

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y
ENSEÑANZA
“ C A T I E “

PROGRAMA DE MAESTRIA
AREA DE POSGRADO

TOLERANCIA A LA SOMBRA DE ESPECIES FORRAJERAS
HERBACEAS EN LA ZONA ATLANTICA DE COSTA RICA.

Tesis sometida a la consideración del Comité Técnico de Posgrado y
Capacitación del Programa de Enseñanza de Ciencias Agrícolas y Recursos
Naturales del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, para
optar el grado de.

MAGISTER SCIENTIAE

Por

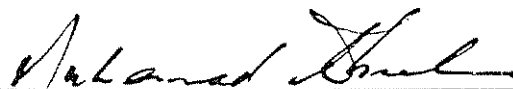
Efraín Ernesto Zelada Sánchez

Turrialba, Costa Rica
1996

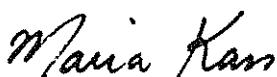
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma, por la Jefatura del Area de Postgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales del CATIE y aprobada por el Comité Asesor del estudiante como requisito parcial para obtener el grado de:

MAGISTER SCIENTIAE

FIRMANTES:




Muhammad Ibrahim, Ph. D.
Profesor Consejero



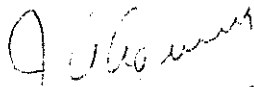
María Kass, Ph. D.
Miembro Comité Asesor



Pedro Ferreira, Ph. D.
Miembro Comité Asesor



Pedro J. Argel, Ph. D.
Miembro Comité Asesor



Juan Antonio Aguirre, Ph. D.
Jefe, Area de Postgrado



Pedro Ferreira, Ph. D.
Director, Programa de Enseñanza



Efraín Zelada Sánchez
Candidato

DEDICATORIA

A Eveling mi Madre:

Por su cariño, amor y paciencia, por haberme dado la vida y haber hecho de mí un hombre con sentimientos.

A Ernesto mi Padre:

Por su integridad, tenacidad, valentía y amor, por haberme inspirado la humildad y el trabajo por que siempre quise ser como él.

A mis hermanos José Antonio, Susana, Patricia y sus familias:

Por que siempre confiaron en mí, me brindaron su cariño y amistad.

A mi Patria Bolivia:

Por que es ella la razón de mi esfuerzo, la que nos brinda todo lo necesario para vivir y ahora necesita que nos ocupemos de ella.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento al Gobierno de los Estados Unidos de América por medio de USAID-Bolivia, CORDEP-DAI que posibilitó mi superación profesional financiando la beca de mis estudios y al señor Gustavo Guerrero por su gran colaboración.

Al Instituto Boliviano de Tecnología Agropecuaria, Proyecto IBTA-Chapare y al gobierno boliviano, por haber viabilizado y concedido la gran oportunidad de realizar la Maestría en el área agroforestal. A los Ingenieros. MSc. Jorge Aldunate y Francisco Sannier, por su ayuda y amistad.

Al Dr. Muhammad Ibrahim, Profesor consejero Principal, por su importante y valiosa colaboración, apoyo, orientación y consejos, por su indiscutible calidad humana y profesional y sobre todo por su gran amistad.

Al Dr. Pedro Ferreira, Miembro del Comité Asesor, por sus valiosos aportes y oportunas sugerencias en el análisis estadístico.

A la Dra. María Kass, Miembro del Comité Asesor, por sus consejos y revisión del documento final, por su amistad y amabilidad.

Al Dr. Pedro Argel, Miembro del Comité Asesor, representante del Programa de Forrajes Tropicales del CIAT para Centroamérica y el Caribe, por sus recomendaciones y la revisión detallada del presente trabajo.

Al Dr. Francisco Jiménez, Investigador y Docente en Agroclimatología, por su gentileza de revisar el documento, por su ayuda y consejos durante toda la investigación.

Al (PZA) Programa de la Zona Atlantica Convenio CATIE/UAW/MAG de Costa Rica, en las personas de Hans Jansen, Jetse Stoorvogel, Donatus Jansen, Fernando, Luis, Olga, y particularmente al Ing. Carlos Aragón, a los empleados Alberto Bravo y Carlos Rodríguez a Yesenia y Arelis Fallas Solíz y Maribel y Katia Loria Solíz por facilitar la implementación y el desarrollo del experimento.

Al personal de laboratorio de AGT y de Ganadería, en las personas de Frank López y Carlitos Aguirre, por su colaboración en los análisis de laboratorio y a Patricia Aguilar por su ayuda y por su sincera y grata amistad.

Al personal del Centro de Computo muy especialmente al Dr. Pedro Oñoro, Jhonny Pérez , Gustavo López , Juan Hidalgo, Josefina Hernandez, Alba Buitrago y Ramon Alvarado, por su invaluable colaboración y amistad .

A todos los profesores del Area de Agroforestería, principalmente a Donald Kass PhD (Sistemas Agroforestales y Manejo Sostenible de Suelos Tropicales), Bryan Finegan PhD. (Bases Ecologicas para la Silvicultura y Agroforesteria), Jorge Faustino PhD. (Conservación de Suelos), José Arce MSc. (Introducción a la Dinámica de Sistemas Agroforestales) por su constante apoyo y dedicación dentro y fuera de clases.

Al personal de la Biblioteca Conmemorativa Orton del CATIE, principalmente al Lic. Rigoberto Aguilar, Laura Coto, Addy Mora, Javier Brenes y Mainor Calvo.

A todo el personal del CATIE, muy especialmente a Ghisselle Alvarado, Isabel Royo, Marisol Cedeño, Maritza Martinez y Noely Pereira por haberme permitido pasar inolvidables y hermosos momentos durante mi estadía en Turrialba.

A todos mis compañeros, compañeras, amigos y amigas de las Promociones 93-94; 94-95; 95-96 y 96-97.

A todos mis paisanos bolivianos dentro y fuera de CATIE.

Al pueblo de Turrabá, y a toda Costa Rica, por que al brindarme el calor de hogar durante dos años, permanecerá por siempre como un hermoso recuerdo en mi corazón!

BIOGRAFIA

El autor nació en la ciudad de La Paz, República de Bolivia el 6 de septiembre de 1963. Finalizó sus estudios de secundaria en el Colegio Don Bosco de la misma ciudad el año 1980.

En 1981 hace su ingreso a la Facultad de Ciencias Agrícolas y pecuarias “Martín Cárdenas” de la Universidad Mayor de San Simón de Cochabamba, graduándose el año 1986.

Ese mismo año, se vinculó al Instituto Boliviano de Tecnología Agropecuaria IBTA cumpliendo actividades de Investigación en cultivos tropicales dentro del Proyecto Agroyungas financiado por NNUU.

En 1992 es contratado por el Proyecto IBTA-Chapare para cumplir actividades de extensión e investigación en cultivos tropicales dentro el Programa de Desarrollo Alternativo financiado por USAID.

Ingresó al Programa de Estudios de Postgrado del CATIE el 7 de enero de 1994, obteniendo el grado de *Magister Scientiae* en Agricultura Tropical Sostenible con énfasis en Sistemas Agroforestales el 12 de febrero de 1996.

Actualmente radica en la ciudad de Cochabamba y continua trabajando en el Proyecto IBTA-Chapare, cumpliendo actividades de investigación en la Estación Experimental “La Jota” en Chimoré - Chapare - Bolivia.

ZELADA SANCHEZ, E.E. 1996. Tolerancia a la sombra de especies forrajera herbáceas en la zona Atlántica de Costa Rica. Tesis Mag Sc., Turrialba, Costa Rica, CATIE. 87 p.

Palabras claves: Tolerancia a la sombra, *Brachiaria brizantha*, *Panicum maximum*, *Arachis pintoi*, *Axonopus compressus*, rebrotes, relación hoja-tallo, índice de área foliar, floración, nodulación, lombrices, producción materia seca, eficiencia del uso de radiación, calidad, pasturas, trópico húmedo, sistemas silvopastoriles.

RESUMEN

El objetivo del presente trabajo fue identificar los efectos de diferentes niveles de luz sobre la producción de materia seca, calidad, características morfológicas y fisiológicas y el efecto de la sombra sobre el suelo con cuatro especies herbáceas forrajeras (parcelas pequeñas: *Brachiaria brizantha*, *Panicum maximum*, *Axonopus compressus* y *Arachis pintoi*) establecidas en un campo experimental bajo un diseño de parcelas sub-subdivididas, utilizando mallas de sarán diseñadas para simular niveles de luz (parcelas grandes) de 25, 50 y 70 por ciento de luz, mas un tratamiento testigo a pleno sol (100%). El estudio se desarrollo entre los meses de Enero y Agosto de 1995, en la estación experimental "Los Diamantes" del MAG en Guápiles, Costa Rica a 10° 13' de latitud Norte y 83° 47' de longitud Oeste. La zona de vida corresponde a bosque tropical lluvioso. El suelo corresponde a un Eutric Hapludand.

Las variables evaluadas fueron: a) Climáticos: precipitación (pp), temperatura (t), Radiación solar (RS), Radiación Fotosintéticamente Activa (RAFA), Temperatura del suelo (ts). b) Morfológicos: Número de rebrotes, Relación hoja/tallo (HT), Índice de Area Foliar (IAF), ancho de hoja, floración y nodulación de *A. pintoi*. y densidad de lombrices. c) Producción: producción de materia seca (MS), relación biomasa aérea/raíz (Ba/R), Eficiencia del uso de Radiación (EUR) d) Calidad: Contenido de Proteína cruda (PC), porciento de Digestibilidad in vitro de la materia seca (DIVMS).

Los resultados indican con referencia a la RAFA una variación entre 3207 y 1837 $\mu\text{moles/m}^2/\text{seg}$. variación debida principalmente a la alta nubosidad en los meses de mayo a julio. La (ts) muestra diferencias significativas ($P < 0.01$) entre niveles de sombra y entre especies rastreras y erectas la cual registrada a medio día y a pleno sol presentó una diferencia de 5 °C. entre ambas. La (t) y la (pp) promedio mensual registradas durante el experimento fue de 228,2 mm y 23,4 °C respectivamente.

Se presentaron efectos altamente significativos ($P < 0.01$) en las interacciones y el análisis de regresión en el N° de Rebotes (Pm ; $y = -7,77 + 0,79x - 0,0034x^2$; Bb ;

$y = -6,71 + 0,83x - 0,0039x^2$), la relación HT (Ap, $y = 4,44 - 0,0043x$; Ac, $y = 0,93 - 0,0011x$; Bb, $y = 1,01 + 0,014x - 7E-05x^2$; Pm, $y = 1,55 + 0,002x - 0,0001x^2$) y el IAF (Ap, $y = 0,16 + 6,3x - 3,22x^2$; Ac, $y = -0,13 + 5,86x - 3,21x^2$; Bb, $y = -2,27 + 20,24 - 11,14x^2$; Pm, $y = -1,21 + 21,16x - 9,5x^2$) mostraron un efecto cuadrático y lineal cuando se consideró al nivel de luz como variable independiente (x), presentando altos valores en los coeficientes de determinación (R^2).

El número de flores de *A. pintoi* disminuyó gradualmente ($P < 0.0001$) cuando el nivel de luz fue reducido ajustándose a una regresión cuadratura ($y = 8,54 - 0,24x + 0,02x^2$) con un $R^2 = 0.89$. La nodulación disminuyó conforme se incrementó la sombra; la prueba de Duncan no detectó diferencias significativas entre los tratamientos a 100, 70 y 50% de luz.

La densidad de lombrices mostró interacciones entre especies por luz notándose un mayor N° de lombrices en las especies mejoradas *B. brizantha* y *P. maximum* a 50 % de luz total.

La producción de MS de las gramínea disminuyó cuadráticamente ($P < 0.001$) a medida que el nivel de sombra fue aumentado, el análisis de varianza detectó efectos ($P < 0.01$) en las interacciones entre la luz, cortes y especies. El peso de la biomasa aérea y de raíces disminuyó ($P < 0.01$) cuando se incrementó el nivel de sombra, mientras que la relación Ba/R aumentó en las tres especies hasta 50% de luz a partir del cual la relación bajó levemente. La EUR presentó diferencias significativas ($P < 0.01$) entre especies y una tendencia a incrementarse con bajos niveles de luz.

La concentración de PC de la planta y las hojas mostró efectos significativos ($P < 0.01$) en la interacción especie por luz y un ajuste de regresión lineal y cuadrático del nivel de luz (x) sobre la concentración de PC observándose un incremento en las especies gramínea conforme se disminuye el nivel de luz (de 11% hasta 17% de PC) y un decremento de 24 hasta 21% de PC en el caso del *A. pintoi* que presentó un mayor porcentaje de PC en todos los tratamientos de sombra. Por otro lado la DIVMS de todas las especies tendió a aumentar con mayores niveles de luz, siendo *A. pintoi* la que reportó los mas altos valores (69 y 70% bajo 25 y 50% de luz respectivamente), seguido por *B. brizantha* y *P. maximum* con un promedio de 60% bajo los mismos niveles de luz. Se concluye que a pesar de la disminución en la producción de MS de las gramínea mejoradas, estas sostienen altos niveles bajo condiciones de sombra moderada. El *A. pintoi* mostró una gran plasticidad para tolerancia a la sombra con valores altos de PC y DIVMS; la sombra incrementó la concentración de nitrógeno en las gramínea y redujo la DIVMS. La población de lombrices aumentó significativamente con bajos niveles de sombra y esta altamente correlacionada con la temperatura del suelo.

ZELADA SANCHEZ, E.E. 1996. Shade tolerance of herbaceous forrage species grown in the Atlantic Zone of Costa Rica, M.Sc. Thesis, Turrialba, Costa Rica, 87 p.

Key words: Shade tolerance, *Brachiaria brizantha*, *Panicum maximum*, *Arachis pintoi*, *Axonopus compressus*, regrowth, leaf/stem ratio, leaf area index, flowering, nodulation, production, radiation use efficiency, quality, humid tropics, silvopastoral systems.

SUMMARY

The objective of the present study was to identify the effect of different light levels on dry matter production, quality, morphological and physiological characteristics on four herbaceous forrage species (split plot: *Brachiaria brizantha*, *Panicum maximum*, *Arachis pintoi* y *Axonopus compressus*.) established in a split plot design with three repetitions at the "Los Diamantes" Experimental Station. Mean rainfall of the region is 4332 mm/year and daily temperature 24.2 °C: soils were medium to high fertility. Sarolin cloth were used to simulate the following light levels (main plots): 25, 50, 70% of total light. Besides the plants were grown in full sunlight (100%) as a control treatment. The plots were established in September 1994 and the experiment was started in January, 1995 with uniformisation of all plots (5 cm for prostrate species and 20 cm for erect species). The erect species were cut at 20 cm from ground level and prostrate species 5 cm at 35 days cutting interval.

The variables evaluated were: a) Climatic: rainfall, temperature, global radiation, photosynthetic active radiation (PAR), soil temperature b) Morphology: number of regrowths (*P. maximum* and *B. brizantha*), leaf/stem ratio (L/S), Leaf area index (LAI), leaf width (*P. maximum* and *B. brizantha*), flowering, nodulation c) Production: Dry matter production shoot root ratio (S/R), radiation use efficiency (RUE) and d) forage quality: crude protein and (CP) in vitro dry matter digestibility (IVDMD).

The results showed PAR varied between 1837 and 3207 umoles/m²/sec) during the experiment indicating that there are high variations in PAR during the year in the Atlantic zone because of high nubilosity. Soil temperature was decreased significantly under shaded conditions (> 2.5 oC) but this was always higher (1 to 5 oC) in plots sown with prostrate species especially under full sunlight.

The results on the number of regrowths/plant showed that there were significant interactions (P<0,01) between species, light levels and time of cutting. The regression analysis adjusted a lineal or quadratic model to describe relationship between light level (X) and regrowths/plant (Y) (Pm; $y = -7,77 + 0,79x - 0,0034x^2$; Bb; $y = -6,71 + 0,83x - 0,0039x^2$). There were also interactions between species and light levels on L/S of the species (Ap, $y = 4,44 - 0,0043x$; Ac, $y = 0,93 - 0,0011x$; Bb, $y = 1,01 + 0,014x - 7E-05x^2$; Pm, $y = 1,55 + 0,002x - 0,0001x^2$)

The number of flowers/m² of *A. pintoi* decreased gradually (P < 0.001) as the light level was decreased observing a quadratic response ($y = 8,54 - 0,24x + 0,02x^2$; R²=

0.89). The number of nodules of *A. pintoii* also decreased (> 60%) significantly ($P < 0.01$) but only under low light levels (25%).

Earthworm populations under full sunlight were increased significantly as light levels were decreased up to 50% with higher densities under erect species (*P. maximum* and *B. brizantha*). This is consider important for mineralization of OM under silvopastoral systems.

DM production was decreased in a quadratic manner as light levels were decreased but the analysis showed that there were interactions ($P < 0,001$) between species and light levels with highest production being sustained by *P. maximum* and *B. brizantha*. Root and shoot biomass (stubble+foliage) decreased significantly under shaded conditions but shoot/root ratio was increased. Radiation Use Efficiency was different between species with a tendency to increase under shade.

CP of leaves of grasses were increased significantly under shade reaching values of 17%, 16,8% and 17,4 % for *B. brizantha*, *P. maximum* and *A. compressus* respectively. In contrast, the CP% of *A. pintoii* tended to decrease but it maintained high values (> 20%) under all shaded conditions. IVDMD of the grasses was decreased (1 to 3%) under shaded conditions but *A. compressus* and *B. brizantha* maintained high values (>60%) under moderate light conditions (50%). IVDMD of *A. pintoii* was high (> 70%) although it tended to decrease under shade.

From the results, it was concluded that *P. maximum* and *B. brizantha* maintained high DM production under moderate light levels which should be considered for the establishment of silvopstoral systems. In addition, the legume *A. pintoii* showed excellent plasticity for shade tolerance and this together with high quality sustained under shaded conditions are good attributes for its integration in plantation grazing systems.

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN.....	viii
SUMMARY.....	x
INDICE DE FIGURAS.....	xv
INDICE DE CUADROS.....	xvii
1. INTRODUCCION.....	1
1. 1 OBJETIVOS	3
1. 1.1 <i>General:</i>	3
1. 1.2 <i>Específicos:</i>	3
2. REVISION BIBLIOGRAFICA.....	4
2. 1 SISTEMAS SILVOPASTORILES	4
2. 1.1 <i>Influencias de los árboles en el forraje</i>	5
2. 1.2 <i>Factores climáticos que afectan el desarrollo de la planta en el crecimiento de la pastura</i>	5
2. 2 RADIACION SOLAR	6
2. 3 ESPECTRO SOLAR.....	7
2. 3.1 <i>Radiación global</i>	7
2. 3.2 <i>Radiación Fotosintéticamente Activa (RAFA)</i>	8
2. 3.3 <i>Estimación de la RAFA</i>	8
2. 4 ABSORCION DE LA RADIACION POR LAS PLANTAS.....	9
2. 5 INTERCEPCION DE LA RADIACION SOLAR	12
2. 6 LA RADIACION SOLAR EN LAS PASTURAS	13
2. 7 ESTRES POR SOMBREO.....	16
2. 7.1 <i>Especies de pasturas para ambientes sombreados</i>	17
2. 7.2 <i>Economía del nitrógeno en pasturas bajo sombra</i>	18
2. 7.3 <i>Efecto de sombra sobre especies forrajeras</i>	20
2. 8 VALOR NUTRITIVO DE LOS PASTOS	24
2. 8.1 <i>Brachiaria brizantha</i>	25
2. 8.2 <i>Panicum maximum</i>	26
2. 8.3 <i>Arachis pintoi</i>	27
2. 8.4 <i>Axonopus compressus</i>	28

3. MATERIALES Y METODOS	30
3.1 AREA DE ESTUDIO	30
3.1.1 Localización	30
3.1.2 Clima	30
3.1.3 Radiación solar	32
3.1.3 Suelos	32
3.2 ESTABLECIMIENTO Y MANEJO DEL ENSAYO	32
3.2.1 Manejo de las forrajeras	33
3.3 TRATAMIENTOS Y DISEÑO EXPERIMENTAL	33
3.4 VARIABLES DE RESPUESTA	35
3.4.1 Variables climáticas	35
3.4.1.1 Radiación fotosintéticamente activa (RAFA)	35
3.4.1.2 Temperatura del suelo	35
3.4.2 Variables Morfológicas	36
3.4.2.1 Número de rebrotes	36
3.4.2.2 Relación hoja/tallo	36
3.4.2.3 Índice de Area Foliar (IAF)	37
3.4.3 Ancho de hoja	37
3.4.4 Floración de <i>Arachis pinto</i>	37
3.4.5 Nodulación de <i>Arachis pinto</i>	38
3.4.6 Densidad de lombrices	38
3.4.7 Variables de Producción	38
3.4.7.1 Producción de Materia Seca	38
3.4.7.2 Relación biomasa aérea/raíces	39
3.4.7.3 Eficiencia del Uso de Radiación	39
3.4.8 Variables de calidad	39
3.4.9 Modelo matemático	40
4. RESULTADOS.....	41
4.1 VARIABLES AMBIENTALES.....	41
4.1.1 Radiación Fotosintéticamente Activa (RAFA)	41
4.1.2 Temperatura del suelo	42
4.2 VARIABLES MORFOLOGICAS	43
4.2.1 Número de rebrotes/planta	43
4.2.2 Relación Hoja/Tallo	45
4.2.3 Índice de Area Foliar	48
4.3 ANCHO DE HOJA	49

4. 4 FENOLOGÍA Y NODULACIÓN DE ARACHIS PINTOI.....	50
4. 4 .1 Floración.....	50
4. 4 .2 Nodulación de <i>A. pintoï</i>	52
4. 5 DENSIDAD DE LOMBRICES.....	53
4. 6 VARIABLES DE PRODUCCION.....	55
4. 6 .1 Producción de Materia Seca.....	55
4. 6 .2 Relación biomasa aérea/raíces (Ba/R).....	58
4. 6 .3 Eficiencia de uso de radiación (EUR).....	60
4. 7 CALIDAD FORRAJERA.....	62
4. 7 .1 Proteína cruda (PC).....	62
4. 7 .2 Digestibilidad In Vitro de la Materia Seca (DIVMS).....	65
5. DISCUSION GENERAL.....	67
6. CONCLUSIONES.....	69
7. RECOMENDACIONES.....	70
8. BIBLIOGRAFIA.....	71
9. ANEXOS.....	84

INDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Gráfico de líneas mostrando (a) efecto de absorción solar por los pigmentos fotosintéticos y (b) el espectro de absorción de la radiación solar por los pigmentos fotomorfogénicos. 11
- Figura 2.- Representación esquemática de la respuesta fotosintética a la densidad de lujo fotónico, según el habitat ('sombra') y el tipo de ruta fotosintética de la planta (baruch y fisher 1991)..... 14
- Figura 3.- Variación diaria de precipitación (a) y temperatura (b) mínima, máxima y promedio durante el período experimental. guápiles - costa rica, 1995..... 31
- Figura 4.- Croquis de la disposición de parcelas y subparcelas del experimento. guápiles - costa rica, 1995..... 34
- Figura 5.- Variación diurna de la rafa medidas en los cuatro niveles de luz establecidos. guápiles - costa rica, 1995. (promedio de 5 cortes)..... 41
- Figura 6.- Temperatura del suelo medidas a 5 cm de profundidad en los diferentes tratamientos a las 12:00 horas del día. guápiles - costa rica, 1995. 42
- Figura 7.- Efecto de corte y nivel de luz sobre el número de rebrotes/planta de las especies *B. brizantha* y *P. maximum*, guápiles - costa rica 1995..... 44
- Figura 8.- Efecto de los diferentes niveles de luz sobre la relación (h/t) de cuatro especies herbáceas forrajeras manejadas con cortes cada 35 días. guápiles - costa rica, 1995..... 46

- Figura 9.- Efecto de los diferentes niveles de luz sobre el iaf de cuatro especies herbáceas forrajeras manejadas bajo un sistema de corte cada 35 días. guápiles - costa rica, 1995..... 48
- Figura 10.- Efecto de diferentes niveles de luz sobre el ancho de la hoja de *P. maximum* y *B. brizantha* manejadas con cortes cada 35 días. guápiles - costa rica, 1995. 50
- Figura 11. Variación de la floración de *A. pintoi* bajo cuatro niveles de luz y durante seis cortes, guápiles - costa rica, 1995. 51
- Figura 12.- Efecto de cuatro niveles de luz sobre el número de nódulos /dm² de *A. pintoi* (datos tomados en agosto). guápiles - costa rica, 1995..... 52
- Figura 13.- Efecto de cuatro niveles de luz sobre el número de lombrices/m² bajo las gramíneas *A. compressus* (ac), *B. brizantha* (bb) y *P. maximum* (pm). guápiles - costa rica, 1995..... 54
- Figura 14 .- Efecto de diferentes niveles de luz sobre la producción de ms en cuatro las gramíneas *P. maximum* (pm), *B. brizantha* (bb), *A. compressus* (ac) y la leguminosa *A. pintoi* (ap). guápiles - costa rica, 1995..... 56
- Figura 15.- Efecto de corte sobre la producción de ms de las gramíneas *P. maximum* (pm), *B. brizantha* (bb), *A. compressus* (ac) y la leguminosa *A. pintoi* (ap), manejadas con cortescada 35 días. guápiles, costa rica 1995..... 57
- Figura 16.- Efecto de diferentes niveles de luz, en el peso seco de las raíces y del follaje en (a) *A. compressus*, (b) *B. brizantha* y (c) *P. maximum* y la relación biomasa aérea/raíz (f/r). guapiles - costa rica, 1995..... 59

- Figura 17.-** Eficiencia de uso de radiación (g ms/mj) de cuatro especies 61
forrajeras manejadas bajo cuatro niveles de luz con cortes cada 35
días. guápiles, costa rica 1995. 61
- Figura 18.-** Efecto de diferentes niveles de luz sobre la concentración de proteína
cruda de la planta total y hojas (verdes) de las gramíneas *P. maximum*
(pm), *B. brizantha* (bb), *A. compressus* (ac) y la leguminosa *A. pintoí*
(ap). guapiles - costa rica, 1995. 63
- Figura 19.-** Efecto de diferentes niveles de luz, sobre el porcentaje de divms de la
planta y hojas de las gramíneas panicum maximum (pm), *B. brizantha*
(bb) y *A. compressus* (ac) y la leguminosa *A. pintoí* (ap). guápiles -
costa rica, 1995. 66

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1.- Especies de gramíneas y leguminosas tolerantes a la sombra.	18
Cuadro 2.- Ecuaciones de regresión de la relación H/T de cuatro especies forrajeras tropicales afectadas por diferentes niveles de luz (x).	47
Cuadro 3.- Efecto de la precipitación sobre la concentración de Proteína Cruda (PC) y el porcentaje de Digestibilidad In Vitro de Materia Seca (DIVMS) de la planta y hojas de las gramíneas a diferentes niveles de luz, sobre el porcentaje de divms de la planta y hojas de las gramíneas neas <i>P. maximum</i> , <i>B. brizantha</i> , <i>A. compressus</i> y la leguminosa <i>A. pintoi</i>	66

1. INTRODUCCION

En el mundo, las áreas de pastos comprenden más de 3 billones de hectáreas (Brewbaker, 1986). La ganadería constituye el principal ingreso económico para muchos productores y en varios países es una fuente importante de divisas, formando parte de la mayoría de las fincas agrícolas, donde provee proteínas de alta calidad.

Las pérdidas que ha experimentado la producción animal en algunas regiones tropicales, a causa de la degradación de las pasturas, plantean un problema tanto ecológico como económico de suma importancia. Se ha estimado que, en el trópico húmedo, 50% de las pasturas sembradas se encuentran en estados avanzados de degradación (Serrao, 1988; Serrao y Toledo 1989; Ramírez y Seré, 1989). Esto está relacionado principalmente con la pérdida de fertilidad del suelo, las condiciones de manejo inadecuado y selección de especies poco aptas para las condiciones climáticas y edáficas existentes.

En este contexto, la introducción de árboles y arbustos significaría un punto de partida en el reto de la ganadería tropical moderna, consistente por un lado, en incrementar la producción de leche y carne en forma acelerada y sostenible para suplir la demanda de la población y, por el otro, garantizar la conservación de los recursos naturales y el ambiente.

La combinación de pasturas con árboles, debidamente manejados y aprovechados para la producción de madera, leña, frutos o forraje, constituyen una alternativa racional para aumentar la producción de una manera económica; pero también implica un cambio en el manejo de los factores determinantes de la producción, ya que las especies forrajeras presentan un comportamiento muy diferente en condiciones de sombra que a pleno sol.

La Introducción de árboles y arbustos en las fincas ganaderas de los trópicos húmedos significa entonces, un enfoque válido en la estrategia de desarrollo acelerado y sostenido que requiere la región, debido a que, los efectos de luz, temperatura y el agua sobre el estrato inferior de las áreas con árboles, están en dependencia de las familias y especies de plantas que lo conforman, lo que puede tener incidencia en la estructura y composición química del forraje herbáceo, a su vez, la acción directa de la sombra y el microclima creado bajo los árboles, tienen un gran impacto en el mantenimiento de un adecuado balance térmico de los animales en pastoreo.

Con el creciente interés en el uso múltiple de la tierra incorporando cultivos como las pasturas a la agricultura de plantación, existe una escasez de información acerca de la producción potencial relativa al forraje tropical y los pastos forrajeros bajo un amplio rango de regímenes de luz tal como se encuentran en diferentes estados del desarrollo de plantaciones de trópicos húmedos.

Durante la última década el CIAT y el CATIE junto con otras instituciones nacionales (MAG, UCR, Instituto Tecnológico, etc.), establecieron y están evaluando gramíneas y leguminosas adaptadas para la zona Atlántica (Vallejos, 1988; Roig, 1989; e Ibrahim, 1994). Entre las especies de gramíneas *Brachiaria brizantha*, *B. decumbens* y *Panicum máximum* y las leguminosas *Arachis pintoí* y *Stylosanthes guianensis* han sido identificadas como las más promisorias para la zona Atlántica de Costa Rica. Sin embargo, es importante para destacar que todas las evaluaciones se realizaron a pleno sol y existen pocos trabajos con resultados sobre el comportamiento de las especies promisorias bajo condiciones de sombra en esta zona. Por otro lado, un alto porcentaje de los productores de esta región tienen establecidos sistemas silvopastoriles, por lo que se considera de mucha importancia el identificar cuales son las especies que pueden tolerar sombra para su utilización en estos sistemas. Además el estudio sobre el

comportamiento de las especies bajo diferentes niveles de sombra permitirá un manejo más adecuado de la pastura en sistemas silvopastoriles.

1.1 OBJETIVOS

Con base en los antecedentes mencionados anteriormente, en el presente trabajo se plantearon los siguientes objetivos:

1.1.1 General:

- Identificar especies herbáceas mejoradas con tolerancia a la sombra, para integrarlas en sistemas silvopastoriles.

1.1.2 Específicos:

- Cuantificar el efecto de diferentes niveles de sombra sobre las características morfológicas y fisiológicas de la planta y la producción de materia seca (MS).

- Cuantificar el efecto de diferentes niveles de luz, sobre la digestibilidad in vitro de materia seca (DIVMS) y proteína cruda (PC).

- Estudiar el efecto de la sombra sobre el medio ambiente del suelo y la micro y macrofauna del mismo.

2. REVISION BIBLIOGRAFICA

2.1 SISTEMAS SILVOPASTORILES

Budowski (1978a; 1980), define a los sistemas agroforestales, como “el conjunto de técnicas de uso de la tierra, que impliquen la combinación de árboles forestales con cultivos, con ganadería o con ambos”, indica que esta combinación puede ser simultánea o escalonada en el tiempo o en el espacio y tiene como objetivo buscar la máxima producción por unidad de superficie respetando siempre el principio del rendimiento sostenido.(Combe y Gewald, 1979).

La estrategia de asociar árboles con pastos es bien conocida en Costa Rica y otras regiones (Budowski, 1981b), estos sistemas son denominados Sistemas Silvopastoriles (SSP). La asociación con pastos más frecuente hallada en Costa Rica es la de laurel (*Cordia alliodora*) (Beer, 1978; Budowski, 1978b; 1980), poró (*Erythrina poeppigiana*) (Beer, 1980) y más recientemente plantaciones de coco con diferentes densidades de siembra han sido establecidas en la zona Atlántica.

Los árboles en los diferentes SSP cumplen diferentes funciones como el de suplir sombra y abrigo al ganado, producción de madera (Beer, 1980), producción de leña, promover forraje y alimentos de uso humano (Somarriba, 1982). Además pueden funcionar como mejoradores y protectores del suelo, proveer postes vivos y estéticamente son más agradables y valiosos para la vida silvestre (Budowski, 1981b).

2.1.1 Influencias de los árboles en el forraje

Daccarett y Blydenstein (1968), mencionan que la presencia de un árbol en el tapiz vegetal herbáceo puede influir en el desarrollo de este, producto de una competencia entre las raíces por agua y nutrientes del suelo y donde la copa reduce la luz necesaria para la fotosíntesis.

Gatherum (1960), en una investigación desarrollada en Iowa para producción de forraje encontró que la producción descendió y fue más severa a partir de 50% de cobertura. Lowel (1965), encontró que el contenido de la fibra y proteína aumentaba en *Poa pratensis* bajo la sombra de árboles, mientras que el extracto libre de nitrógeno bajaba. Estos autores observaron también que el pasto bajo sombra era menos apetecido por el ganado.

En relación con el uso de árboles leguminosos, Jagoe (1949), en Malaya encontró un gran aumento de los pastos que crecían bajo la sombra de árboles leguminosos en comparación a los que crecían sin sombra o bajo árboles no leguminosos. La producción de *Axonopus compressus* era mayor cuando se desarrollaba debajo del árbol leguminoso *Enterolobium saman*.

2.1.2 Factores climáticos que afectan el desarrollo de la planta en el crecimiento de la pastura.

Baruch y Fisher (1991), mencionan que el establecimiento y desarrollo de las plantas que conforman una pastura están influenciados por el medio aéreo y edáfico, así como por la competencia intraespecífica e interespecífica. Por lo tanto, para entender la respuesta de la comunidad del pastizal a las variables ambientales y a la competencia, es necesario entender primero esas respuestas en una planta individual.

El crecimiento y el desarrollo de las plantas dependen de la actividad del sistema fotosintético, el cual se halla funcionalmente relacionado con el clima del hábitat particular de las plantas gracias al flujo de energía, de agua, de bióxido de carbono y de nutrientes naturales del suelo (Gates, 1980). Además la calidad de la luz, el fotoperíodo y las fluctuaciones térmicas del ambiente regulan los procesos morfogénicos mediante su acción específica a nivel enzimático o de actividad hormonal o ambos (Baruch y Fisher, 1991).

2.2 RADIACION SOLAR

La radiación solar es la fuente de energía de prácticamente todos los procesos físicos y biológicos que ocurren en la naturaleza. La importancia de la radiación en la agricultura es muy bien resumida por Monteith (1965), quien dice, que la agricultura es una explotación de la energía solar, hecha posible mediante un suministro adecuado de agua y nutrientes para mantener el crecimiento de las plantas.

Larcher (1975), menciona que en la planta, la radiación actúa como una fuente de energía para reacciones fotoquímicas y estímulos que regulan el desarrollo, y también puede causar daños. Los diversos efectos de la radiación, resultan de la captura de quanta, cuya energía es función de la longitud de onda. Únicamente la radiación absorbida puede ser efectiva, por lo tanto, cada proceso dependiente de la radiación es mediado por receptores específicos. Los receptores para la fotosíntesis son clorofila y pigmentos de los plastidios y en algas las ficobilinas.

El mismo autor, indica que los procesos fotoinducidos, tales como el de germinación, floración, abscisión de hojas y en algunas plantas la alternancia entre estados activos y de reposo, son controlados por el sistema de fitocromos. Además, este sistema controla varios procesos fotomorfológicos como la determinación de tejidos y

determinación de la forma. El crecimiento direccional en respuesta a la luz (fotoperiodismo) actúa mediante receptores de luz azul de las flavoproteínas y carotenos. Por las muchas características metabólicas y morfológicas, las plantas se adaptan de diferentes maneras a la cantidad y calidad de la radiación localmente disponible.

2.3 ESPECTRO SOLAR

2.3.1 Radiación global.

La radiación de onda corta que llega a la superficie de la tierra, llamada radiación global, tiene dos componentes: un componente discreto viniendo directamente del sol y otro difuso, resultante de la absorción y difusión atmosférica. Se debe considerar que la energía total es emitida en una longitud de onda de 300 a 3000 nm. (Chartier *et al.*, 1993).

La mayor parte de la energía solar, se irradia en forma de ondas electromagnéticas cuyas longitudes varían desde 0,3 y 3,0 micrones. A este conjunto de radiaciones se denomina espectro solar. Las longitudes de onda comprendidas entre 0,2 y 0,4 micrones es la que corresponde a la radiación ultravioleta y conforma cerca del 9% de la energía total.

Las radiaciones comprendidas entre 0,4 y 0,76 micrones corresponden a la parte visible para el hombre y representan cerca del 41% de la energía solar, finalmente se ubican las radiaciones infrarrojas con longitud de onda entre 0,76 y 3 micrones y contienen cerca del 50% de la energía (Larcher, 1975; Chang, 1961).

2.3.2 Radiación Fotosintéticamente Activa (RAFA).

La energía luminosa entre las ondas de 400 y 700 nm (0,4 y 0,7 micrones) es la que se denomina radiación fotosintéticamente activa o **RAFA** en español y **PAR** en Inglés. (Larcher 1975, Chang 1961; Salisbury y Ross, 1978).

Los cloroplastos en las hojas hacen la conversión fotosintética de la energía radioactiva transformandola en energía química solamente en la longitud de onda de 350 a 750 nm. La eficiencia varía con la longitud de onda. Chartier *et al.*, (1993) menciona que un trabajo teórico de McCree en 1972 establece la definición de longitud de onda de 400 a 700 nm como la radiación fotosintéticamente activa.

El mismo autor menciona que comúnmente se recomienda la medición de la RAFA en flujos de fotones, porque la fotosíntesis es un proceso cuántico, pero el análisis energético de funcionamiento del cultivo requiere evaluaciones de energía, para las evaluaciones naturales del espectro solar.

2.3.3 Estimación de la RAFA.

Los estudios en las ciencias agrícolas generalmente requieren datos de radiación para cuantificar el régimen de energía de un dosel de un cultivo, árbol o planta. Aunque la radiación solar total (**RS**) puede ser comúnmente obtenida de estaciones meteorológicas estándares o medidas in situ, los valores de la radiación fotosintéticamente activa (**RAFA**) en la longitud de ondas de 0,3 a 0,7 μ m generalmente no están disponibles. Un método adecuado de estimación de la **RAFA** de los datos disponibles de irradiación sí es posible.

Monteith (1973), sugirió para propósitos prácticos que el contenido de energía de la radiación fotosintéticamente útil puede ser tomada como la mitad de la irradiación solar total. Szeicz (1974), demostró que esta es una aproximación muy buena, independientemente de las concentraciones de vapor de agua y aerosol atmosférico. Suckling *et al.*, (1975) aplicó esta relación para derivar relaciones empíricas entre (RS) y (RAFA) sobre un dosel de árboles.

Otro método para estimar la radiación solar total (RS) y a partir de esta la RAFA, es el que se obtiene a partir de la insolación relativa (n/N) y la radiación al tope de la atmósfera (fórmula de Black-Angstrom, (Jiménez, 1995)). Con este método solo se requiere la medición directa del brillo solar (n) mediante el heliógrafo utilizando la siguiente fórmula:

$$R_g = R_{g0} [a + b(n/N)]$$

Donde a y b son constantes cuyo valor aproximado es de $a = 0,25$ y $b = 0,45$ para regiones tropicales secas, $a = 0,28$ y $b = 0,42$ para regiones tropicales húmedas y $a = 0,18$ y $b = 0,55$ para regiones templadas y frías. R_{g0} es la radiación solar al tope de la atmósfera, N es la duración del fotoperíodo (duración astronómica del período diurno, horas y décimas). N y R_{g0} varían en función de la latitud y del curso del año. Su valor se puede encontrar en diferentes tablas (Jimenez , 1995).

2. 4 ABSORCION DE LA RADIACION POR LAS PLANTAS

De la radiación que incide sobre las hojas, una gran parte es absorbida. La mayor parte de la luz ultravioleta es retenida por la epidermis; solamente de un 2 a 5 %

de esta radiación penetra a las capas más profundas de la hoja. Así la epidermis actúa como un efectivo filtro de la luz ultravioleta, protegiendo el parenquima, en el cual ocurre la fotosíntesis. (Larcher, 1975).

El mismo autor menciona que la absorción de radiación fotosintéticamente activa es determinada por los pigmentos de los cloroplastos; clorofilas a y b y los carotenos. Cerca del 70% de esta radiación que entra al mesófilo es absorbida por los cloroplastos. En su paso a través de la hoja, la radiación es progresivamente atenuada de modo que la cantidad capturada por las capas de células sucesivas se reduce de manera aproximadamente exponencial.

Poca radiación infrarroja es absorbida en la región de más de 2 micrones, pero en el ámbito de longitud de onda larga, la radiación calórica superior a 7 micrones de longitud de onda es casi completamente absorbida (97%), esto indica que la planta se comporta como un cuerpo negro con respecto a la radiación calórica. (Larcher, 1975; Lohmme, 1984).

La radiación solar es absorbida diferencialmente por los pigmentos fotosintéticos y fotomorfogénicos de las plantas (fig. 1). Las clorofilas a y b presentan absorción máxima en la región azul-violeta, con picos aproximadamente en las 429 y 453 nanómetros, respectivamente, y con picos de menor importancia en 410 y 430 nanómetros. Además de la absorción azul en la región azul-violeta, las clorofilas a y b con picos cerca de 660 y 640 nanómetros, respectivamente. La absorción máxima de estos importantes pigmentos fotosintéticos da idea de la calidad de luz más efectiva en el proceso fotosintético. Los pigmentos fotomorfogénicos (fitocromos) tienen máxima absorción en la región del rojo (P660 y rojo lejano P720). (Monteith 1965, Jiménez 1994)

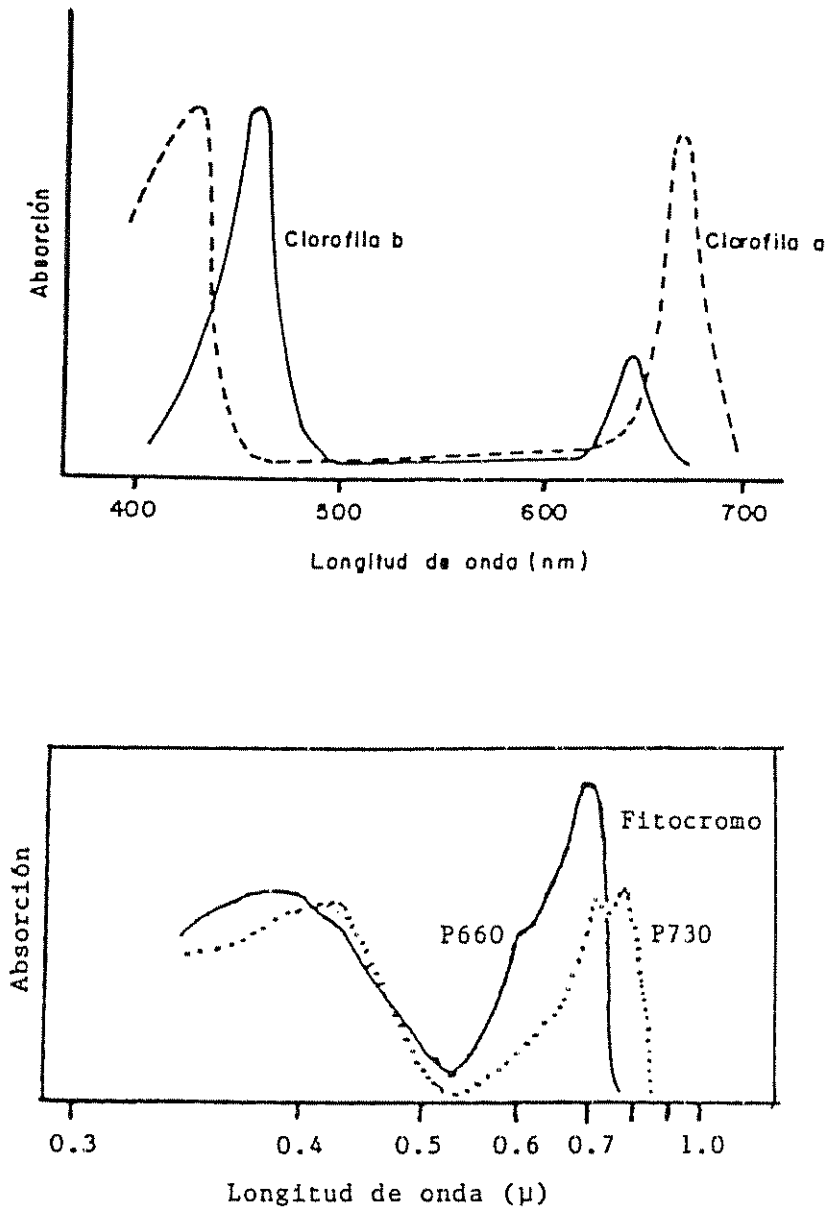


Figura 1. Gráfico de líneas mostrando (a) efecto de absorción solar por los pigmentos fotosintéticos y (b) el espectro de absorción de la radiación solar por los pigmentos fotomorfogénicos. (Blunks, 1951; French y Young, 1956 y Siegelman y Butler, 1965 en: Larcher, 1976)

2. 5 INTERCEPCION DE LA RADIACION SOLAR

En los sistemas silvopastoriles, la producción total de biomasa es usualmente mayor que la encontrada en pastos solos (Budowski, 1981a). Esto puede explicarse dado que se captura una mayor cantidad de recursos y de energía solar, por un mejor aprovechamiento del espacio vertical, y por una menor reflexión de la radiación fotosintéticamente activa (Budowski, 1981a; Larcher, 1975). A medida que aumenta el índice de área foliar ($IAF = \frac{\text{sup. foliar}}{\text{sup. del suelo}}$), incrementa la actividad fotosintética y también la respiratoria, habiéndose encontrado máximos de eficiencia en la producción neta, con IAF próximos a 4. En bosques densos, se alcanzan IAF superiores a 8 (Odum, 1972). No obstante, las plantas que se desarrollan bajo los árboles disponen de menores cantidades de luz y a veces no satisfacen sus necesidades para una óptima producción. Esto difiere según las especies; las carbono 4 (C_4), tipo metabólico al que pertenecen muchas gramíneas, necesitan mayores cantidades de luz, ya que alcanzan su máxima producción con altos niveles de intensidad ($>90\%$) (Larcher, 1975; Moyse, 1976; Zelitch, 1979). Así por ejemplo, el maíz se aproxima a su máxima producción con intensidades de $100 \text{ cal/cm}^2/\text{hora}$, mientras que las hierbas del sotobosque, especies C_3 , la alcanzan con $20 \text{ cal/cm}^2/\text{hora}$ (Odum, 1972).

