez A. 2016. Árboles y arbustos de uso múltiple con potencial agroforestal en el Sureste de Guanajuato. *In: Química, Biología y Agronomía. Rérez F., E. Figueroa, L. Godínez, J. Quiroz y R. García (eds.). Handbook T-I. – ECORFAN. Texcoco de Mora, México. pp: 115-125.*
- Garrity, D. P. 2004. Agroforestry and the achievement of the Millennium Development Goals. *Agroforestry Systems* 61: 5-17.
- Gómez, S., O. Guenni and L. Bravo de Guenni. 2012. Growth, leaf photosynthesis and canopy light use efficiency under differing irradiance and soil N supplies in the forage grass *Brachiaria decumbens* Stapf. *Grass and Forage Science* 68: 395-407.
- Guenni, R. O. y D. Jáuregui. 2015. Cambios inducidos en la morfoanatomía 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). *Ernstia* 25,1: 63-88.
- Guenni, R. O., S. Seiter and R. Figueroa. 2008. Growth responses of three *Brachiaria* species to light intensity and nitrogen supply. *Tropical grasslands* 42: 75-87.
- Hernández-Huerta, J., S. López-Ortiz, M. Villarruel-Fuentes y F. G. Lorea-Hernández. 2006. Vegetación nativa de los agostaderos de la comunidad San Julián Veracruz: Importancia y potencial para la producción animal. *In: Memorias de la III reunión nacional sobre sistemas agro y silvopastoriles. México, D.F. pp: 98-106.*
- Ibrahim, M. y J. Mora-Delgado. 2006. Potencialidades de los sistemas silvopastoriles para la generación de servicios ambientales. Memorias de una conferencia electrónica realizada entre septiembre y diciembre del 2001. *In: Ibrahim M., J. Mora-Delgado y M. Rosales (eds.). Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. pp: 10-22.*
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2010. Paso de Ovejas. Cuadernillos Municipales, 2015. Sistema de Información Municipal. Gobierno del Estado de Veracruz, Secretaría de Finanzas y Planeación del Estado de Veracruz (SEFIPLAN).
- Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP). 2011. Producción y manejo de forrajes tropicales. Centro de Investigación Regional Golfo Centro, Campo Experimental La Posta. Medellín de Bravo, Veracruz. 405 p.
- International Centre for Research in Agroforestry (ICRAF). 1990. Conceptos de agroforestería: una introducción. Leos-Rodríguez J. A. y L. Krishnamurthy (eds.). Centro de

- Agroforestería para el Desarrollo Sostenible. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 1993. 92 p.
- International Centre for Research in Agroforestry (ICRAF). 2000. Tree-Soil-Crop Interactions. Lecture Note 2. Southeast Asian Regional Research Programme. Bogor, Indonesia. 12 p.
- IUSS-WRB. 2007. Base Referencial Mundial del Recurso Suelo. Primera actualización 2007. Informes sobre Recursos Mundiales de Suelos No. 103. Roma: FAO.
- Jalonen, R., P. Nygren and J. Sierra. 2009. Transfer of nitrogen from a tropical legume tree to an associated fodder grass via root exudation and common mycelial networks. *Plant, Cell and Environment* 32: 1366-1376.
- Jiménez, F. y R. Muschler. 2001. Introducción a la agroforestería. *In: Funciones y aplicaciones de sistemas agroforestales*. Jiménez, F., R. Muschler y E. Köpsell (eds.). Turrialba, Costa Rica. pp: 1-24.
- Klemmedson J. O. and A. R. Tiedemann. 1995. Effects of nutrient stress. *In: Wildland plants: physiological ecology and developmental morphology*. D. J. Bedunah and R. E. Sosebee (eds). Society for Range Management, Denver Colorado, USA. pp: 414-439.
- Lambers, H., F. S. Chapin III, and T. L. Pons. 2008. *Plant Physiological Ecology*. Springer Science+Business Media, LLC. United States of America. 604 p.
- Ludwing, F., H. de Kroon and H. H. T. Prins. 2008. Impacts of savanna trees on forage quality for a large African herbivore. *Oecología* 155: 487-496.
- Lüttge, U. 1997. *Physiological Ecology of Tropical Plants*. Springer. Berlin, Germany. pp: 251-320.
- Martínez-Atencia J. del C. 2013. Producción y descomposición de hojarasca en sistemas silvopastoriles de estratos múltiples y su efecto sobre propiedades bioorgánicas del suelo en el valle medio del Río Sinú. Tesis de doctorado. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Agrarias. Medellín, Colombia. 161 p.
- Medinilla-Salinas, L., M. de la C. Vargas-Mendoza, S. López-Ortiz, C. Ávila-Reséndiz, W. B. Campbell and M. del C. Gutiérrez-Castorena. 2013. Growth, productivity and quality of *Megathyrsus maximus* under cover from *Gliricidia sepium*. *Agroforestry Systems* 87(4):891-899.