La magnitud del sombreado depende de la cantidad de árboles por unidad de superficie, el diámetro de las copas y su frondosidad. Daccarett y Blydenstein (1968), midieron la intercepción de luz mediante fotómetro, colocado a 2,5 m del tronco de árboles de diferente arquitectura, en plantaciones de igual densidad (aprox 60 árboles/ha). Midieron la producción de los pastos y encontraron valores más bajos cuando la intercepción de luz fue alta, aunque las diferencias no fueron estadísticamente significativas.

La sombra de los árboles está relacionada también con la calidad del forraje. Altas intensidades de radiación solar provocan un desmejoramiento de la calidad, disminuyendo el contenido de proteína y aumentando el de fibra. Esto puede explicarse debido a que altas intensidades de luz, la síntesis de proteínas se inhibe antes que la de hidratos de carbono (Devlin, 1970; Odum, 1972; Zelitch, 1979). Eriksen y Whitney (1981), trabajando con sombra artificial sobre seis especies de pastos tropicales, muestran que el promedio de producción fue levemente mayor con 100% de luz, el % de nitrógeno aumentó con la intensidad del sombreado y el rendimiento en nitrógeno del forraje (MS x %N) fue mayor para un 70% de luz y luego para 45% y por último 27%. Daccarett y Blydenstein (1968), encontraron mayores porcentajes de proteína y menores de fibra en todas las pruebas bajo sombra, pero las diferencias con el testigo fueron más grandes cuando se hallaban bajo árboles leguminosos.

2. 6 LA RADIACION SOLAR EN LAS PASTURAS

Por medio de la fotosíntesis, la intensidad de la radiación solar afecta el desarrollo y el crecimiento de las plantas autótrofas. La calidad y la periodicidad de la luz influyen en el desarrollo de las plantas porque estimulan o reprimen la germinación, floración, los movimientos de la planta y otros fenómenos. La percepción del estímulo luminoso se realiza mediante un fotoreceptor adecuado, como la clorofila, el caroteno o el fitocromo, que son sensibles a diferentes longitudes de onda. (Baruch y Fisher, 1991).

Los mismos autores indican que los hábitat terrestres presentan un amplio rango de intensidades y calidades luminosas que dependen, tanto de los ciclos diarios y estacionales, como de gradientes espaciales específicos y que cuando la concentración de CO₂, el suministro de agua y de nutrientes y la temperatura no son limitantes, la tasa

fotosintética es directamente proporcional (dentro de ciertos límites) a la radiación absorbida por la hoja, o sea, aquella de longitud de onda entre 400 y 700 nm. y se puede distinguir claramente las plantas adaptadas a condiciones de sol y las adaptadas a condiciones de sombra, debido a que la capacidad fotosintética de las últimas, es menor, donde el proceso se puede saturar con bajos niveles como el 5% de la máxima radiación solar (fig. 2).

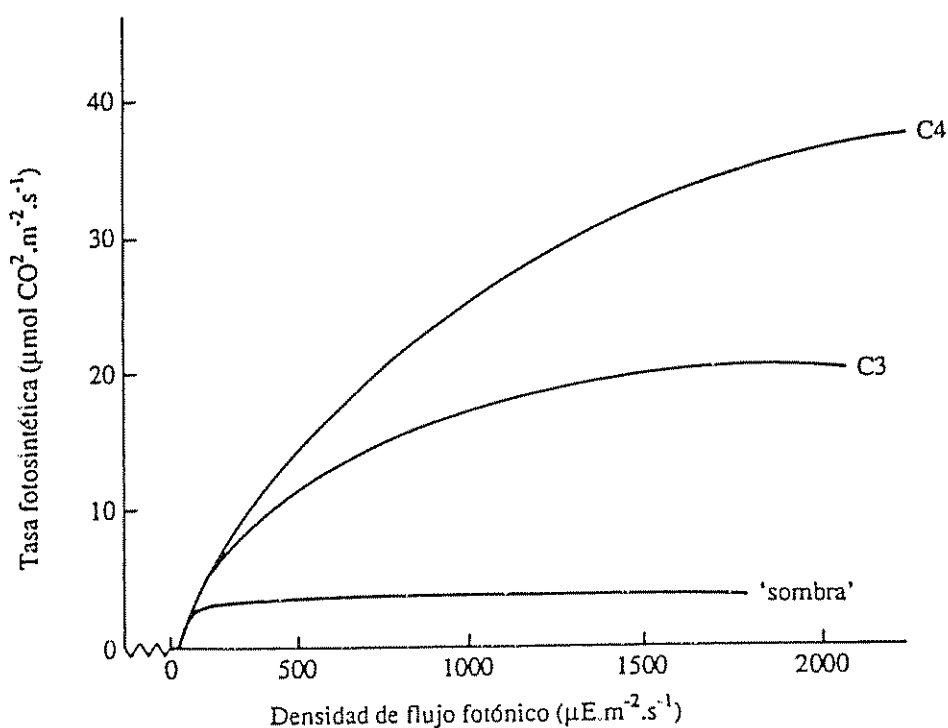


Figura 2.- Representación esquemática de la respuesta fotosintética a la densidad de flujo fotónico, según el habitat ('sombra') y el tipo de ruta fotosintética de la planta (Baruch y Fisher, 1991)

La mayoría de las especies forrajeras tropicales son plantas de "sol" y el sistema fotosintético de las gramíneas C4 no se satura ni con la máxima radiación solar. Sin embargo, tanto las gramíneas como las leguminosas tropicales pueden aclimatarse a niveles bajos de luz. *Panicum maximun*, por ejemplo, puede comportarse como planta de sombra (Ludlow y Wilson, 1970). Las plantas de sombra según Bjorkman (1981), no son capaces de responder a altas intensidades de radiación debido a encontrarse fotoinhibidas.

A altas intensidades de radiación y por razones bioquímicas y anatómicas, las plantas C4 fotosintetizan más por unidad de radiación absorbida que las plantas C3. Por la mismas razones, las plantas C4 son fotosintéticamente superiores a las plantas C3 a altas temperaturas (35-40 °C), pero inferiores a ellas cuando la temperatura esta por debajo de los 30°C. Esto explica el por qué rara vez se encuentran plantas C4 en los hábitat sombreados y a bajas temperaturas. Este comportamiento tiene implicaciones en las pasturas tropicales en que se asocian leguminosas de ruta fotosintética C3 y gramíneas de tipo C4. (Baruch y Fisher, 1991)

Sí las condiciones del suelo no son limitantes y los cultivos son todavía vegetativos, la fotosíntesis y las tasas de crecimiento de sus doseles están cerca de ser proporcionales a la radiación que ellos interceptan. En intercalados mixtos donde las condiciones del suelo son buenas de tal forma que la competencia es solamente por luz, una ligera diferencia en altura, aún en los primeros estados de crecimiento, puede conducir a fuertes efectos de competencia. (Trembath, 1974)

La reducción en la densidad de flujo de la luz (intensidad) debida a intercePCIón dentro de un dosel de hojas es usualmente exponencial (Trembath, 1974).

Szeicks (1974), indica que los pigmentos de las hojas absorben cerca del 80-90 % de RAFA; pero solamente un 20 % de la radiación infraroja (NIR). Dado que en el dosel la radiación es transmitida a través y entre hojas, la composición espectral cambia rápidamente con la profundidad del mismo.

De acuerdo con Allen *et al.* (1976), tanto los datos experimentales como las simulaciones no solamente muestran un enriquecimiento relativo de irradiación de 730 nm (NIR) con respecto a irradiancia de 660 nm (PAR) con la profundidad dentro del dosel, sino que además el enriquecimiento relativo es más grande en las áreas sombreadas que en las manchas de sol. La radiación NIR no contribuye a la fotosíntesis; pero sí contribuye a los gastos de balance de energía de las hojas. El enriquecimiento de radiación de 730 nm/600 nm con la profundidad dentro de los doseles puede afectar los procesos fotomorfogénicos en forma diferencial.

Aunque el sombreado por el componente más alto generalmente reduce las tasas de fotosíntesis en el dosel más bajo; siempre que el sombreado no sea muy intenso, las plantas del dosel sombreado continúan creciendo y se adaptarán a los bajos niveles de luz, estas adaptaciones serán efecto de competencia. Las adaptaciones a baja intensidad de luz incluyen tasas de respiración oscura reducidas, disminución en la relación raíz/parte aérea, etc., estos cambios aumentan la oportunidad de sobrevivencia por medio de un aumento en la intercepción de luz y una reducción en la carga respiratoria (Trembath, 1974).

2.7 ESTRES POR SOMBREO

Baruch y Fisher (1991), indican que en ausencia de otros estreses ambientales, las gramíneas son, aparentemente, más sensibles al sombreado que las leguminosas. Sin embargo, con niveles bajos de nitrógeno, algunas gramíneas parecen ser menos

susceptibles a la sombra que las leguminosas. El sombreado estimula, aparentemente la absorción de nitrógeno en las gramíneas y por ende, su crecimiento, pero no causa el mismo efecto en las leguminosas (Wong y Wilson, 1980; Wilson *et al.*, 1986; Navarro y Mckersie, 1983). En las leguminosas sometidas a baja radiación solar se reduce la fijación de nitrógeno, ya que el proceso de nodulación está controlado por el sistema del fitocromo. En *A. gayanus* el sombreado induce un mayor tamaño foliar y mayor biomasa total (Toledo y Fisher, 1989)

2. 7 .1 Especies de pasturas para ambientes sombreados.

Shelton *et al.* (1987), resaltan que las principales aproximaciones en la identificación de nuevas especies tienen que tener en cuenta la posterior puesta a la venta comercial del producto y la evaluación de su tolerancia ante situaciones de sombra fortuitos. Indican además que mucho de este material fue originalmente recolectado de bosques marginales y que la experiencia y los resultados permitieron categorizar las especies de acuerdo al nivel de tolerancia a la sombra (tabla 1).

Watson y Whiteman (1981), sobre el mismo tema mencionan que muy pocas especies de gramíneas cultivadas mostraron genuina tolerancia a la sombra, y con pocas excepciones, ellas no persisten bajo pastaje sostenido. Usualmente estas especies son reemplazadas por especies naturalizadas como por ejemplo *Paspalum conjugatum* y *Axonopus compressus*, así como malezas de hoja ancha. Macfarlane y Shelton (1986), afirman que una notable excepción es *Stenotaphrum secundatum* que es exitosa en Vanuatu y sugiere que debería ser investigada mas de cerca en el Pacífico Sur y en el Sudeste de Asia.

Cuadro 1.- Especies de gramíneas y leguminosas tolerantes a la sombra.

Tolerancia a la sombra	Especies gramíneas	Especies leguminosas
Alta	<i>Axonopus compresus</i>	<i>Calopogonium caeruleum</i>
	<i>Brachiaria milliformis</i>	<i>Desmodium heterophyllum</i>
	<i>Ischaemun aristatum</i>	<i>Desmodium intortum</i>
	<i>Ischaemun timorensis</i>	<i>Desmodium ovalifolium</i>
	<i>Ottochloa nodosum</i>	<i>Flemingia congesta</i>
	<i>Paspalum conjugatum</i>	<i>Mimosa pudica</i>
	<i>Stenotaphrum secundatum</i>	
Media	<i>Brachiaria brizantha</i>	<i>Centrosema pubescens</i>
	<i>Brachiaria decumbens</i>	<i>Desmodium canum</i>
	<i>Brachiaria humidicola</i>	<i>Leucaena leucocephala</i>
	<i>Imperata cylindrica</i>	<i>Macroptilium axillare</i>
	<i>Panicum maximum</i>	<i>Neonotonia wightii</i>
		<i>Pueraria phaseoloides</i>
Baja		<i>Vigna luteola</i>
	<i>Brachiaria mutica</i>	<i>Calopogonium mucunoides</i>
	<i>Digitaria decumbens</i>	<i>Macroptilium atropurpureum</i>
		<i>Stylosanthes guianensis</i>

(Fuente: Shelton *et al.*, 1987)

2.7.2 Economía del nitrógeno en pasturas bajo sombra.

Black (1957), señaló que el crecimiento de las especies de pastos es marcadamente dependiente de la luz ambiental, y usualmente, el crecimiento y la cantidad de energía de la luz disponible se encuentran muy cercanas y muy relacionadas. Sin embargo algunos estudios en donde la disponibilidad del nitrógeno

estaba limitada, demostraron una producción de biomasa superior bajo moderados niveles de sombra que bajo condiciones de luz solar plena. (Wong y Wilson 1980; Wilson *et al.*, 1986). Este efecto se encuentra asociado con las elevadas concentraciones de nitrógeno en los tejidos vegetales (Deinum *et al.*, 1984; Stritzke *et al.* 1976; Fleischer *et al.* 1984) y en muchos casos con el alto nitrógeno total que es eliminado. (Eriksen y Whitney, 1981; Wilson *et al.*, 1986).

Según Smith *et al.* (1984); Eriksen y Whitney (1981), la fuente de este nitrógeno no parece venir de una actividad adicional de las raíces fijadoras de nitrógeno y como menciona Wilson *et al.* (1986), menos de una redistribución desde las raíces nitrogenantes hacia las partes superiores de la planta, ni se encuentra relacionado con el incremento de la humedad del suelo bajo una baja luz del ambiente. Se ha hipotetizado, que los niveles disponibles de nitrógeno en el suelo, se incrementan por el positivo efecto de la sombra en el índice de nitrificación de fuentes orgánicas de nitrógeno del suelo. Esta teoría es apoyada por trabajos que demuestran que el efecto es mas aparente en suelos con estatus de nitrógeno bajo y es negado cuando una adecuada fertilización de nitrógeno es suplementada (Eriksen y Whitney, 1981).

Es necesario comprender y confirmar este efecto en forrajes que crecen bajo cultivos. Muchas pasturas crecen sin fertilización, y la disponibilidad del nitrógeno del suelo será muy importante y determinante tanto en relación al crecimiento como para la calidad de las gramíneas y la competencia entre leguminosas y gramíneas. (Wilson *et al.*, 1986).

Las leguminosas proveen nitrógeno por fijación simbiótica que es reducida por la sombra. Sin embargo, aparentemente existen variaciones significativas entre las leguminosas a esta respuesta. Los procesos de fijación de nitrógeno en leguminosas tolerantes a la sombra como por ejemplo: *D. intortum*, *L. leucocephala* y *D. canum*,

no fueron afectadas adversamente por la baja intensidad de luz (Eriksen y Whitney, 1982).

2. 7 .3 Efecto de sombra sobre especies forrajeras

Wong y Wilson (1980), consideran la necesidad de investigar el comportamiento de las pasturas tropicales bajo condiciones de sombra. Entre las razones que brindan, se encuentra la práctica de sembrar árboles en áreas de pasturas, en un esfuerzo por intensificar y diversificar la producción agrícola por unidad de tierra; la necesidad de desarrollar pasturas de bajo costo para evitar la deforestación y en la combinación de pasturas con plantaciones forestales.

Shelton *et al.*(1987), menciona que existen algunas referencias que indican que el valor nutritivo de las especies forrajeras pueden ser afectadas adversamente sí son expuestas a bajas intensidades de luz, pero resalta que la mayor parte de estas evidencias se encontraron en laboratorios.

Diversos ensayos han sido conducidos con la finalidad de evaluar los efectos de la sombra sobre las características de las especies forrajeras. Las especies de *Panicum* han mostrado una considerable variación morfológica y de comportamiento en condiciones de sombra simulada o asociado con árboles. En una investigación de Wong y Wilson (1980), bajo condiciones de sombra equivalentes al 60 y 40 % de plena luz solar, empleando para ello mallas de "Sarlon" y defoliación a dos frecuencias, en pasturas puras y asociadas de *Panicum maximun* var *trichoglume* cv. *Petrie* y *Macroptilium atropurpureum* cv. *Siratro*, se encontró que la gramínea bajo condiciones de sombra tuvo un mayor índice de área foliar, mejor distribución del área foliar en altura, coeficientes de extinción de luz más bajos, mayor acumulación de nitrógeno en todas las fracciones de la planta, y las hojas individuales presentaban una mayor actividad fotosintética, mientras que la leguminosa mostró valores contrarios.

Estiman que la competencia en la mezcla fue más severa en relación al rendimiento de vástagos y fue acentuada por la sombra, frecuencia de defoliación y el tiempo.

Varios investigadores afirman que la exposición de muchas leguminosas y gramíneas a bajas intensidades de luz, reduce la digestibilidad invitro y provoca cambios fisiológicos en los mismos (Masuda, 1977; Wilson y Wong, 1982; Deinum, 1984).

En un experimento conducido en Australia por Ludlow *et al.* (1974), para estudiar las respuestas comparativas de las gramíneas *Brachiaria ruziziensis* cv *Kennedy* y *Panicum maximum* var *Trichoglume* cv *Petrie* y las leguminosas *Calopogon mucunoides* y *Macroptilium atropurpureum* cv *Siratro*, al efecto de la sombra vs. ausencia de competencia por luz entre plantas, se encontró que conforme aumentaba la intensidad de sombreado, se incrementaba la proporción de hojas y disminuía la proporción de raíces, el peso seco total de la biomasa aérea y el área foliar, y se incrementaba la relación vástago/raíz en todas las especies, excepto en *P. maximum* donde ocurrió lo contrario. Asimismo, observaron que el sombreado tuvo un efecto marcado sobre el número de macollos.

Por otro lado, Wong y Wilson (1980), manifiestan que un factor adicional que puede limitar la capacidad de crecimiento de las leguminosas bajo sombra, en situaciones de campo, es la probabilidad de que estas presenten una baja tasa de fijación de nitrógeno por los rizobios.

Eriksen y Whitney (1981), al estudiar el efecto de la intensidad de luz (100, 70, 45, y 25 % de luz), con aplicación de nitrógeno y sin fertilización sobre el crecimiento de seis pastos, demostraron que en ausencia de fertilización nitrogenada, el nitrógeno fue un factor más limitante del crecimiento que la luz. Concluyen que bajo sombra y sin fertilización, los rendimientos de materia seca (MS) se incrementan, mientras que

sucede lo contrario cuando se aplica fertilización nitrogenada bajo intensidades de luz reducidas. Entre las razones para explicar este comportamiento, mencionan que el nitrógeno aplicado a plena luz fue insuficiente para soportar los máximos rendimientos en función a la radiación incidente. Resaltan asimismo, que en algunas especies el rendimiento potencial fue afectado por otros factores, tales como una pobre adaptación o la baja disponibilidad de nitrógeno, más que por la sombra.

Estos mismos autores señalan que al reducirse la intensidad de luz, disminuyó el contenido de materia seca (MS) del forraje, pero se incrementó el contenido de nitrógeno, el nivel de muchos minerales, la altura de planta y el follaje. Estos autores indican que el efecto de la sombra fue mayor sobre las gramíneas que sobre las leguminosas, por lo que las diferencias existentes entre los dos grupos tienden a reducirse; consecuentemente, bajo tales condiciones ambos grupos presentarían capacidades de crecimiento similares, o habilidad competitiva semejante.

Por otro lado se ha comprobado experimentalmente que los incrementos en la intensidad luminica tienden a aumentar el contenido de carbohidratos solubles y la digestibilidad de las gramíneas a través de la acumulación de la fotosíntesis, se reportan también aumentos en la temperatura que favorecen la conversión de estos en carbohidratos estructurales (Deinun *et al.*, 1968).

La eficiencia fotosintética de las praderas, cuando otros factores no son limitantes, depende de la luz y de la medida en que esta es interceptada por la cobertura vegetal. Esta interceptación depende del índice de área foliar (IAF), que se define como la relación del área foliar a la unidad de área de suelo ocupado por las plantas (Watson, 1974).

El efecto de la luz sobre las plantas ha sido estudiado con mas detalle en condiciones de laboratorio, en los cuales la producción neta aumenta con la intensidad de luz hasta alcanzar un punto máximo de saturación lumínica, después muestra una tendencia a mantenerse constante o descender levemente, dependiendo de cada especie (Larcher, 1975). La intensidad lumínica a la cual se alcanza la mayor producción forrajera, depende de la especie. Las gramíneas tropicales, alcanzan su máximo potencial productivo con intensidades de luz tan altas como las registradas al medio día con cielo despejado, en condiciones no limitantes de otros factores (Larcher, 1975). Sin embargo, a nivel de campo esa situación puede variar mucho y es explicada por la interacción entre los factores luz, nutrientes, y agua disponibles (Bronstein, 1984).

La sombra de los árboles al atenuar la intensidad de la luz y la temperatura foliar de las plantas herbáceas, modifican también el contenido de proteína cruda (PC) de las gramíneas tropicales. La cantidad de proteína se vio incrementada cuando las pasturas fueron asociadas con árboles. Así Bronstein (1984), reporta que el tratamiento de estrella africana *Cynodon nemfluensis* asociada con poró *Erythrina poepigiana* (44% de luz) tuvo un 8,4 % de PC mientras que el mismo pasto al sol tenia una concentración de 6,0 % de PC.

El crecimiento de los cultivos es por consiguiente cada vez más a menudo analizado en términos de cantidad de la intercepción y la eficiencia de conversión de radiación solar a peso seco (Scott *et al.*, 1973; Monteith, 1977; Gallagher y Biscoe, 1978; Mackinnon *et al.*, 1978)

En general, las gramíneas tropicales tienden a presentar un menor crecimiento en la sombra que en alta luminosidad (Ludlow *et al.*, 1974; Shelton *et al.*, 1987) y a sufrir cambios en la calidad nutritiva (Wong y Wilson, 1980) y en las producciones de semilla (Oliveira y Humphreys, 1986). Sin embargo existe un alto grado de variabilidad

entre genotipos en relación con su habilidad para tolerar la baja luminosidad. Este es un análisis más racional del crecimiento de los cultivos, siempre y cuando se analiza el crecimiento clásico (Monteith, 1977).

2.8 VALOR NUTRITIVO DE LOS PASTOS

Debido a la gran biodiversidad, resulta difícil hacer generalizaciones sobre la calidad nutritiva de los forrajes tropicales. Pero se puede decir que en periodos con buena disponibilidad de humedad del suelo, puede esperarse una buena producción de fitomasa, la principal limitante dietética de los animales que defolian selectivamente las gramíneas tropicales, es sin lugar a dudas la disponibilidad energética. Pezo *et al.* (1992), afirma que algunos de estos factores que inciden en la baja disponibilidad energética son el alto contenido de fibra, los bajos niveles de carbohidratos no estructurales y la digestibilidad menor al 60% que caracteriza a estos forrajes, factores que inciden directamente en la producción de leche.

Los forrajes tienden a madurar, la disponibilidad y la oportunidad de selección que ejercen los animales decrecen cuando se ingresa al período seco. Esta situación no solo provoca limitaciones de energía, sino que también limita el contenido de fracciones nitrogenadas del forraje (Combellas y Mata, 1992).

(Espinoza, 1969; Huertas *et al.*, 1978; Paladines y Leal, 1979) en trabajos de investigación mencionan que existen diferencias en cuanto al valor nutritivo entre especies de gramíneas, así como en la procedencia de géneros como *Trachypogon* y *Axonopus* (Huertas *et al.*, 1978), que declinan rápidamente en su calidad, afectando el consumo voluntario y las ganancias de peso en los animales (O'Donnovan *et al.*, 1982)

La evaluación de gramíneas forrajeras en el trópico húmedo de América Latina indican que *Brachiaria decumbens*, *B. dictyoneura* y *Panicum maximum* presentan buena adaptación y aceptable producción de forraje (Vallejos *et al.*, 1989a 1989b).

2. 8.1 *Brachiaria brizantha*

El género *Brachiaria* agrupa cerca de 80 especies (Monteiro *et al.*, 1974; Sandulski, 1978), distribuidas en los trópicos. Estas gramíneas tienen la cualidad de adaptarse a diferentes condiciones edafológicas, desarrollándose desde los suelos húmedos y fértiles, hasta los suelos ácidos, de baja fertilidad con presencia de sequías estacionales (Seiffert, 1980). Este género se desarrolla por debajo de los 2000 m.s.n.m., en climas tropicales húmedos con precipitación anual mayor a los 750 mm y con estaciones secas de tres a seis meses de duración (Vallejos, 1988).

Existe una gran diversidad en este género, pudiendo encontrarse especies anuales o perennes, con crecimiento erecto, cespitoso, decumbente o estolonífero, cuya altura varía de 30 a 200 cm y sus hojas tienen de 60 cm de largo y de 0,8-2,0 cm de ancho, poseen una flor hermafrodita o masculina con 1 a 3 estambres y espiga o panícula unilateral (Bogdan, 1977).

En la presente investigación se incluyó la *Brachiaria brizantha* CIAT 6780, que cumple con una serie de características favorables para la zona, esta es también llamada cultivar Marandú ó Diamantes 1 en Costa Rica, es una forrajera de crecimiento semierecto, cuya importancia todavía se mantiene debido a su productividad, persistencia, buena cobertura y resistencia a plagas como el salivazo (*Zulia sp*; *Aenolamia sp*; *Deois sp*), presentando condición de antibiosis para estos cercópodos (Ferrufino, 1985).

En un experimento para la evaluación de ecotipos forrajeros en la zona Atlántica de Costa Rica (bht), se evaluaron 190 accesiones de *Brachiaria*, desde octubre de 1987, donde según el análisis de conglomerados utilizado ubicó a esta accesión en un grupo donde destacó por los buenos rendimientos en MS, altos contenidos de PC y DIVMS; relación hoja:tallo intermedia y daños mínimos de plagas y enfermedades. Los resultados obtenidos fueron los siguientes: 4315 Kg MS/ha; relación hoja:tallo de 1,35 g/g; PC en hojas igual al 13 % y DIVMS de hojas de 59,5 % resultados provenientes de un total de 6 cortes con intervalos de 42 días (CIAT, 1988).

2. 8 .2 *Panicum maximum*

El género *Panicum* esta representado por más de 500 especies anuales perennes, siendo la especie *Panicum máximum* la especie más importante de este género. Proceden en su mayoría de Africa tropical y son utilizadas ampliamente en las regiones tropicales del mundo (Thomas y Grof, 1986), preferiblemente en zonas con precipitaciones anuales de cerca de 1300 mm.

En la Amazonía de Sur América se destaca como la gramínea de mayor importancia, pues *P. maximum* cubre una superficie mayor a los 3,5 millones de hectáreas solo en el Brasil y se caracteriza por sus altos rendimientos nutricionales, con la inconveniencia de una acelerada degradación cuando se establece en suelos pesados o cuando se somete a un sobrepastoreo (Veiga y Serrao, 1987).

Un gran número de cultivares de *P. máximum* han sido utilizados en América tropical, particularmente en el Brasil y Costa Rica, resultando en altos niveles de producción animal (Rocha *et al.*, 1983; Vallejos, 1988).

Algunos ecotipos de *P. maximum* se caracterizan por su alta producción de materia seca como el ecotipo CIAT 16061 con 57 Ton/ha/año y el CIAT 16051 con 46,8 Ton/ha/año (Veiga y Serrao, 1987). Vallejos (1988), reporta rendimientos de: 4377 y 3579 kg/ha promedio de diez cosechas cada cuatro semanas; una relación hoja:tallo de 2,58 y 2,53 para *P. maximum* 16051 y 16061 respectivamente.

La **DIVMS** para estas dos accesiones CIAT 16051 y 16061 reportadas por Vallejos (1988), fueron de 64% y 61,4 % y el contenido de **PC** encontrado en la misma investigación fueron de 17,4 % y 17,1 % respectivamente.

2. 8.3 *Arachis pintoi*

El *A. pintoi* se agrupa en el género *Leguminosae* - *Papilionoideae*, tribu *Aeschynimeneae*, subtribu *Stylosanthinae* (Rudd, 1981). Según Grof (1984), esta leguminosa es originaria de América del Sur distribuida desde la región este de los Andes abarcando las regiones influenciadas por las cuencas del Amazonas y el río de La Plata.

El cultivar conocido como Maní mejorador (CIAT 17434) se desarrolla bien en diferentes ecosistemas, desde los bosques abiertos hasta las sabanas y altitudes desde 0 hasta 1800 m.s.n.m. (Valls *et al.*, 1985). Su adaptación es buena en suelos de mediana fertilidad, y es capaz de tolerar suelos ácidos con saturación de aluminio (Grof, 1984). Suelos de textura franca y arcillosos son los más recomendables para obtener mejores rendimientos, es una especie que tolera muy bien condiciones de sombra, motivo por el cual se la emplea mucho como cultivo de cobertura en plantaciones de frutales como el café, palma africana, cítricos y cacao (CIAT, 1991; Rincón *et al.*, 1992; Fisher y Cruz, 1994; de la Cruz *et al.*, 1994).

Las producciones que alcanza esta leguminosa varían según Rincón *et al.* (1992), entre 1,4 t/ha de MS por año en las llanuras altas de Colombia hasta 5,5 t/ha/año en el pie de monte llanero del mismo país.

El *A. pintoii*, tiene un alto valor nutritivo. Lascano (1994), menciona que el contenido de proteína varía de 13% en épocas secas y 25% para épocas lluviosas, mientras que la DIVMS reportada fue de 60 y 70% respectivamente. Autores como Hurtado (1988), y González (1992) reportan valores entre 51 y 55% para la DIVMS y de 10 a 14% en el caso de proteína cruda (PC), estos resultados provenían del maní mejorador que fue asociado con pasto estrella (*Cynodon nlemfuensis*) en Turrialba, Costa Rica. En una investigación desarrollada en Guápiles, Martínez (1992), da cuenta que el *A. pintoii* obtuvo 65,5% en DIVMS valores altos comparados con los obtenidos en *C. macrocarpum* (56,3%) y *S. guianensis* (56,8%).

2. 8.4 *Axonopus compressus*

Bogdan (1977), menciona que *Axonopus affinis* (pasto alfombra), es un pasto rastrero perenne que se reproduce por estolones y tiene un crecimiento de formación densa muy similar al *Axonopus compressus* (pasto amargo) especie que tiene las hojas un poco más angostas, este autor indica también que probablemente estas dos especies no pueden distinguirse del resto por su apariencia general ya que el ancho de hojas tiene gran variación.

Aunque las especies *Axonopus* son originarias de América central y del Sur, estas existen en todos los continentes. *Axonopus compressus* posee una alta tolerancia a la sombra lo que se relaciona con su crecimiento rastrero, esta especie ya naturalizada en muchos países es probablemente la especie más común en los sistemas tradicionales de pasturas.

Esta especie puede crecer bajo un alto rango de condiciones de suelo donde forma un macollo compacto y denso y es común asociarlo con *Desmodium heterophyllum* y *Desmodium triflorum*. El sistema radical es muy superficial y no sobrevive a condiciones de sequía. La producción de materia seca es por lo general muy baja con un promedio de 2000 y 2500 Kg de MS por ha, aunque no se recomienda para siembra se acepta esta especie donde hay condiciones de transmisión de luz del 39 o 50 %. (Smith *et al.*, 1981; Steel y Whiteman, 1980).

Reynolds (1981), afirma que esta especie puede tolerar una alta presión de pastoreo, pisoteo y puede producir ganancias moderadas. Watson y Whiteman (1981), mencionan que se han reportado que pasturas de *A. compressus* en asociación con leguminosas bajo plantaciones de coco (60% de transmisión de luz), produjeron más de 400 Kg de ganancia de peso vivo por Ha.

Smith *et al.* (1981) y Smith y Whiteman (1983) hacen referencia que las únicas especies similar o mejor que *A. compressus* para tolerancia a sombra son: *Stenotaphrum secundatum*, *S. dimidiatum* e *Ischaemum aristatum*.

Roberts (1970), menciona que *A. compressus*, puede ser indicador de la baja fertilidad del suelo o de un sobrepastoreo como fue demostrado en Fiji donde esta especie invadió pasturas de *B. mutica*

3. MATERIALES Y METODOS

3.1 AREA DE ESTUDIO

3.1.1 Localización

El presente estudio se llevó a cabo en terrenos de la Estación Experimental “Los Diamantes” perteneciente al Ministerio de Agricultura y Ganadería (MAG), ubicada en Guápiles, Costa Rica. Las coordenadas geográficas medias corresponde a 10° 22' latitud norte y 83° 77' longitud oeste; a una elevación de 249 m.s.n.m.. Según Cockrane (1982), la zona se clasifica como un bosque tropical lluvioso.

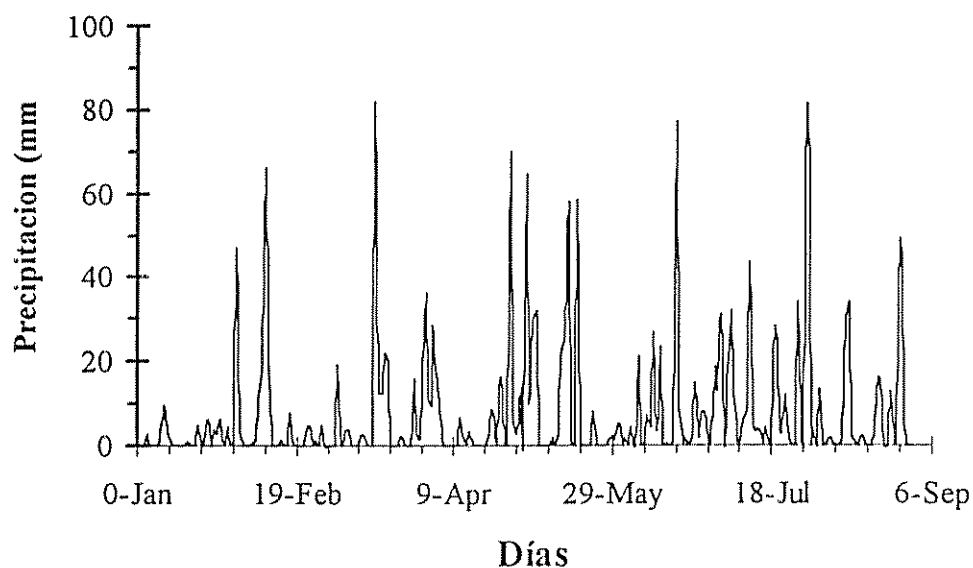
3.1.2 Clima

La temperatura promedio anual es de 24,6 °C con poca variación a lo largo del día presentándose una máxima y una mínima media anual de 26,9 °C y 17,8 °C respectivamente, la humedad relativa tiene un promedio de 87 % con una variación mensual de $\pm 3\%$.

La precipitación media anual para un período de 26 años de observación es de 4560 mm. En los meses de junio a diciembre caen en promedio, un acumulado de 3183,7 mm, 70% del total anual. En los meses de febrero y marzo (los menos lluviosos) la lluvia contribuye con 431,2 mm aproximadamente.

El brillo solar tiene un promedio anual de 4,0 horas diarias, la nubosidad durante los meses de invierno, reduce a 3,5 horas y aumenta a 4,5 en los meses de diciembre a mayo.

(A)



(B)

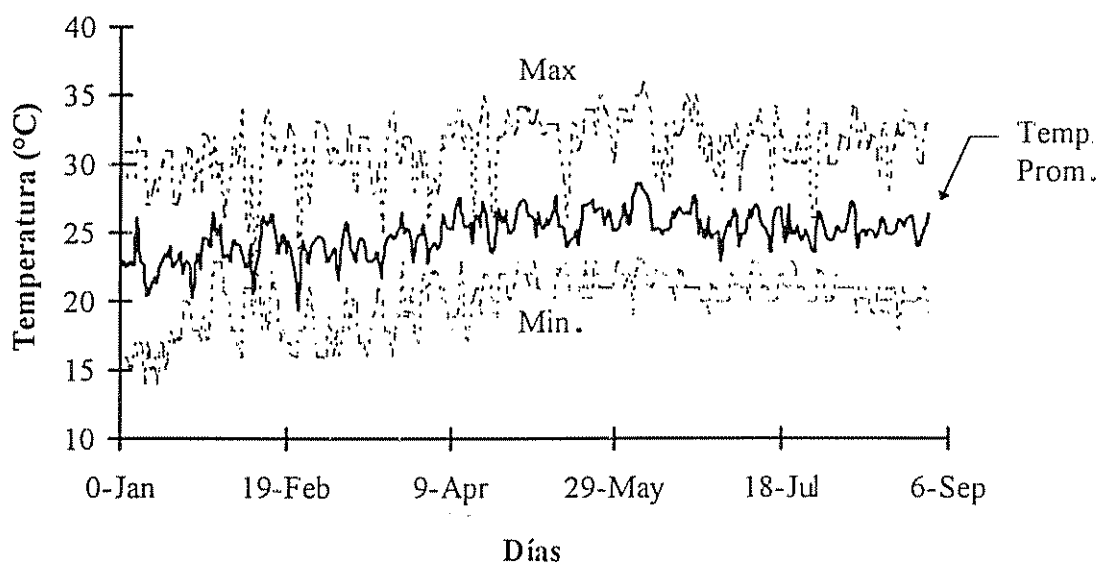


Figura 3.- Variación diaria de precipitación (A) y temperatura (B) mínima, máxima y promedio durante el período experimental. Guápiles - Costa Rica, 1995.

3.1.3 Radiación solar

Los datos de radiación solar global registrada entre los años 1983 a 1987, puede observarse una variación de 13 a 17 Mj/m²/día a lo largo del año. Los meses de mayor radiación son: febrero, marzo, abril, mayo y septiembre, que reciben en promedio unos 16,7 Mj/m²/día y en los meses más lluviosos se registra una radiación cuyo rango está entre 13 y 14 Mj/m²/día.

3.1.4 Suelos

Los suelos donde se realizó el experimento son de origen aluvial de drenaje perfecto, pertenecen a la serie inceptisoles y se clasifica como Eutric Hapludand. De acuerdo al análisis de los suelos, estos son de textura franco arenosa (61% arena, 9% arcilla), con un pH promedio de 5.4, el contenido de materia orgánica en promedio es de 10 % y el de nitrógeno de 0.5 %. (Torres, 1995).

3.2 ESTABLECIMIENTO Y MANEJO DEL ENSAYO

Se preparó el terreno con una limpieza, roturación y nivelación de un lote de 500 m² con el empleo de maquinaria. La siembra se realizó en el mes de julio de 1994 con material vegetativo que procedía de la misma Estación Experimental "Los Diamantes". Las especies erectas, se sembraron a una distancia de 0,25 m entre surcos y entre plantas; las especies estoloníferas se sembraron en chorro continuo y separadas 0,25 m entre surcos. Las calles que separaron las parcelas grandes medían 1 m y las que separaban los tratamientos de especies fue de 0,50 m., durante el primer año de evaluación se trabajó con altos niveles de sombra. Sin embargo, en el mes de enero de 1995 se cambiaron las mallas para establecer correctamente los niveles de luz deseados (30, 50 y 75 % de sombra).

3.2.1 Manejo de las forrajeras

Las diferentes especies de gramíneas y el *Arachis pintoï* fueron manejadas con cortes cada 35 días a una altura de 20 cm del suelo para las especies erectas (*P. maximum* y *B. brizantha*) y de 5 cm para las especies rastreras (*A. compressus* y *A. pintoï*), una vez cosechada el área útil de las unidades experimentales, se procedía a uniformizar las parcelas cortándose a la altura ya mencionada anteriormente.

3.3 TRATAMIENTOS Y DISEÑO EXPERIMENTAL

El diseño experimental utilizado fue de bloques al azar con un arreglo de parcelas sub-sub divididas con tres repeticiones. Las parcelas grandes se asignaron a los diferentes niveles de luz total, utilizándose para este fin mallas de sarán que simulaban niveles de 25, 50 y 70 por ciento de luz, más un testigo que consideró parcelas a pleno sol ó 100 % de luz total. Las especies forrajeras fueron asignadas a las sub-parcelas pequeñas y los cortes en el tiempo fueron considerados como las sub-sub parcelas, realizándose cinco cortes durante el periodo experimental (fig. 4).

Las especies forrajeras fueron elegidas dentro aquellas que presentan características promisorias en la zona Atlántica, según investigaciones previas en ecosistemas similares (Vallejos, 1988; Ibrahim, 1990; Bustamante, 1991). Se incluyó *A. compressus* como control debido a que esta especie está naturalizada en la zona y mostró tolerancia a sombra (Kaligis y Mamonto, 1990). Las especies evaluadas fueron:

Brachiaria brizantha CIAT 6780 (Bb 6780)

Panicum maximum CIAT 16061 (Pm 16061)

Axonopus compressus Local (amargo)

Arachis pintoï CIAT 17434 (Maní forrajero)

Uno de los tratamientos incluyó la asociación de *Brachiaria brizantha* con *Arachis pintoi*; este presentó igual comportamiento que el tratamiento de la gramínea en monocultivo debido al pobre establecimiento de *A. pintoi*, que no llegó a representar ni el 1% de la mezcla con la *B. brizantha*, por lo que no se lo consideró en la evaluación.

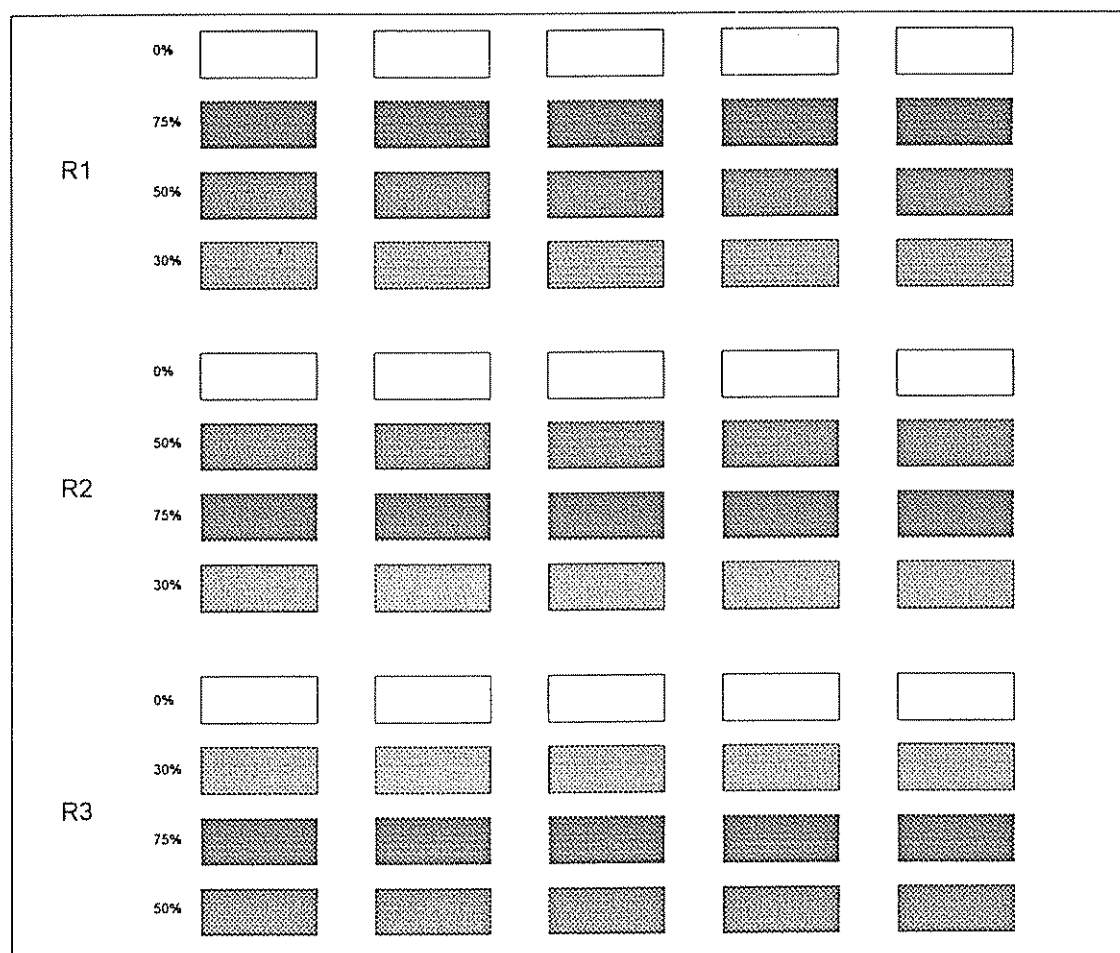


Figura 4.- Croquis de la disposición de parcelas y subparcelas del experimento. Guápiles - Costa Rica, 1995.