- Menezes, R. S. C., I. H. Salcedo and E.T. Elliot. 2002. Microclimate and nutrient dynamics in a silvopastoral system of semiarid northeastern Brazil. *Agroforestry Systems* 56, 1: 27-38.
- Mochi-Victor, D., L. Jank, B. Lempp, R. M. Simeão, M. D. V. de Resendé and M. C. Gonçalves. 2015. Selection of full-sib families of *Panicum máximum* Jacq under low light conditions. *Rev. Ceres, Viçosa* 62, 2: 199-207.

- Morales-Velasco, S., N. J. Vivas-Quila y V. F. Teran-Gomez. 2016. Ganadería eco-eficiente y la adaptación al cambio climático. *Biotecnología en el sector agropecuario y agroindustrial*. 14, 1: 135-144.
- Moreira F., M. S. 2012. Bacterias formadoras de nódulos en leguminosas. *In: F. M. S. Moreira, E. Jeroen H. y D. Bignell (Eds.). Manual de biología de suelos tropicales: muestreo y caracterización de la biodiversidad bajo suelo. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT)- Instituto Nacional de Ecología (INE). México, D, F. pp: 177-216.*
- Murgueitio, E. y M. Ibrahim. 2004. Ganadería y medio ambiente en América Latina. *In: XII Congreso Venezolano de Producción e Industria Animal*. pp: 187-202.
- Navarro, M. O. e I. Villamizar C. 2012. Evaluación de diferentes frecuencias de corte en guinea mombaza (*Panicum maximum*, Jacq), bajo condiciones de sol y sombra natural influenciada por el dosel de campano (*Pithecellobium saman*) en Sampués, Sucre. *Revista Colombiana Ciencia Animal* 4(2):377-395.
- Odedire, J. A. and O. J. Babayemi. 2008. Comparative studies on the yield and chemical composition of *Panicum maximum* and *Andropogon gayanus* as influenced by *Tephrosia candida* and *Leucaena leucocephala*. *Livestock Research for Rural Development*. 20, 2. Artículo #27. <http://www.lrrd.org/lrrd20/2/oded20027.htm> [consultado julio 2017].
- Ospina, A. A. 2004a. Agroforestería: definición y concepto. *In: Memoria del taller regional de intercambio de experiencias: "Tecnologías locales en Agroforestería"*. Realizado del 4 al 7 de junio del 2001. Bogotá, Colombia. pp: 11-19.
- Ospina, A. A. 2004b. Clasificación y caracterización de tecnologías agroforestales. *In: Memoria del taller regional de intercambio de experiencias: "Tecnologías locales en Agroforestería"*. Realizado del 4 al 7 de junio del 2001. Bogotá, Colombia. pp: 21-40.
- Paciullo, D. S. C., C. A. B. Carvalho, L. J. M. Aroeira, M. J. F. Morenz, F. C. F. Lopes e R. O. P. Rossiello. 2007. Morfofisiología e valor nutritivo do capim-braquiária sob sombreamento natural e a sol pleno. *Pesq. agropec. bras.*, Brasília, 42, 4: 573-579.
- Paciullo, D. S. C., P. B. Fernandes, C. A. M. Gomide, C. R. T. Castro, F. S. Sobrinho e C. A. B. Carvalho. 2011. The growth dynamics in *Brachiaria* species according to nitrogen dose and shade. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 40, 2: 270-276.
- Palma, J. M. 2005. Los árboles en la ganadería del trópico seco. *Avances en Investigación agropecuaria* 9,1: 1-11.
- Pentón, G. y F. Blanco. 2001. Influencia de la sombra de *Albizia lebbek* en la composición química del pastizal. *Pastos y forrajes* 24,4: 305-315.

- Pezzopane, J. R. M., C. Bosi, M. L. F. Nicodemo, P. M. Santos, P. G. da Cruz and R. S. Parmejiani. 2015. Microclimate and soil moisture in a silvopastoral system in southeastern Brazil. *Bragantia* 74,1: 110-119.
- Purata, S.E., R. Greenberg, V. Barrientos and J. López-Portillo. 1999. Economic potential of the huizache, *Acacia pennatula* (Mimosoideae) in central Veracruz, México. *Economic Botany* 53,1: 15-29.
- Quiroz-Martínez, S. 2017. Efecto del dosel de *Vachellia pennatula* en la fisiología, producción y calidad nutritiva de las gramíneas tropicales *Hyparrhenia rufa* y *Megathyrsus maximus*. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados. Campus Veracruz. Tepetates, Manlio Fabio Altamirano, Veracruz, México. 70 p.
- Rico, L. 2007. Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascículo 150. Familia Leguminosae. Instituto de ecología, A. C. pp: 37-42.