La unidad experimental comprendió de un área de 1,5 m² (1,5 m x 1 m), la parcela útil donde se realizaron todos los muestreos se ubicó al centro y comprendía un área de 0,5 m² (1 m x 0,5 m).

3. 4 VARIABLES DE RESPUESTA

3. 4 .1 Variables climáticas.

3. 4 .1 .1 Radiación Fotosintéticamente activa (RAFA).

La **RAFA** se midió cada 2 horas en todos los tratamientos para lo que se utilizó un instrumento denominado “ceptometro” (Decagon Devices Inc., Pullman, Wa, EE.UU.). Este permite medir la radiación activa para la fotosíntesis en términos de densidad del flujo fotosintético de fotones (PPFD). También se midió la cantidad de luz reflejada y transmitida sobre y debajo de las especies forrajeras para calcular el nivel de luz interceptada.

A partir del tercer mes se instaló un actinógrafo bimetalico, este instrumento proporciona la medida de la radiación total registrando diferencias de temperatura entre una banda bimetalica pintada de negro expuesta a la radiación solar y dos bandas bimetalicas similares protegidas contra la radiación solar. De esta manera se obtuvo totales diarios de radiación solar, esto nos permitió estimar la radiación fotosintéticamente activa diaria durante toda la investigación.

Se utilizó también datos de brillo solar los que fueron proporcionados por la estación metereológica de la Estación Experimental “Los Diamantes”; estos datos permitieron según la formula de Amgstron estimar la radiación total y a partir de esta

la radiación fotosintéticamente activa y de esta manera comprobar y contar con ambas metodologías para la estimación de la RAFA.

3.4.1.2 Temperatura del suelo

Para la obtención de datos de temperatura del suelo, se utilizaron 4 termómetros de varilla los que se introdujeron a 5 cm de profundidad en el suelo bajo los diferentes niveles de sombra considerando suelo desnudo, especies rastreras y especies erectas. Las mediciones se realizaron en intervalos de 2 horas 2 veces por semana.

3.4.2 Variables Morfológicas

3.4.2.1 Número de rebrotes

El conteo del N° de rebrotes por planta se realizó para las especies *P. maximum* y *B. brizantha* tres semanas después de cada corte. Para *P. maximum* se marcó una planta en cada parcela donde se registró el número de rebrotes, mientras que para *B. brizantha* esta variable fue medida en un área fija (0.25 m x 0.25 m).

3.4.2.2 Relación hoja/tallo

Esta variable se determinó en laboratorio, una vez que se cosechaban las diferentes especies de pastos de todas las parcelas, se tomó una sub-muestra de 500 g de la cual se fraccionaba hojas y tallos. Se hacían secar las muestras en un horno a 70 °C durante dos días y se pesaban posteriormente. Los resultados permitieron establecer la relación de hoja/tallo (H/T) para los diferentes tratamientos.

3.4.2.3 Índice de Area Foliar (IAF)

Se tomó una muestra al azar de hojas, las que se pesaban y luego se pegaban cuidadosamente en hojas de papel blanco para posteriormente sacar una fotocopia; éstas a su vez se fotocopiaron en transparencias (para evitar problemas de marchitamiento) las que se utilizaron para medir el área foliar de la muestra utilizando para tal efecto el equipo Licor 300 que reporta automáticamente el área foliar en cm². El Índice de Area Foliar se calcula como la relación entre área foliar y área de suelo cubierto.

3.4.3 Ancho de hoja

Esta variable fue medida solo en las dos especies erectas (*P. maximum* y *B. brizantha*) y se realizaron en el campo un día antes del corte, utilizando una regla graduada en centímetros con la que se midieron 10 hojas en cada parcela en el cuarto corte.

3.4.4 Floración de *Arachis pintoi*

La medición de esta variable se realizó de igual manera antes de realizar el corte para la cosecha, para este fin se utilizó un marco de (25 cm x 25 cm) que fue colocado al azar dentro de la parcela útil de las parcelas de *A. pintoi* y se contaba el número de flores, estos datos se extrapolaron para la determinación de N° de flores por m²; se tomaron muestras de seis cortes.

3. 4 .5 Nodulación de *Arachis pintoï*

En el último corte se contó el número de nódulos de raíces de *A. pintoï* por unidad de área, utilizando cilindros (54 cm³) para el muestreo. Se tomaron tres muestras en cada parcela a una profundidad de 7.5 cm . Para determinar el número de los nódulos, se hizo uso de un estereoscopio.

3. 4 .6 Densidad de lombrices

Se contó el número de lombrices de un área de 0,25 x 0,25 cm de muestra, tomando 10 cm de profundidad en el último corte. Las muestras se lavaron en tamices los que permitieron identificar fácilmente a las lombrices.

3. 4 .7 Variables de Producción

3. 4 .7 .1 Producción de Materia Seca

Para determinar la producción de materia seca, se realizó la cosecha con tijeras cada 35 días de un área de 0,5 m², este material se transportó en bolsas de polietileno hasta un laboratorio donde en una balanza electrónica, se pesaba la biomasa verde total, se separaba una submuestra de este material en bolsas de papel registrándose el peso en verde nuevamente y posteriormente se depositaban las muestras en un horno a 70 °C durante 48 horas, al cabo de este tiempo se procedía a pesar las submuestras que servían para estimar la producción de materia seca por hectárea de las diferentes especies según los diferentes tratamientos de sombreamiento, obteniéndose resultados de cinco cortes.

3.4.7.2 Relación biomasa aérea/raíces

Para medir esta variable, se procedió a extraer una muestra de suelo de (25x25x25) cm de volumen, sin perder la parte aérea de las plantas ni tampoco la raíz que contenían, estas muestras fueron trasladadas a laboratorio donde se separaron biomasa aérea (rastrajo y follaje) y raíces, se lavaron las raíces y se tomaron mediciones de peso de hojas, tallo, sepas y raíz de las especies *B. brizantha*, *P. maximum* y *A. compressus*, así mismo se determinó el número de lombrices.

3.4.7.3 Eficiencia en el uso de la radiación

La eficiencia del uso de radiación es posible determinar con los resultados de la producción de materia seca MS de las diferentes especies, convertidos en g/m² y Radiación Fotosintéticamente Activa interceptada en Mjoul/m² para cada tratamiento de luz. Esta variable nos permite determinar que cantidad de energía es necesaria para producir 1 g de materia seca.

3.4.8 Variables de calidad.

La determinación de estas variables se realizaron con muestras del primer y penúltimo corte para establecer diferencias entre la estación de mayor precipitación (junio, 1995) y la de menor precipitación (febrero, 1995). Para esto se secó las muestras a 65 °c, luego estas se molieron para conseguir muestras de 1 mm, para obtener 0,5 g de muestra de forraje y de esta manera estimar la calidad. La **DIVMS** se determinó mediante el método de Tilley y Terry (1963) y la **PC** con el método denominado micro-kjeldahl (Catie, 1991).

3.4.9 Modelo matemático

El modelo matemático en el análisis estadístico de las variables fue el siguiente:

$$Y_{ijklm} = \mu + B_i + L_j + E_{ij} + F_k + (LF)_{jk} + E_{ijk} + C_l + (LC)_{jl} + (FC)_{kl} + (LFC)_{jkl} + E_{ijkl}$$

Y_{ijklm}	= Variables de respuesta
μ	= promedio general
B_i	= efecto de la i-ésima repetición
L_j	= efecto del j-ésimo nivel de luz
E_{ij}	= error asociado a la parcela principal
F_k	= efecto del k-ésimo nivel de forraje
$(LF)_{jk}$	= efecto de la interacción entre el j-ésimo nivel de luz y el k-ésimo nivel forraje
E_{ijk}	= error asociado a las sub-parcelas
C_l	= efecto l-ésimo nivel de corte
$(LC)_{jl}$	= efecto de la interacción entre el j-ésimo nivel de luz y el l-ésimo nivel de corte
$(FC)_{kl}$	= efecto de la interacción entre el k-ésimo nivel de forraje y el l-ésimo nivel corte
$(LFC)_{jkl}$	= efecto de la interacción entre el j-ésimo nivel de luz, k-ésimo nivel de forraje y el l-ésimo nivel de corte.
E_{ijkl}	= error asociado a las sub-sub parcelas

Todos los datos fueron estadísticamente analizados mediante el análisis de varianza para determinar efectos simples e interacciones entre el nivel de luz, corte y especies. Para el análisis de nodulación de *A. pintoi*, se realizó la prueba de Duncan para determinar diferencias entre el nivel de luz (Steel y Torrie, 1985).

Se efectuó un análisis de regresión para ajustar el mejor modelo y obtener la relación entre las variables medidas (Nº de rebrotes, relación H/T, IAF, ancho de hoja, floración, Prod. MS, PC y DIVMS) y el nivel de luz (x). Además un análisis de correlación múltiple para determinar el grado de relación entre las variables medidas.

4. RESULTADOS

4.1 VARIABLES AMBIENTALES.

4.1.1 Radiación Fotosintéticamente Activa (RAFA).

En la figura 5, se puede observar la variación diaria de la RAFA total (100% de luz) la cual varía entre 2522 y 1837 $\mu\text{moles}/\text{m}^2/\text{seg}$. durante los primeros cinco cortes del ensayo. En los meses de alta precipitación, se observó días muy nubosos, lo cual puede explicar la baja RAFA (1837 $\mu\text{moles}/\text{m}^2/\text{seg}$.) detectada en algunos días. Este puede ser un factor limitante en el desarrollo de las pasturas bajo plantaciones. En general, la radiación total en el trópico varía entre 11 y 22 $\text{Mj}/\text{m}^2/\text{día}$, dependiendo de la latitud y de la época (Cooper, 1975; Horne, 1988).

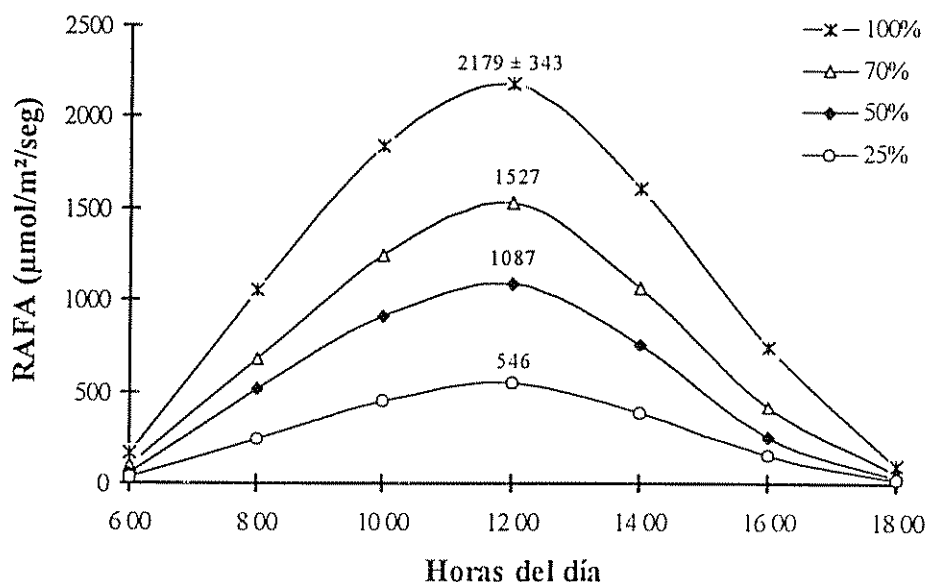


Figura 5.- Variación diaria de la RAFA medidas en los cuatro niveles de luz establecidos. Guápiles - Costa Rica, 1995. (promedio de 5 cortes).

La RAFA registrada debajo las mallas, correspondió a valores muy cercanos al 70, 50 y 25% de la RAFA obtenida a pleno sol (100% de luz total), lo cual significó que las mallas de sarán simularon correctamente los niveles de luz establecidos.

4.1.2 Temperatura del suelo.

La temperatura del suelo, disminuye significativamente ($P < 0.01$) conforme el nivel de sombra fue incrementado, detectándose un efecto más marcado en las especies rastreras (*A. compressus* y *A. pintoï*) que en las especies erectas (*P. maximum* y *B. brizantha*) (figura 6). Estos resultados coinciden con los manifestados por Wong y Wilson (1980), quienes notaron que la temperatura del suelo en parcelas de *P. maximum* y Siratro (*Macroptilium atropurpureum*) disminuyó 3 °C cuando el nivel de luz fue reducido.

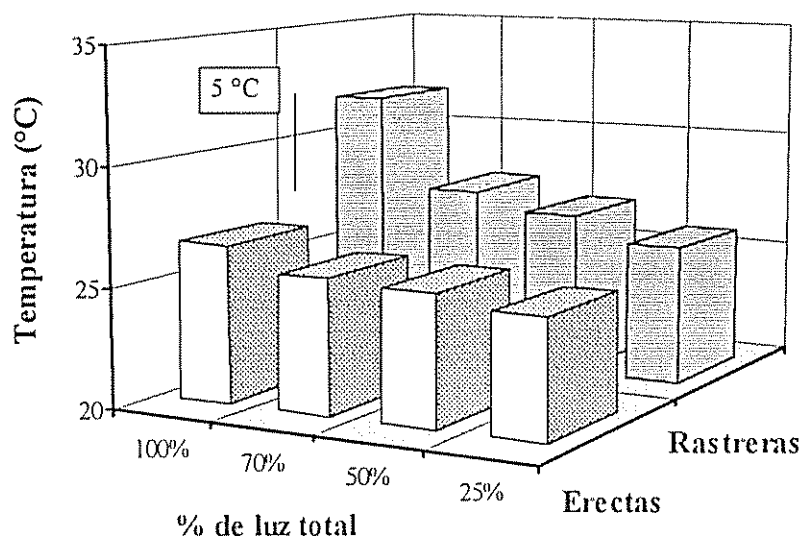


Figura 6.- Temperatura del suelo medidas a 5 cm de profundidad en los diferentes tratamientos a las 12:00 horas del día. Guápiles - Costa Rica, 1995. (promedio de 5 cortes)

A pleno sol, la temperatura del suelo para las especies rastreras fue de 5 °C mayor que la registrada en el suelo de las especies erectas, esto se puede relacionarse con la alta cobertura vegetal que mantienen las especies erectas (Vallejos, 1988) lo cual permite una mayor conservación de la humedad en los estratos superficiales del suelo.

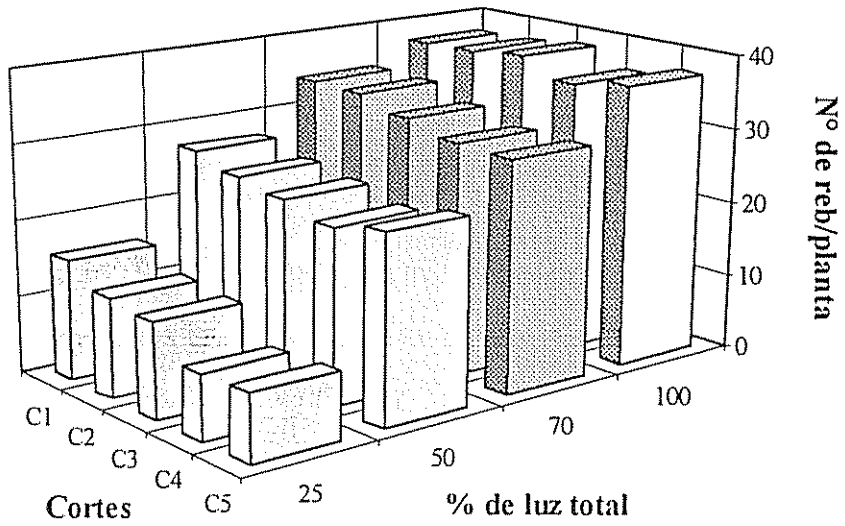
4.2 VARIABLES MORFOLOGICAS.

4.2.1 Número de rebrotes/planta.

El número de rebrotes por planta fue afectado por interacciones ($P < 0.01$) entre cortes y nivel de luz por especie. En la figura 7 se puede notar que el número de rebrotes/planta disminuyó significativamente con las intensidades de luz (50 y 25 %) conforme avanza el número de cortes, observándose una mayor reducción para *P. maximum* que en *B. brizantha*. Estos datos coinciden con los reportados por Wong *et al.* (1985), quien encontró que el número de rebrotes/planta de 12 especies tropicales fue reducido a medida que el nivel de sombra fue aumentado. También Wong y Stur (1993), notaron que el número de rebrotes/planta de *Paspalum spp.* se redujo significativamente (> 60%) cuando el nivel de luz fue reducido (50%).

El análisis de regresión detectó un efecto cuadrático del porcentaje de luz (x) sobre el número de rebrotes/planta (y) de *P. maximum* ($y = - 6.713 + 0.8293x - 0.0039x^2$) y *B. brizantha* ($y = - 7.7693 + 0.7956x - 0.0034x^2$); sin embargo, se considera que el número de rebrotes encontrado a 70% de luz fue adecuado para sostener altas producciones. La reducción del número de rebrotes/planta, esta sin lugar a dudas relacionada con las bajas concentraciones de carbohidratos (CHO) los cuales juegan un rol importante en la producción y número de retoños después de la defoliación (Jones y Carbaly, 1981).

B. brizantha



P. maximum

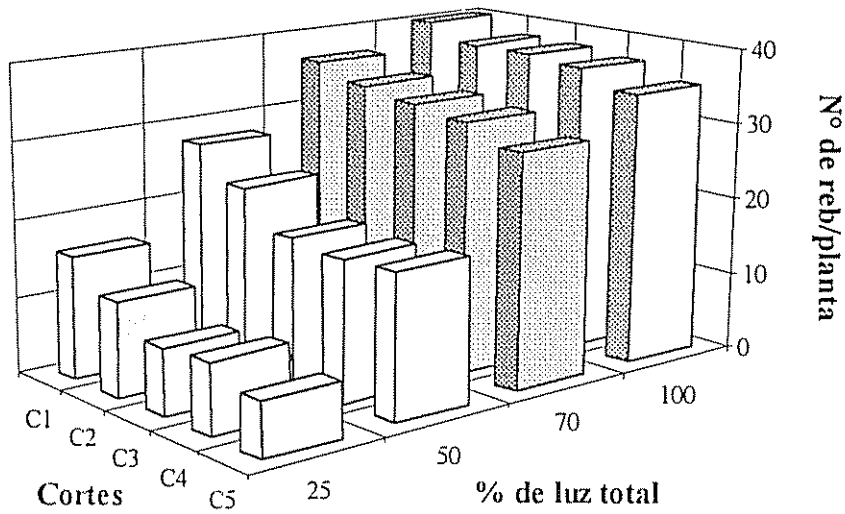


Figura 7.- Efecto de corte y nivel de luz sobre el número de rebrotes/planta de las especies *B. brizantha* y *P. maximum*, Guápiles - Costa Rica 1995.

Norton *et al.* (1990), notó que la concentración de CHO para seis gramíneas tropicales varió entre (10.7 - 12.4 %) bajo condiciones de alta luminosidad y de (9.6 - 9.9 %) a bajas intensidades de luz.

4.2.2 Relación Hoja/Tallo

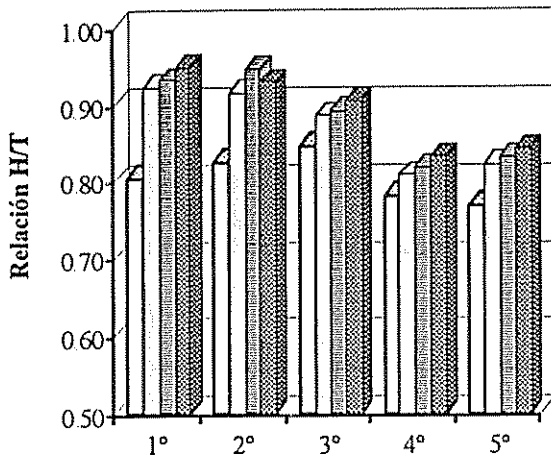
La relación hoja/tallo (H/T), fue afectada en forma de interacciones ($P < 0.01$) entre especies por luz y especies por corte (anexo 1). En la figura 8, se puede notar que la relación H/T de *Axonopus compressus* tiende a aumentar levemente bajo sombra igual tendencia presentan las especies *P. maximum* y *B. brizantha* cuando el nivel de luz es reducido hasta un 50%. Sin embargo este efecto cambia bruscamente notándose un severo descenso de la relación H/T cuando estas especies son sometidas a un bajo nivel de luz (25 % de luz total).

Estos datos están relacionados con los reportados por Ludlow *et al.*, (1974) y Wong, (1990); quienes notaron que las especies *P. maximum* y *B. brizantha* tuvieron mayor elongación de tallos bajo condiciones de sombra.

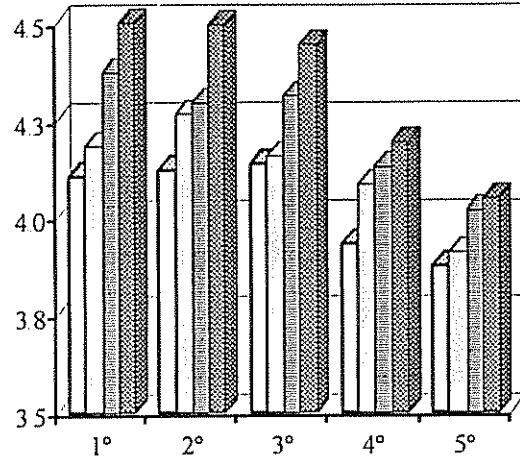
Por otro lado, Eriksen y Whitney (1981), encontraron que las especies *B. miliiformis*, *Digitaria decumbens* y *P. maximum* tuvieron mayores índices de hojas bajo sombra, lo cual es un buen indicador que existen diferencias entre especies respecto a su producción de MS bajo sombra

A. pintoii mantuvo una alta relación H/T (>3.9) en todos los niveles de sombra a pesar que esta fue más baja con altas intensidades de luz (100 y 70 %). La alta relación H/T de *A. pintoii* representa un atributo positivo de la especie debido a que existe una alta relación entre consumo y producción de hojas (Carulla *et al.*, 1991; Ibrahim, 1994).

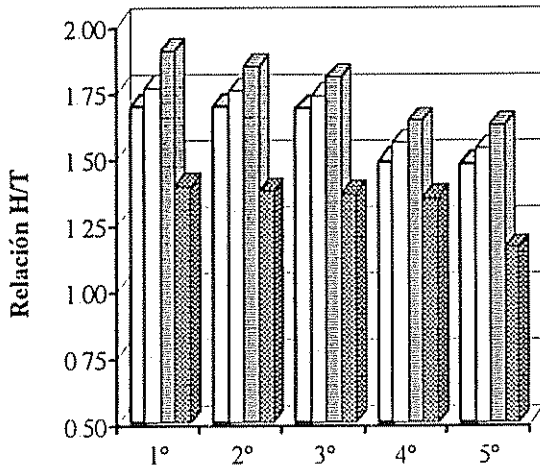
A. compressus



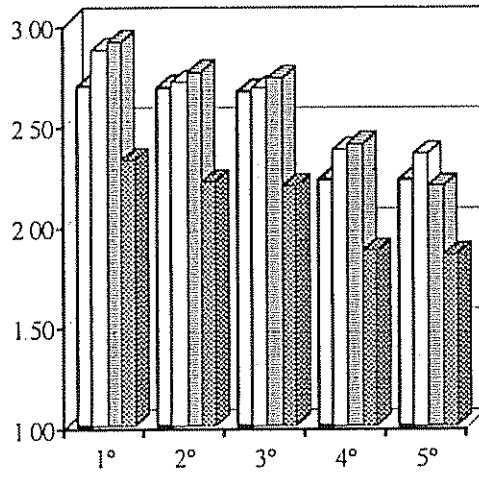
A. pintoi



B. brizantha



P. maximum



Cortes

Cortes

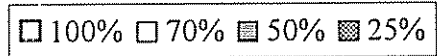


Figura 8.- Efecto de los diferentes niveles de luz sobre la relación (H/T) de cuatro especies herbáceas forrajeras manejadas con cortes cada 35 días. Guápiles - Costa Rica, 1995.

Es importante notar que la relación H/T de las especies mejoradas (*B. brizantha* y *P. maximum*) fueron más altas que las reportadas para las especies nativas o naturalizadas (*Paspalum sp*, *Axonopus compressus* y *I. ciliare*) en la zona atlántica (Ibrahim, sin pub.).

La relación H/T tiende a disminuir a medida que avanza el número de cortes, observándose un efecto más marcado en *P. maximum* (figura 8); este fenómeno puede estar relacionado a los efectos acumulativos del corte sobre la persistencia de esta especie. Es importante destacar que las especies erectas como *P. maximum* necesitan mayores intervalos de descanso para su recuperación (Ibrahim, 1990). Probablemente el período entre cortes de 35 días empleado en el experimento, no fue el más adecuado para esta especie.

El análisis de regresión entre el % de luz (x) y relación H/T (y) detectó un efecto lineal para *A. pintoï* y *A. compressus* y un efecto cuadrático para las especies *B. brizantha* y *P. maximum* (cuadro 2).

Cuadro 2.- Ecuaciones de regresión de la relación H/T de cuatro especies forrajeras tropicales afectadas por diferentes niveles de luz (x)

Especies	Relación H/T	
	Ecuación de regresión	Cocficiente de determinación (R ²)
<i>Arachis pintoï</i>	$y = 4.4425 - 0.0043x$	0.83 *
<i>Axonopus compressus</i>	$y = 0.9304 - 0.0011x$	0.68 *
<i>Brachiaria brizantha</i>	$y = 1.0131 + 0.0143x - 7E-05x^2$	0.97 **
<i>Panicum maximum</i>	$y = 1.5526 + 0.00252x - 0.0001x^2$	0.98 **

* Significativo (P = 0.05)

** Significativo (P = 0.01)

4. 2 .3 Índice de Area Foliar.

La síntesis primaria de materia seca, resulta de la actividad fotosintética principalmente de las hojas, lugar donde se encuentran los cloroplastos. El tamaño, la forma, posición y estructura de los órganos fotosintéticos son los que determinan la eficiencia en el proceso de la fotosíntesis (Vickery, 1981).

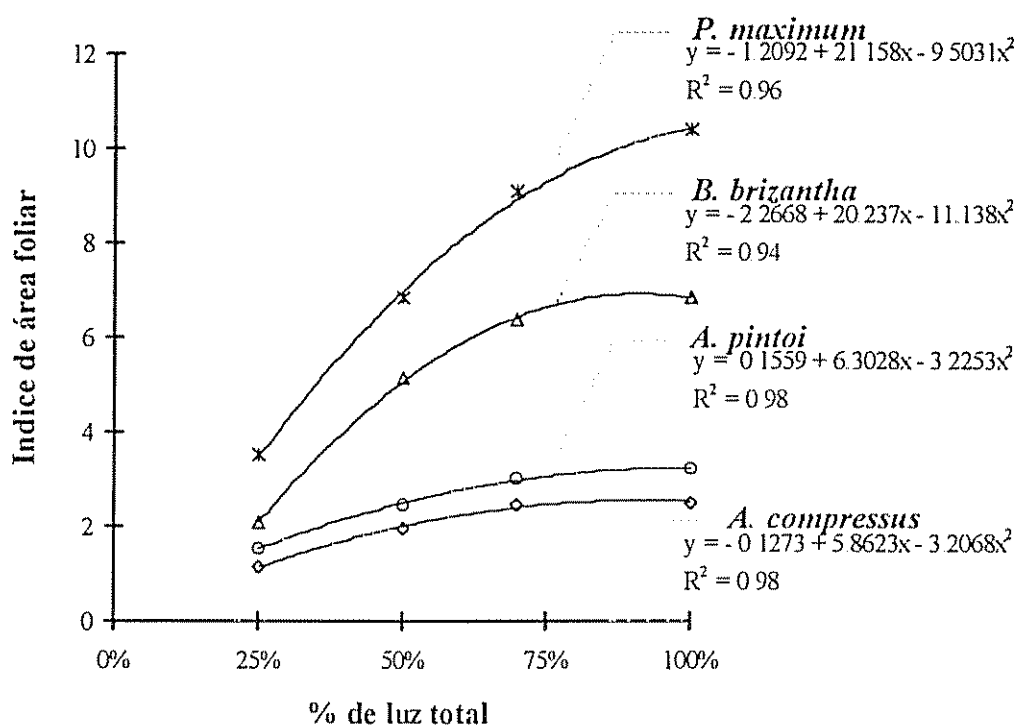


Figura 9.- Efecto de los diferentes niveles de luz sobre el IAF de cuatro especies herbáceas forrajeras manejadas bajo un sistema de corte cada 35 días. Guápiles - Costa Rica, 1995.

Los resultados obtenidos sobre el Índice de Área Foliar (IAF), se presentan en la figura 9 y (anexo 2). El análisis de regresión mostró un efecto ($P < 0.01$) cuadrático del nivel de luz (x) sobre el IAF (y), el cual tuvo una mayor tasa de reducción cuando se

variaron los niveles de luz de 75 a 25 %; este efecto fue más marcado para las especies *B. brizantha* y *P. maximum* a pesar que estas mantuvieron un IAF más alto que *A. compressus*. Estos resultados concuerdan con los encontrados por Wong *et al.* (1985), quienes indican que el IAF de especies como *P. maximum*, *A. compressus* y *B. decumbens* disminuyen significativamente cuando el nivel de sombra fue aumentado.

El IAF de *A. pintoi* fue afectado con los diferentes niveles de luz de la misma manera que *A. compressus*, ambas especies tienden a disminuir significativamente ($P < 0.05$) conforme se reduce el porcentaje de luz total. Los resultados de este ensayo fueron contrarios a los publicados por Fisher y Cruz (1994), quienes notaron que el área foliar de *A. pintoi* aumentó cuando los niveles de sombra fueron incrementados (70 - 30 % de luz). Sin embargo, es importante destacar que la investigación que estos autores desarrollaron fue efectuada en macetas y por lo tanto el *A. pintoi* puede haber tenido un comportamiento diferente que el encontrado en el presente trabajo.

4.3 ANCHO DE HOJA.

El ancho de hoja de *P. maximum* aumenta en forma cuadrática a medida que el nivel de sombra fue aumentado llegando a obtenerse valores de 3 cm (25 % de luz total), mientras que no se observa efectos significativos de los niveles de sombra sobre el ancho de hoja de *B. brizantha* a pesar que este tiende a aumentar con altos niveles de sombra (fig. 10). Estos resultados coinciden con los publicados por Wong y Wilson (1980), quienes observaron que el ancho de hoja de *P. maximum* cv Green Panic aumentó de 1.6 cm a 2.0 cuando el nivel de luz fue reducido de 100 % a 40 %, de la misma manera los resultados de Wong *et al.* (1985), reportan cambios significativos en el ancho de hoja de las gramíneas (*P. maximum*, *Digitaria decumbens*, etc.) cuando el nivel de sombra aumenta.

Es importante considerar este fenómeno para tolerancia de sombra, debido a que permite aumentar el área de la superficie vegetal posibilitando a las plantas captar más luz cuando esta es limitada. Este mismo fenómeno, aunque no se registro se observó en la leguminosa *A. pintoi* en las parcelas sombreadas.

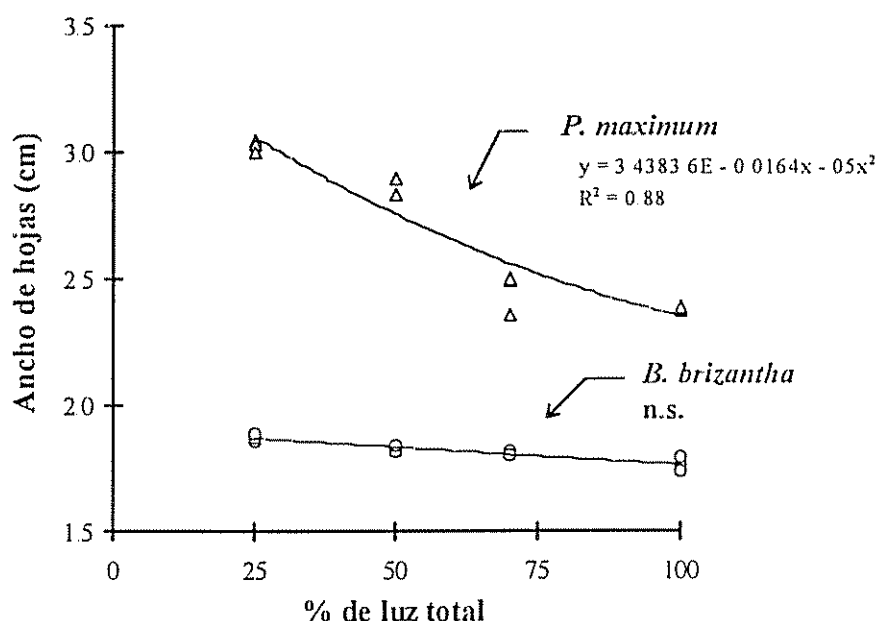


Figura 10.- Efecto de diferentes niveles de luz sobre el ancho de la hoja de *P. maximum* y *B. brizantha* manejadas con cortes cada 35 días. Guápiles - Costa Rica, 1995.

4. 4 Fenología y nodulación de *Arachis pintoi*

4. 4 .1 Floración .

Los resultados obtenidos sobre la floración de *A. pintoi*, se ilustran en la figura 11 y el (anexo 3). donde se observa que el número de flores/m² disminuyó gradualmente ($P < 0.0001$) cuando el nivel de luz fue disminuido; detectándose una mayor reducción en los niveles entre 100 y 50 %, ($y = 8.5365 - 0.242x + 0.0196x^2$, $R^2 = 0.89$).

En la literatura no se encontró ningún trabajo sobre el efecto de sombra en la floración de leguminosas forrajeras, sin embargo resultados con *P. maximum* cv Green Panic mostraron que altos niveles de sombra tuvieron un efecto detrimental en la floración de esa especie (Wong y Wilson, 1980).

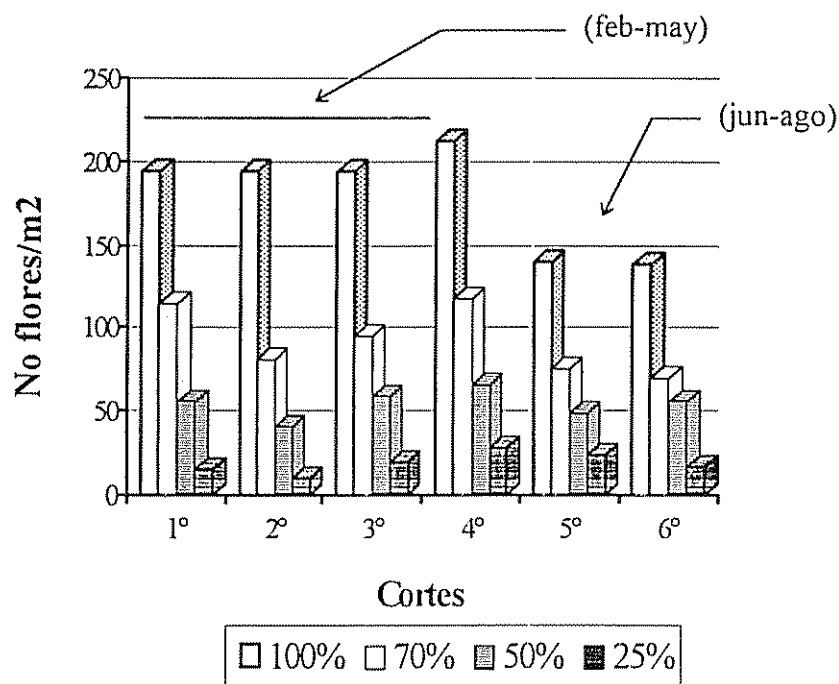


Figura 11. Variación de la floración de *A. pintoi* bajo cuatro niveles de luz y durante seis cortes, Guápiles - Costa Rica, 1995.

Durante los meses de junio y julio se observó una reducción significativa en el número de flores/m² de *A. pintoi* y esto se puede atribuir a la constante nubosidad que es característico de esos meses. Ibrahim (1994), notó que la floración de *A. pintoi* disminuye durante los días cortos (noviembre - enero) aspectos que no se detectaron en el presente ensayo.

4.4.2 Nodulación de *A. pintoii*.

En la figura 12, se puede notar que el número de nódulos /dm² de *A. pintoii* disminuye significativamente ($P < 0.04$) cuando la planta fue sometida a bajos niveles de luz (50 y 25%). El número de nódulos contados en el tratamiento a 50% de luz total, solo represento un 82,4 % de los que se registraron bajo pleno sol (100% de luz total).

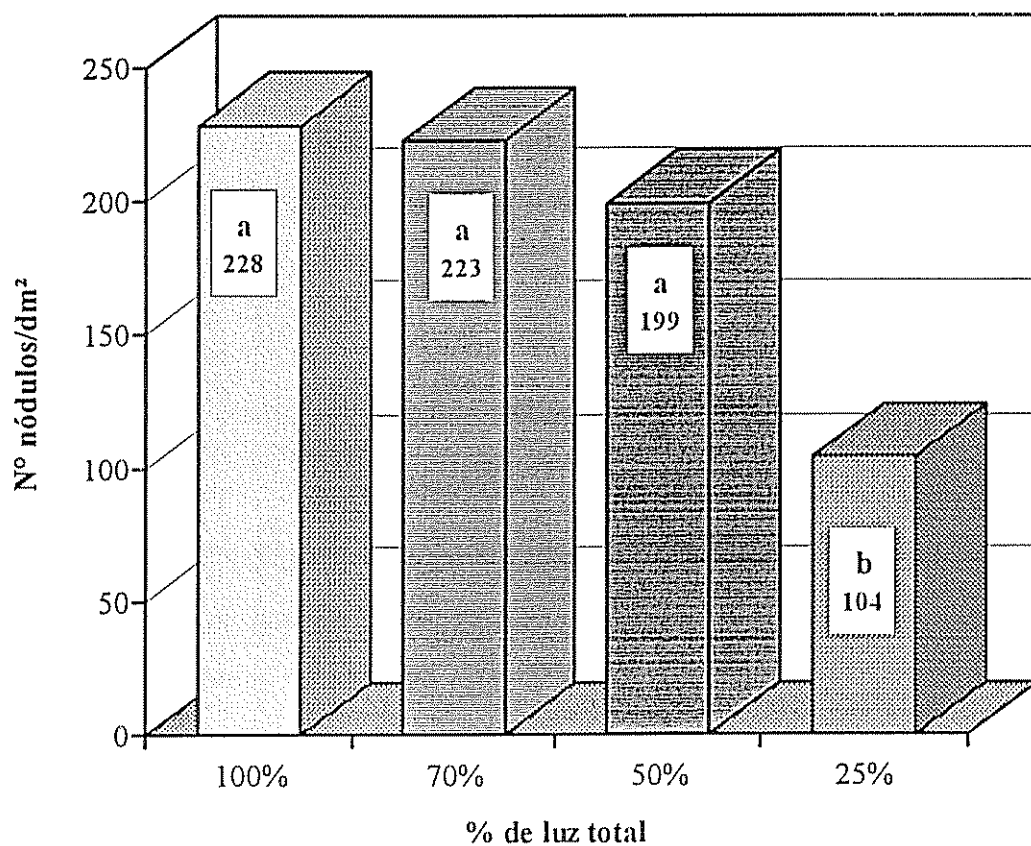


Figura 12. Efecto de cuatro niveles de luz sobre el número de nódulos /dm² de *A. pintoii* (datos tomados en agosto). Guápiles - Costa Rica, 1995.

La reducción en el número de nódulos/dm² puede estar relacionado con una baja disponibilidad de carbohidratos a los nódulos por la baja tasa fotosintética cuando las plantas crecen bajo sombra (Humphreys, 1991; Ludlow *et al.*, 1974). La actividad de nitrogenasa es reducida con bajas concentraciones de carbohidratos solubles.

La reducción de la nodulación ha sido reportado por Wong y Wilson (1980) en Siratro (*Macroptilium atropurpureum*), estos autores notaron que los nódulos en esta especie disminuyen de 0.044 g/planta (24 nódulos/planta) a pleno sol (100 % de luz), a 0.008 g/planta (5 nódulos/planta) bajo 40 % de luz total en un ensayo cuya frecuencia de corte era de cuatro semanas. Sin embargo, es importante notar que la fijación de nitrógeno de leguminosas tolerantes a sombra como *Desmodium intortum*, *D. incanum* y *Leucaena leucocephala* no fue afectada significativamente bajo sombra (Ericksen y Whitney, 1981), indicando que existen cepas de rizobium tolerantes a condiciones de sombra.

4.5 Densidad de lombrices

En la figura 13, puede observarse que el número de lombrices contados aumentó significativamente bajo sombra obteniéndose una mayor densidad bajo 50% de luz total. Sin embargo, el análisis de varianza (Anexo 5), detectó interacciones entre especies e intensidad de luz para esta variable.

La densidad de lombrices fue más alta en las especies mejorada que en la especie nativa (*A. compressus*) llegando a valores de 480 lomb/m² en *B. brizantha* y 495 lomb/m² en *P. maximum* con 50% de luz total.

La mayor densidad de lombrices bajo especies mejoradas, puede estar relacionado con la mayor proliferación de raíces de estas especies permitiendo un

mejor nicho ecológico para la sobrevivencia y reproducción de las lombrices. Los resultados de esta investigación concuerdan con lo reportado por Wild *et al.*, 1993, quienes encontraron un aumento significativo (>100 %) en la densidad de lombrices bajo pasturas (*P. aximum* cv Green Panic y *Paspalum notatum*) sombreadas.

Por otro lado Torres (1995), en una investigación desarrollada en la misma zona encontró un promedio de 192 lomb/m² bajo pasturas de *B. brizantha* en monocultivo y de 370,9 lomb/m² cuando esta es asociada con *A. pintoii*, en ambos casos bajo condiciones de plena exposición solar.

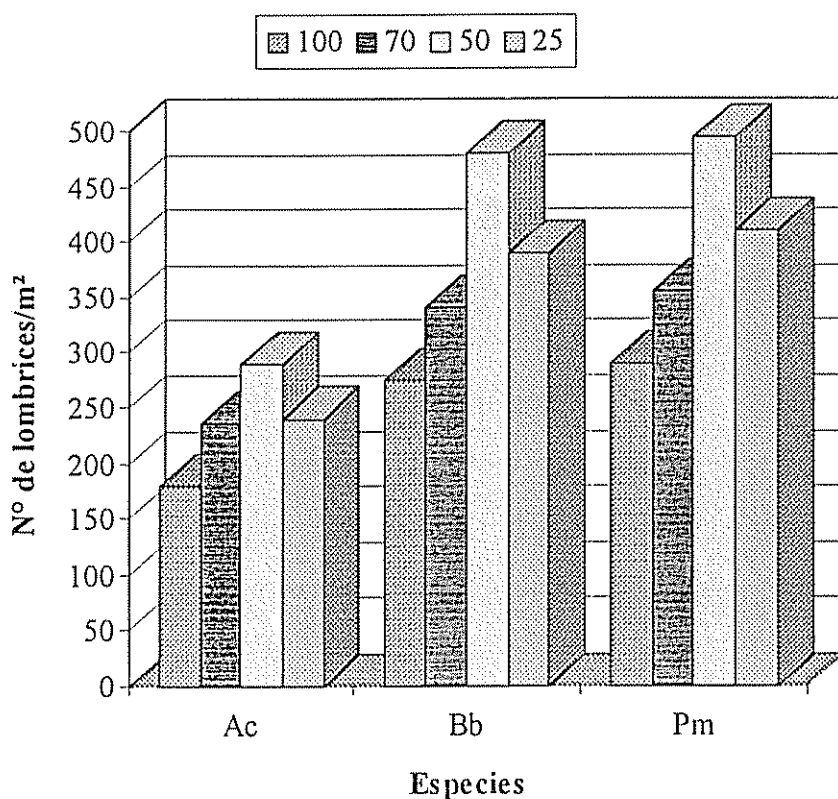


Figura 13.- Efecto de cuatro niveles de luz sobre el número de lombrices/m² bajo las gramíneas *A. compressus* (Ac), *B. brizantha* (Bb) y *P. maximum* (Pm). Guápiles - Costa Rica, 1995.

4. 6 VARIABLES DE PRODUCCION

4. 6 .1 Producción de Materia Seca

La producción de MS de las gramíneas disminuye en forma cuadrática ($P < 0.001$) a medida que el nivel de sombra fue aumentado. Sin embargo, este efecto fue más pronunciado para las especies *B. brizantha* y *P. maximum* que en *A. compressus*.

A 50% de luz, la producción de MS de las especies *B. brizantha*, *P. maximum* y *A. compressus* con relación a la producción a pleno sol, fue de 60.6, 65.7 y 80 % respectivamente, pero es importante notar que la producción de MS de las especies mejoradas fue significativamente más alta (2 y 3.2 ton MS/ha respectivamente) que *A. compressus*. Estos resultados concuerdan con los reportados en la literatura para estas y otras especies gramíneas tropicales como *B. miliiformis*, *S. secundatum*, y *P. maximum* (Ranacou, 1972; Ludlow *et al.*, 1974; Wong *et al.*, 1985; Smith y Whiteman, 1983). Sin embargo, Wong y Wilson (1980) notaron que la producción de MS de *P. maximum* cv. Green Panic aumentó más de 25 % con bajos niveles de sombra, indicando que existen diferencias entre especies de *P. maximum* para tolerancia a sombra. También Toledo y Fisher (1989), observaron mayores rendimientos de *Andropogon gayanus* con bajos niveles de sombra (25%).

La producción de MS de *A. pintoii* muestra un comportamiento similar que *A. compressus* bajo los diferentes niveles de sombra (fig 14). A 50% de luz total *A. pintoii* produce un 80% de la producción que se obtiene a pleno sol, lo cual es una buena indicación de la plasticidad de esta especie para tolerancia de sombra. Wong y Wilson (1980), notaron que el rendimiento de MS de Siratro disminuye significativamente bajo condiciones de sombra.