- Román, M. M. L., A. Mora S. y G. A. González C. 2016. Sistemas agroforestales con especies de importancia maderable y no maderable, en el trópico seco de México. *Avances en Investigación Agropecuaria* 20, 2: 53-72.
- Romero, L. 2008. Pasturas templadas y tropicales. *In: Memoria del XXI Curso Internacional De Lechería Para Profesionales De América Latina*. 28 de abril- 16 de mayo. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Estación Experimental Agropecuaria Rafaela. Centro Regional Santa Fe, Argentina. pp: 37-60.
- Rosenstock, T. S., K. L. Tully, C. Arias-Navarro, H. Neufeldt, K. Butterbach-Bahl and L. V. Verchot. 2014. Agroforestry with N₂-fixing trees: sustainable development's friend or foe?. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 6: 15-21.
- Rusch, G. M., P. C. Zapata, F. Casanoves, P. Casals, M. Ibrahim and F. DeClerck. 2014. Determinants of grassland primary production in seasonally-dry silvopastoral systems in Central America. *Agroforestry Systems* 88, 3: 517-526.
- Sánchez-Jardón, L., B. Acosta, A. del Pozo, M. A. Casado, C. Ovalle, H. F. Elizalde, C. Hepp and J. M. de Miguel. 2010. Grassland productivity and diversity on a tree cover gradient in *Nothofagus pumilio* in NW Patagonia. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 137, 1-2: 213-218.
- Santiago-Hernández, F., S. López-Ortiz, C. Ávila-Reséndiz, J. Jarillo-Rodríguez, P. Pérez-Hernández and J. de D. Guerrero-Rodríguez. 2016. Physiological and production responses of four grasses from the genera *Urochloa* and *Megathyrsus* to shade from *Melia azedarach* L. *Agroforestry Systems* 90: 339-349.
- Saravia, G. A. 1985. Un enfoque de sistemas para el desarrollo agrícola. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA). San José, Costa Rica. 6 p.

- Scholes, R. J. and S. R. Archer. 1997. Tree-Grass Interactions in Savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 517-544.
- Siebenkäs, A., J. Schumacher and C. Roscher. 2015. Phenotypic plasticity to light and nutrient availability alters functional trait ranking across eight perennial grassland species. *AoB Plants* 7, plv029: 1-15.
- Soares, A. B., L. R. Sartor, P. F. Adami, A. Varella, L. Fonseca e J. C. Mezzalira. 2009. Influência da luminosidade no comportamento de onze espécies forrageiras perenes de verão. *Revista Brasileira de Zootecnia* 38,3: 443-451.
- Stachowicz, J. J. 2001. Mutualism, facilitation, and the Structure of Ecological Communities. *BioScience* 51,3: 235-246.
- Suárez-Islas, A., G. Williams-Linera, C. Trejo, J. I. Valdez-Hernández, V. M. Cetina-Alcalá and H. Vibrans. 2012. Local knowledge helps select species for forest restoration in a tropical dry forest of central Veracruz, Mexico. *Agroforestry Systems* 85: 35-55.
- Tadeo, F. R. y A. Gómez-Cadenas. 2013. Fisiología de las plantas y el estrés. *In: J. Azcón-Bieto y M. Talón (Coord.). Fundamentos de fisiología vegetal (2da. Edición). McGraw-Hill- Interamericana de España, S. L.; Publicacions I Edicions de la Universitat de Barcelona. España. pp: 577-597.*
- Tedder, M., C. Morris, R. Fynn and K. Kirkman. 2012. Do soil nutrients mediate competition between grasses and *Acacia* saplings?. *Grassland Science* 58, 4: 238-245.
- Teklehaimanot, Z. and R. M. Mmolotsi. 2007. Contribution of red alder to soil nitrogen input in a silvopastoral system. *Biol Fertil Soils* 43: 843-848.
- Tobar, L. D y M. Ibrahim. 2008. Valor de los sistemas silvopastoriles para conservar la biodiversidad en fincas y paisajes ganaderos en América Central. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 40 p.
- Trebuil, G. 1990. Principles and steps of the method of diagnosis on agrarian systems: A case study from Sathing Phra area Southern Thailand. Part 1. Agroecosystem analysis/diagnosis on agrarian system. *In: Farming systems research and development in Thailand. Prince of Songkla University. Tailandia. pp: 29-64.*
- Vicente C., C., y M. A. Legaz G. 2000. Fisiología vegetal ambiental. Editorial Síntesis. Madrid, España. 350 p.
- Wong, C. C. 1991. Shade tolerance of tropical forages: a review. *In: Forages for plantation crops. Proceedings of a workshop. Shelton, H. M. and W. W. Stür (eds.). Sanur Beach, Bali, Indonesia. Australian Centre for International Agricultural Research. Proceedings No, 32. pp: 64-69.*