Sin embargo los resultados encontrados no coinciden con los publicados por Fisher y Cruz (1994), quienes notaron que la producción de MS de *A. pintoi* tendía a aumentar cuando el nivel de sombra fue incrementado. Estos mismos autores encontraron que la producción aumento de 9.77 g/planta (100 % de luz) a 12,56 g/planta (50 %) de luz total.

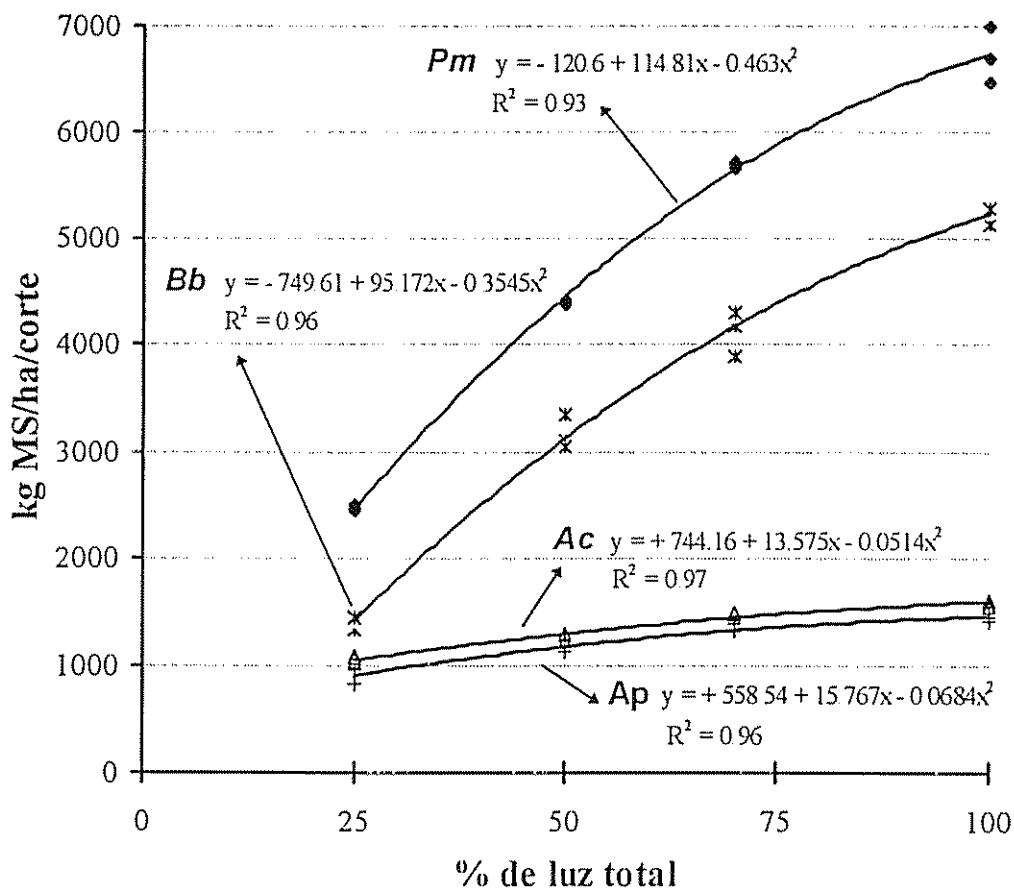


Figura 14.- Efecto de diferentes niveles de luz sobre la producción de MS en cuatro las gramíneas *P. maximum* (Pm), *B. brizantha* (Bb), *A. compressus* (Ac) y la leguminosa *A. pintoi* (Ap). Guápiles - Costa Rica, 1995.

El análisis de varianza para la producción de MS de las tres gramíneas y la leguminosa *A. pintoi*, detectó interacciones significativas ($P < 0.01$, Anexo 6,7) entre luz por corte y por especie.

En la época de baja precipitación (dic-abr), se observó una disminución en la producción de todas las especies notándose un mayor efecto en *P. maximum* y *B. brizantha*. Estas especies tienden a disminuir su producción conforme avanzaron los cortes, mientras que se observó una tendencia opuesta para las especies *A. compressus* y *A. pintoi* (Fig. 15).

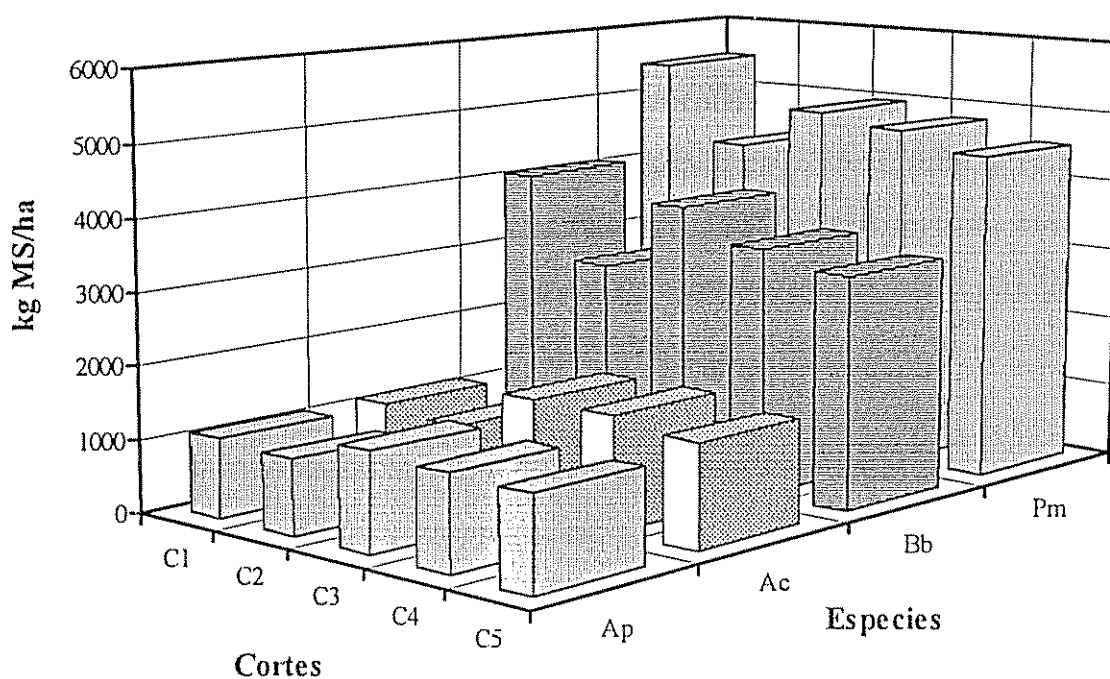


Figura 15.- Efecto de corte sobre la producción de MS de las gramíneas *P. maximum* (Pm), *B. brizantha* (Bb), *A. compressus* (Ac) y la leguminosa *A. pintoi* (Ap), manejadas con cortes cada 35 días. Guápiles, Costa Rica 1995.

La reducción en la producción de MS de *B. brizantha* y *P. maximum* puede estar relacionado con los efectos acumulativos del corte sobre la persistencia de estas especies. Bajo estas condiciones de corte, un alto porcentaje de los puntos apicales son removidos lo cual altera la producción de tejidos fotosintéticos. (Jones y Carbally, 1981; Ibrahim, 1990; Humphreys, 1991). Por otro lado, es importante destacar que las especies rastreras o postradas como *A. compressus* y *A. pintoii* mantienen su punto de crecimiento a nivel del suelo por lo cual escapan a la defoliación.

4. 6 .2 Relación biomasa aérea/raíces (Ba/R)

La producción de biomasa aérea (rastrajo + follaje) y raíz de todas las gramíneas disminuyen significativamente ($P < 0.01$) cuando el nivel de sombra fue aumentado, pero la relación **Ba/R** tiende a incrementarse hasta 50% de sombra después se nota una depresión, la relación **Ba/R** fue superior en *B. brizantha* y *P. maximum* que en *A. compressus* (fig. 16). La relación **Ba/R** de *P. maximum* aumentó de 1,12 a pleno sol (100% de luz) a 1,75 con 50% de luz, mientras que *B. brizantha* aumentó de 1,16 a 1,71 con los niveles de luz correspondientes..

Estos datos concuerdan con los reportados en la literatura para varias especies tropicales incluyendo *Paspalum spp* (Wong y Stur, 1994) y *A. compressus* (Wong *et al.*, 1985). Por otro lado Wong y Wilson (1980), notaron que la relación **Ba/R** de *P. maximum* cv Green Panic, aumentó de 0,89 a pleno sol a 1,2 bajo condiciones de sombra (40% de luz total).

Bajo sombra la planta trata de producir un mayor porcentaje de MS para la producción de follaje para captar una mayor cantidad de luz incidente y esto explica la reducción en la biomasa de raíz. Sin embargo, Wong y Stur (1994), observaron diferencias en los componentes de *Paspalum sp* bajo sombra. Estos autores observaron

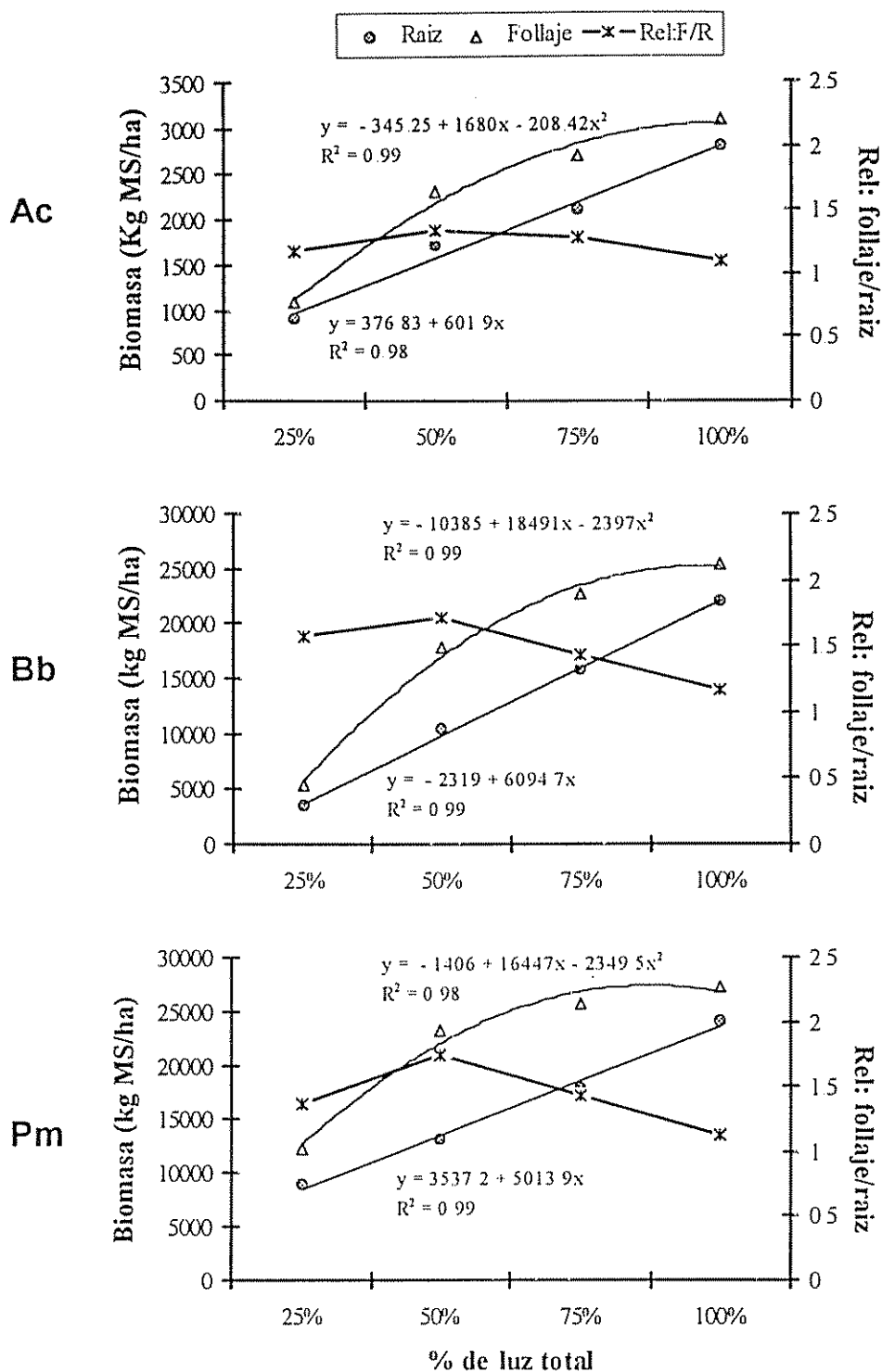


Figura 16.- Efecto de diferentes niveles de luz, en el peso seco de las raíces y del follaje en (A) *A. compressus*, (B) *B. brizantha* y (C) *P. maximum* y la relación biomasa aérea/raíz (Ba/R). Guapiles - Costa Rica, 1995.

que *Paspalum macrophyllum* tuvo mayor tolerancia para sombra que *P. wettsteinii* debido a su capacidad para la partición de un mayor porcentaje de MS para la producción de área foliar. Estos autores encontraron que la concentración de reservas de carbohidratos de *P. macrophyllum* (35.5 g/m²) fue superior que *P. wettsteinii* (4.6 g/m²) bajo sombra (50% de luz) la que contribuye en una mayor producción de follaje y rebrotes de la primera.

4. 6 .3 Eficiencia de uso de radiación (EUR).

Como se esperaba el uso eficiente de radiación presentó diferencias significativas ($P < 0.01$) entre las gramíneas con mayor EUR, *B. brizantha* y *P. maximum* (Fig.17). El EUR aumentó en forma lineal conforme el nivel de sombra fue aumentado llegando a valores de 6.4 g MS/Mj para *P. maximum* bajo 25% de luz total. Estos datos coinciden con los encontrados por Schwenke (1993), quien notó que el EUR de especies erectas (*P. maximum* y *Setaria sphacelata*) aumentaron en forma lineal de 3 a 5.8 g MS/Mj cuando se vario el nivel de luz de 100 % a 20 %.

El EUR en *A. pintoii* muestra una tendencia similar que el caso de *A. compressus* llegando a valores de 2.07 g MS/Mj bajo 25 % de luz. A pleno sol el EUR de *A. pintoii* fue solo de 1.0 g MS/Mj, similares valores fueron reportados por Fisher y Cruz (1994). Esto confirma el bajo crecimiento relativo de *A. pintoii* comparándola con leguminosas de ambientes templados (alfalfa = 1.77 g/Mj) Durand *et al.* (1989) y leguminosas tropicales (*Vigna* = 1.63 g MS/MJ) Gosse *et al.* (1986).

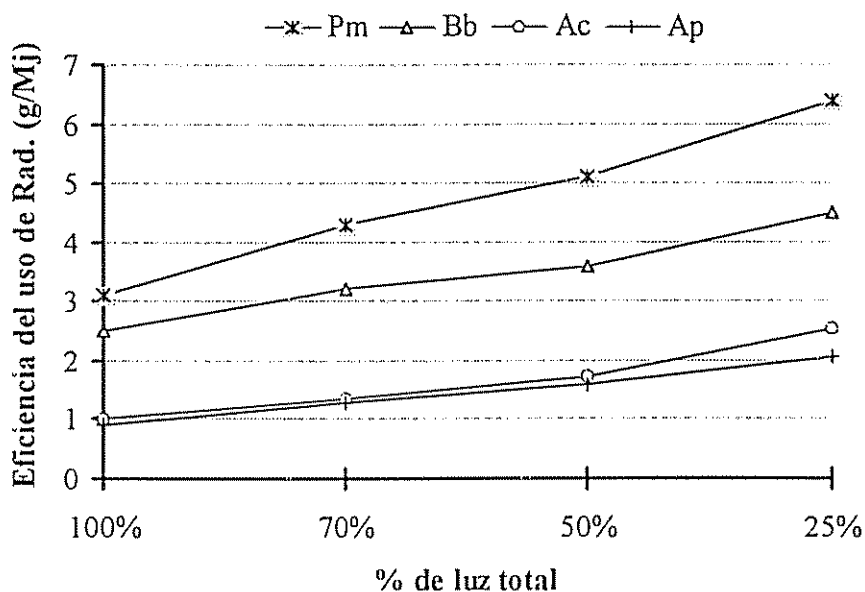


Figura 17.- Eficiencia de Uso de Radiación (g MS/Mj) de cuatro especies forrajeras manejadas bajo cuatro niveles de luz con cortes cada 35 días. Guápiles, Costa Rica 1995.

El aumento de la EUR bajo sombra es considerado como un mecanismo para compensar la baja tasa de fotosíntesis y reducción en área foliar (Wong y Wilson, 1980). Cruz *et al.* (1993), asoció el aumento de la EUR de la especie *Dichanthium aristatum* bajo sombra de plantaciones de *Gliricidia sepium* a un incremento en la concentración de P, K y N contenidos en la MS. Es importante destacar que el N juega un rol muy importante en la formación de clorofila y por lo tanto en actividad fotosintética de las plantas.

4. 7 CALIDAD FORRAJERA

4. 7 .1 Proteína cruda (PC).

Los resultados muestran un efecto ($P < 0.001$, Anexo 8) lineal y/o cuadrático del nivel de luz (% de luz total) sobre la concentración de proteína cruda de la hoja y la planta total de las gramíneas como puede observarse en la figura 18 . La concentración de PC aumentó significativamente bajo sombra llegando a valores de 17.4, 17.0 y 16.8 para la fracción hojas de las especies *P. maximum*, *B. brizantha* y *A. compressus* respectivamente.

El aumento de la PC de los forrajes tropicales bajo condiciones de sombra ha sido reportado por varios autores (Milford y Minson, 1966; Eriksen y Whitney, 1981, Wong, 1988; Wong *et al.*, 1985; Wilson y Wild, 1990; Norton *et al.*, 1990) incluyendo para especies como *B. brizantha*, *P. maximum* cv. Green panic, *Cynodon nlemfluensis* y *B. miliiformis* (Wong y Wilson, 1980, Eriksen y Whitney 1982, Bustamante 1991; Grant, 1995).

Wong y Wilson (1980), notaron que el rendimiento de nitrógeno de *P. maximum* cv. Green Panic, aumento más del 70 % cuando se varió el nivel de luz de 100% a 40%. El aumento de la concentración de nitrógeno bajo sombra, esta aparentemente relacionado con el aumento en la cantidad de nitrógeno disponible en el suelo. En este ensayo la temperatura del suelo disminuyo cuando se incrementó el nivel de sombra y este efecto posiblemente creó condiciones favorables de humedad lo que resultó en un incremento de la degradación de hojarasca y la mineralización del suelo. Esto es soportado por datos de Wilson y Wild (1991), quienes notaron que la descomposición de hojarasca fue un 20 % mayor bajo sombra que a pleno sol.

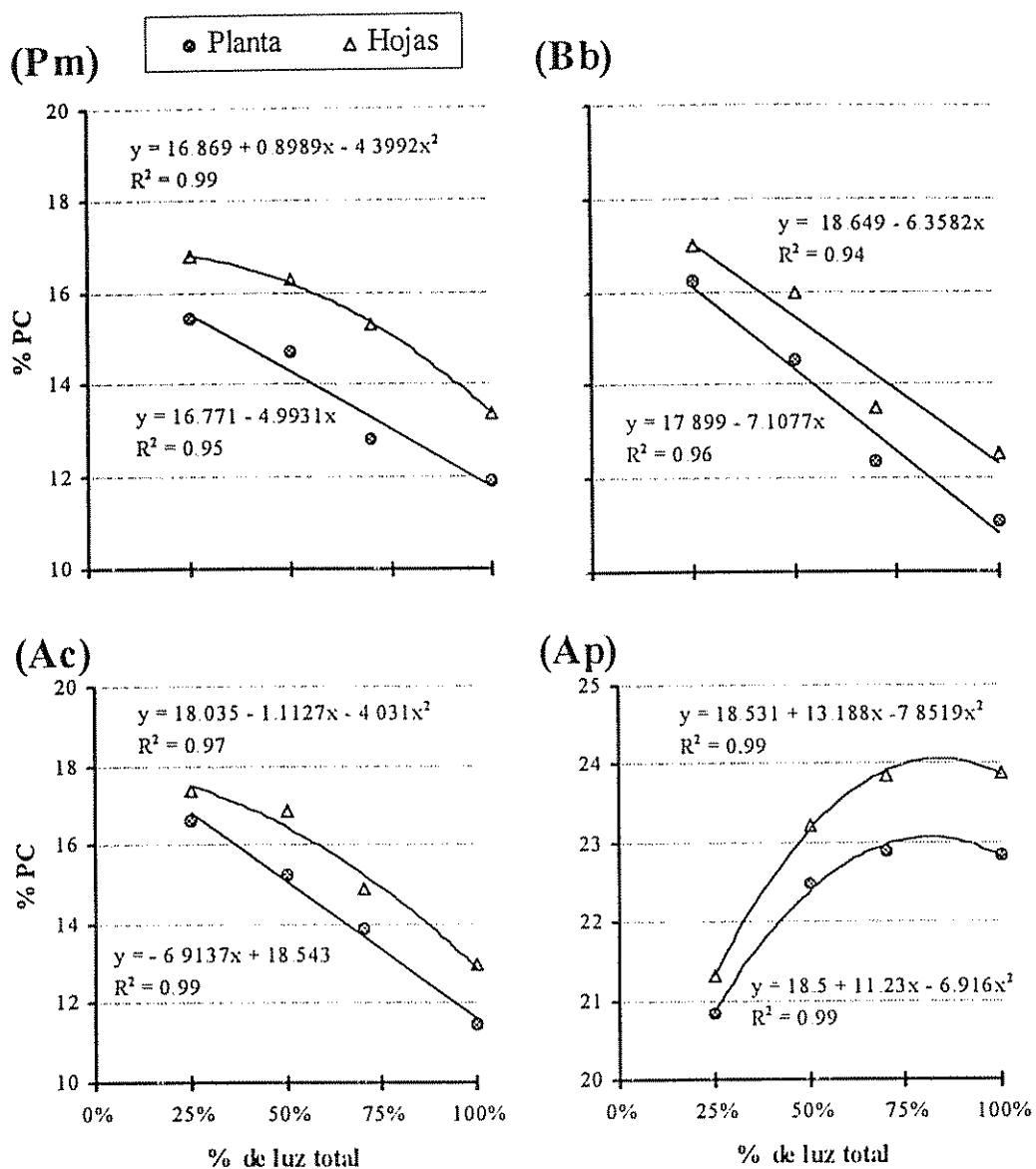


Figura 18.- Efecto de diferentes niveles de luz sobre la concentración de proteína cruda de la planta total y hojas (verdes) de las gramíneas *P. maximum* (Pm), *B. brizantha* (Bb), *A. compressus* (Ac) y la leguminosa *A. pintoi* (Ap). Guapiles - Costa Rica, 1995.

En contraste a las gramíneas, se observó una disminución en la concentración de la PC de la leguminosa *A. pintoi* bajo sombra (fig. 18), sin embargo es importante notar que la PC de *A. pintoi*, en todos los tratamientos de sombra, siempre fue arriba de 20.6 %, lo que se considera adecuado para la alimentación de ganado lechero de alta

producción (Davison *et al.*, 1985). La disminución de la PC puede estar relacionado con la pobre nodulación que se observó bajo sombra, resultados que son soportados con datos de Wong y Whitney (1980), quienes encontraron que la concentración de nitrógeno de Siratro (*Macropitilium atropurpureum*) disminuyó significativamente bajo sombra.

Como se esperaba, la cantidad de proteína siempre fue más alta en la fracción de hojas que en la planta total, esto debido a que las hojas tienen mayor concentración de nitrógeno (Norton *et al.*, 1990). La PC no fue afectada por época, sin embargo es importante mencionar que mostró una tendencia a ser mayor en la época de baja precipitación (cuadro 3).

Cuadro 3 .- Efecto de la precipitación sobre la concentración de Proteína Cruda (PC) y porcentaje de Digestibilidad In Vitro de Materia Seca (DIVMS) de la planta y hojas de las gramíneas *P. maximum*, *B. brizantha* y *A. compressus* y la leguminosa *A. pintoi*.

CONTENIDO DE PROTEINA CRUDA								
Corte	<i>P. maximum</i>		<i>B. brizantha</i>		<i>A. compressus</i>		<i>A. pintoi</i>	
	Planta	Hojas	Planta	Hojas	Planta	Hojas	Planta	Hojas
<PP	13.9	15.7	13.8	15.0	14.5	15.8	22.3	23.3
>pp	13.6	15.23	13.3	14.5	14.1	15.32	22.2	22.88
DIGESTIBILIDAD IN VITRO DE LA MATERIA SECA								
Corte	<i>P. maximum</i>		<i>B. brizantha</i>		<i>A. compressus</i>		<i>A. pintoi</i>	
	Planta	Hojas	Planta	Hojas	Planta	Hojas	Planta	Hojas
<pp	56.1	59.3	60.8	64.6	61.3	64.7	69.9	70.7
>pp	55.9	58.7	61.0	64.1	60.8	64.5	69.5	70.6

Valores promedio de 4 niveles de sombra.

4. 7 .2 Digestibilidad In Vitro de la Materia Seca (DIVMS).

El análisis de regresión ajustó un modelo cuadrático negativo del nivel de luz (x) sobre la DIVMS (y) de la planta total y hojas. En la figura 19 se puede observar que la DIVMS tiene una mayor disminución cuando se varían los niveles de luz de 75 a 25%, pero esta fue significativamente diferente ($P < 0.0001$, Anexo 4) entre especies gramíneas, observando una reducción de 1.6, 4.3 y 5.3 unidades del porcentaje de DIVMS de hojas en *A. compressus*, *B. brizantha* y *P. maximum* respectivamente.

Estos resultados concuerdan con los hallados por Norton *et al.*, (1990) quien encontró una reducción similar bajo sombra con gramíneas tropicales como *Setaria sphacelata*, *Panicum maximum* y *Brachiaria decumbens*. Sin embargo, estos mismos autores encontraron también que la DIVMS de *A. compressus* bajo sombra, fue alto (>63.2 %, en hojas) y valores similares han sido reportados por Kaligis y Manomonto (1991) para esta especie.

La leguminosa *A. pintoii* sostiene altos valores de DIVMS (>67%) aunque se observó una disminución (1,5 - 2,6 unidades) bajo sombra. La alta DIVMS de *A. pintoii* puede relacionarse con la capacidad de esta especie de mantener una alta concentración de carbohidratos solubles, además de bajos niveles de taninos condensados. (Lascano, 1994). Por otro lado la disminución de DIVMS de las gramíneas, sin duda se atribuye a un aumento en los componentes estructurales (celulosa, hemicelulosa) así como un mayor grado de lignificación cuando las plantas crecen bajo sombra. Norton *et al.* (1990), notó que el contenido de celulosa aumento de 376 a 381 g/kg MS , el de lignina de 18.5 a 21.7 % cuando *P. maximum* cv. Green Panic se desarrollo bajo sombra.

En este ensayo no se observó efectos significativos de la época sobre la DIVMS, pero se encontró una tendencia a aumentar durante la época de menor precipitación

(Cuadro 3). La diferencia en %DIVMS durante la época de mayor precipitación probablemente esta relacionado con el mayor grado de senescencia de las hojas y a la lignificación debido a las mayores temperaturas que se registró en esa época (figura 3).

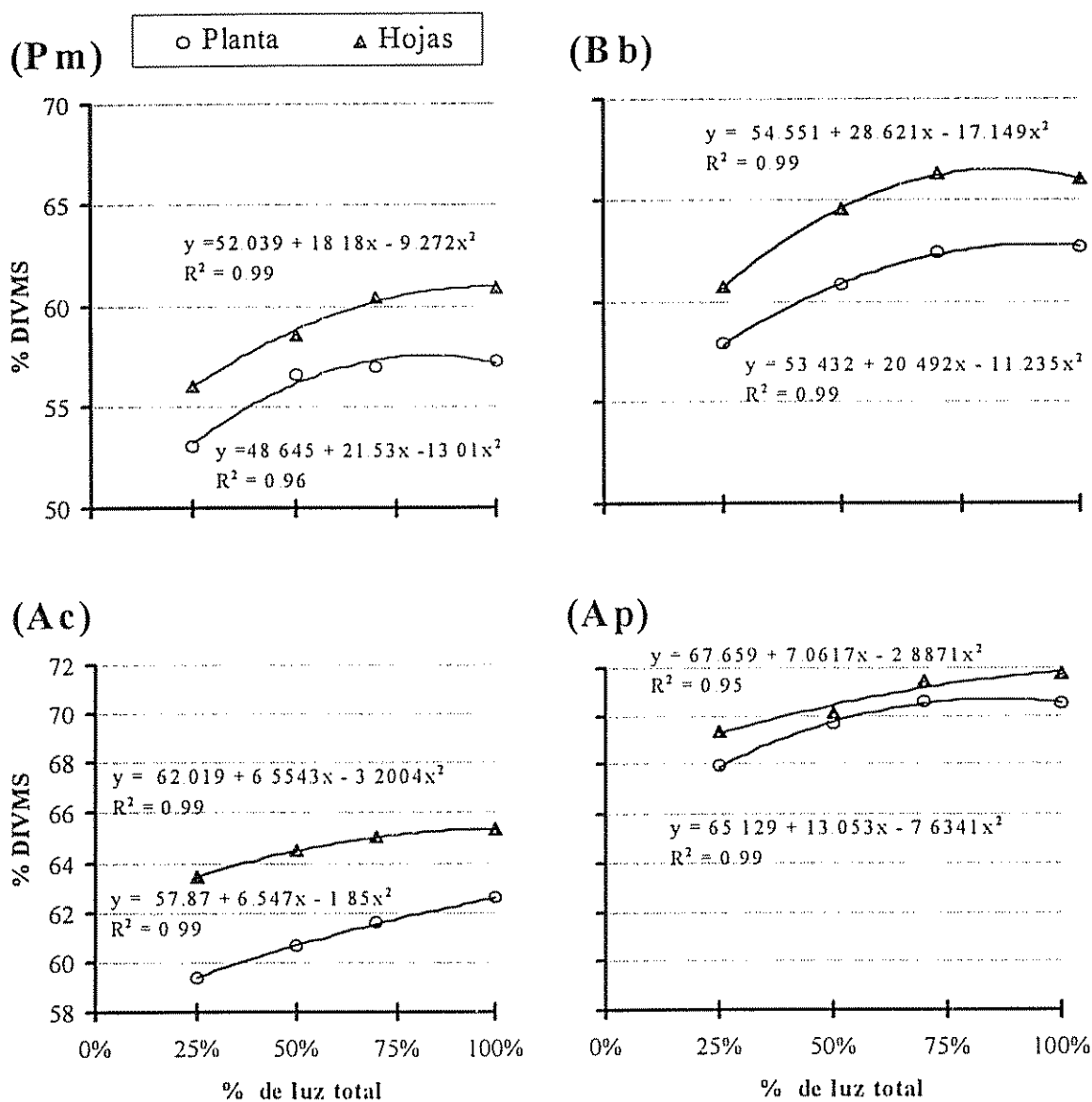


Figura 19.- Efecto de diferentes niveles de luz, sobre el porcentaje de DIVMS de la planta y hojas de las gramíneas *Panicum maximum* (Pm), *B. brizantha* (Bb) y *A. compressus* (Ac) y la leguminosa *A. pintoii* (Ap). Guápiles - Costa Rica, 1995.

5. DISCUSION GENERAL

A pesar que la gramínea *A. compressus* muestra una alta tolerancia a la sombra, su producción de MS (<1,5 ton/ha a 50% de luz total) es considerada baja para sostener una alta capacidad de carga animal. La baja producción es una característica inherente de esta especie inclusive cuando se desarrolla a pleno sol (Inf. anual SSP, 1989).

Por otro lado, las gramíneas *B. brizantha* y *P. maximum* mantuvieron una alta producción de MS (>3 ton/corte/ha) con niveles de luz moderada (75 y 50%) a pesar de que se observó una reducción en la producción de MS cuando se disminuye la disponibilidad de luz total. Esto es considerado importante para la integración de estas especies en Sistemas Silvopastoriles con densidades de árboles que permitan una adecuada transmisión de luz (>50%).

Experiencias en la EARTH, Costa Rica; mostraron que el pasto *B. brizantha* produce más de 25 ton MS/ha/año durante 5 años bajo una plantación de laurel (*Cordia alliodora*) con una densidad de 90 plantas/ha. (Russo sin pub.).

En este ensayo, niveles de sombra mayores al 40% no son considerados adecuados para el establecimiento de SSP, debido a los efectos negativos de los altos niveles de sombra sobre los componentes de rendimiento (rebrotos, área foliar, y la biomasa de raíces) los cuales están altamente correlacionados con la producción de MS. A pesar que la planta utiliza varios mecanismos para la adaptación a la sombra, como las modificaciones morfológicas (ancho de hojas y relación biomasa aérea/ raíz), y la mayor eficiencia de uso de radiación, estos no fueron suficientes para sostener altas producciones de MS en bajos niveles de luz.

Es importante notar que la eficiencia fotosintética de las hojas son mayores a pleno sol comparando con plantas que crecen bajo sombra (Wilson y Ludlow, 1991), además el número de rebrotes/planta disminuye significativamente siendo el factor principal para la reducción en la producción de MS observado en este ensayo.

La leguminosa *A. pintoii* presentó una alta tolerancia a la sombra, produciendo mas del 80% de MS a 50% de luz total en relación a la observada a pleno sol. Esto es considerado importante en el establecimiento y manejo sostenible de asociaciones *A. pintoii* en Sistemas Silvopastoriles para sostener alta producción animal en el tiempo. También Fisher y Cruz (1994) reportaron una buena tolerancia de *A. pintoii* para sombra en un ensayo realizado con macetas y sombra artificial.

La alta tolerancia de *A. pintoii* no solo se considera importante para asociaciones con gramíneas, sino también para el establecimiento de coberturas en plantaciones. Es importante notar que esta especie esta siendo utilizada en varios países como cobertura en plantaciones de pejibaye *Bactris gasipaes* (Domínguez, 1990), banano *Musa sp* (¹Aragón, 1995) y caucho *Hevea brasiliensis* (Ng, 1994). Sin embargo, en este estudio se observó una reducción de la nondulación de *A. pintoii* y este puede ser un nuevo desafío de investigación.

A. pintoii mantiene una alta calidad (DIVMS y PC) bajo sombra, esto puede ser importante equilibrar la disminución de DIVMS observada en las gramíneas cuando sean establecidas en asociaciones.

¹ Comunicacion personal

6. CONCLUSIONES

La producción de materia seca (MS) de las gramíneas disminuyeron significativamente con bajos niveles de luz, sin embargo las gramíneas mejoradas (*Panicum maximum* y *Brachiaria brizantha*) sostienen altos niveles de producción bajo sombra moderada, lo cual se considera importante para el desarrollo de Sistemas Silvopastoriles.

La leguminosa *A. pintoi* mostró una gran plasticidad para su tolerancia a la sombra, como se evidencia en la poca variación de la producción de materia seca en todos los niveles de luz estudiados.

La sombra provocó una reducción significativa en los componentes del rendimiento tales como el IAF y el N° rebrotes/planta, sin embargo las especies forrajeras tratan de adaptarse a las condiciones de sombra como se evidencia en el aumento del ancho de hojas, relación biomasa aérea/raíz (Ba/R) y la mayor eficiencia de uso de radiación (EUR).

En este estudio la sombra aumentó significativamente la concentración de nitrógeno de las gramíneas mientras que se observó lo contrario en la DIVMS. Por otro lado, la leguminosa *A. pintoi* mantuvo altos valores de PC y DIVMS a pesar que estos disminuyeron con los niveles de sombra.

La población de lombrices aumentó significativamente bajo sombra y estas están altamente correlacionadas con la disminución de la temperatura de suelo, indicando que un nivel de sombra promueve un mejor microambiente para la actividad biológica y la descomposición de hojarasca.

7. RECOMENDACIONES

- Estudiar el efecto de sombra sobre diferentes accesiones de *P. maximum* y *B. brizantha* para determinar la variación interespecífica de las especies forrajeras para tolerancia de sombra.
- Estudiar el comportamiento de varias especies forrajeras en Sistemas Silvopastoriles bajo pastoreo para no solo medir el efecto de sombra sino para considerar otros efectos tales como competencia por nutrientes, agua y malezas, efectos de pisoteo selectividad animal y periodos de descanso del potrero.
- Estudiar la competencia bajo sombra de *A. pintoi* en asociaciones con varias gramíneas mejoradas para identificar mezclas estable o persistente para su integración en plantaciones como forestal palma africana y coco.
- Estudiar con mayor detalle (el flujo de nitrógeno a nivel suelo /planta) el efecto del sombra sobre la dinámica de nitrógeno en el suelo para entender mejor las causas principales de un mayor concentración de nitrógeno de la planta bajo sombra.
- Estudiar el efecto de sombra sobre la descomposición de hojarasca y reciclamiento de nutrientes.

8. BIBLIOGRAFIA.

- Allen, L.H. Jr.; Sinclair, T.R.; Lemon, E.R. 1976. Radiation and microclimate relationships in multiple cropping system. In: Symposium on multiple cropping, Knoxville, 1975. Proceedings. Madison, Wis, American Society of Agronomy. pp 235-253.
- Baruch, Z.; Fisher, M.J. 1991. Factores climáticos y de competencia que afectan el desarrollo de la planta en el establecimiento de una pastura En: Lascano, C.E. y Spain, J.M. (de.). Establecimiento y Renovación de pasturas: Conceptos, experiencias y enfoque de la investigación; sexta reunión del comité Asesor de la Red Internacional de Evaluación de Pastos Tropicales (RIEPT), Veracruz, México noviembre de 1988, Cali, Colombia. p 103-142.
- Beer, J. 1978. Un estudio de caso sobre prácticas agroforestales tradicionales. Turrialba, Costa Rica, CATIE, 35 p.
- _____. 1980. *Erythrina poeppigiana* con pasto. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 4 p. (Mimeografiado)
- Bjorkman, O. 1981. Responses to different quantum flux densities. En: Lange, O. L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B. y Zielger, H. (eds). Physiological plant ecology; 1: Encyclopedia of plant physiology. Springer - Verlag, Berlín. v. 12A p. 57-107.
- Black, J.N. 1957. The influence of varying light intensity on the growth of herbage plants. Herbage Abstracts 27: 89-98.
- Bogdan, A.V. 1977. Tropical pasture and fodder plants (Grasses and legumes). Tropical Agriculture Series. Longman N.Y., EE.UU. 475 p.
- Brewbaker, J.L. 1986. Leguminous trees and shrubs for Southeast Asia and the South Pacific In: Forages in Southeast Asian and South Pacific Agriculture. (Eds. Blair, G.J., Ivory, D.A. and Evans, T.R.). ACIAR Proceedings N° 12, Indonesia. p. 43
- Bronstein, G. 1984. Producción comparada de una pastura de *Cynodon plectostachyus* asociada con árboles de *Cordia alliodora*, con árboles de *E. poeppigiana* y sin árboles. Thesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, UCR-CATIE. 110 p.

- Budowski, G. 1978a. Quantification of current agroforestry practices and controlled research plots in Costa Rica. In ICRAF's consultative meeting on plant research and agroforestry. Nairobi, Kenya, 8 al 15 de abril, CATIE, 29 p.
- _____. 1978b. Sistemas agrosilvo-pastoriles en los trópicos húmedos. Informe presentado a IDCR por G.B. Turrialba, Costa Rica, CATIE.
- _____. 1980. Sistemas agroforestales en América Tropical. *In:* Curso Corto sobre técnicas agroforestales para el trópico húmedo. Diciembre 8-16, 1980. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 9 p.
- _____. 1981a. Aplicabilidad de los sistemas agroforestales. Trad. del inglés por E. Somarriba. Turrialba, Costa Rica, 8 p.
- _____. 1981b. Cuantificación de las prácticas agroforestales tradicionales y las parcelas de investigación controlada en Costa Rica. Trabajo presentado a la reunión consultiva sobre investigación en plantas y agroforestería. ICRAF, Nairobi, Kenia. 8-15 de abril, 1981. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 8 p.
- Bustamante, J. 1991. Evaluación del comportamiento de ocho gramíneas forrajeras asociadas con Poró (*Rhythrina poeppigiana*) y solas. Tesis Mag. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 131 p.
- Carulla, J.E.; Lascano, C.E.; Ward, J.K. 1991. Selectivity of resident and oesophageal fistulated steers grazing *Arachis pintoii* and *Brachiaria dictyoneura* in the Llanos of Colombia. *Tropical Grasslands*, 25: p. 317-324.
- Centro Internacional de Agricultura Tropical. 1988. Informe anual 1987. Pastos Tropicales. Documento de Trabajo N° 45. CIAT, Cali, Colombia. Programa de Pastos Tropicales. 1991. CIAT Report/Informe Ciat 1991. Amaya, S. (de.). Cali, Colombia 162 p.
- _____. 1991. Metodos de análisis rutinarios. Laboratorio de nutrición animal Turrialba, Costa Rica Catie. pp 5-30.
- _____. 1991. PROGRAMA DE PASTOS TROPICALES. CIAT Report/Informe CIAT 1991. Amaya, S. (ed.). Cali, Colombia.
- Chang, J.H. 1961. Climate and agriculture. Chicago, Aldine Publishing. 304 p.

- Chartier M., Allirand J.M., Varlet-Grancher C. 1993. Canopy radiation balance: its components and their measurement. *In*: "Crop structure and light microclimate: Characterization and applications", Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Sinoquet H. (eds.). Workshop, Saumane (FRA), 23-27/09/1991. INRA. Paris. 29-43.
- Cockrane, T.T. 1982. Caracterización agroecológica para el desarrollo de pasturas en suelos ácidos de America Tropical. In manual para la evaluación agronómica. CIAT. ed. J.M. Toledo, Cali, Colombia. p. 23-44.
- Combe, J. y Gewald, N. 1979. Guía de campo de los ensayos forestales del CATIE en Turrialba, Costa Rica. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 4 p.
- Combellas, J.; Mata, D. 1992. Suplementación estratégica en bovinos de doble propósito. *In*: S. Fernandez-Baca (ed.), Avances en la Producción de leche y Carne en el Trópico Americano. FAO, Oficina Regional para América Latina y el Caribe, Santiago, Chile p. 99-130.
- Cooper, J.P. 1975. Control of photosynthetic production in terrestrial systems. *In*: Cooper, J.P. , de., Photosynthesis and Productivity in Different Environments. Cambridge, Cambridge University Press, 593-621.
- Cruz, P.; Munier-Jolain, N.M.; Tournebize, R. y Sinoquet, H. 1993. Growth and mineral nutrition in a *Dichanthium aristatum* sward shaded by trees. In: Proceedings of the XVII International Grassland Congress. Rockhampton, Australia. 18-21february 1993. p. 2057.
- Daccarett, M.; Blyndestein, J. 1968. La influencia de los árboles leguminosos y no leguminosos sobre el forraje que crece bajo ellos. Turrialba (Costa Rica) 18:405-408.
- Davison, T.M.; Cowan, R.T.; Shepherd, R.K; Martin, P. 1985. Milk production from cows grazing on tropical grass pastures. 1. Effects of stocking rate and level of nitrogen fertilizer on the pasture and diet. Australian Journal of Experimental Agriculture, 25: p. 505-514.
- De la Cruz, R.; Suarez, S.; Ferguson, J.E. 1994. The contribution of *Arachis pintoi* as a ground cover in some farming systems of Tropical America. *In*: Biology and agronomy of forage *Arachis*. Eds P.C. Kerridge; B. Hardy., Cali, Colombia, CIAT. p. 102-108. (CIAT publication; N° 240)

- Deinum, B.; Van Est, A.J.; Van Soest, P.J. 1968. Climate and grass. 2. The influence of light intensity, temperature and nitrogen on *in vitro* digestibility of grass and the prediction of these effects from some chemical procedures. Neth.J.Agric. Sci.16:211.
- _____. 1984. Chemical composition and nutritive value of herbage in relation to climate. Meeting of European Grassland Federation
- Devlin, R.M. 1970. Fisiología vegetal. Trad. del Inglés por Xavier Llioma Pagés. Barcelona, Omega, 614 p.
- Eriksen, F.I.; Whitney, S.A. 1981. Effects of light intensity on growth of some tropical forage species. *In:* Interaction of light intensity and nitrogen fertilization on six forage grasses. Agronomy Journal 73(3): 427-433.
- _____. 1982. Growth and nitrogen fixation of some tropical forage legumes as influenced by solar radiation regimes. Agronomy journal 74: 703-709.
- Espinoza, D.C. 1969. Variación estacional de los constituyentes bromatológicos de la paja peluda (*Trachypogon plumosus*, Humb-Bonp Nees) en tres zonas de sabana. Acta botánica de Venezuela, 4, 389-419.
- Ferrufino, A. 1985. Dinámica de población de cercópidos en dos especies de *Brachiaria*. Pastos Tropicales, Boletín Informativo (Colombia) 7(2): 11-13.
- Fisher, M.J.; Cruz, P. 1994. Some Ecophysiological Aspects of *Arachis pintoii*. *In:* Biology and agronomy of forage *Arachis*. Eds. P.C. Kerridge; B. Hardy., Cali, Colombia, CIAT. 209 p. (CIAT publication, N° 240).
- Fleisher, J.E., Masuda, Y. and Goro, I. 1984. The effect of light intensity on the production and nutritive value of green panic (*Panicum maximum* var. trichoglume cv. Petrie). Journal of Japanese Society of Grassland Science 30: 191-194.
- Gallagher, J.N.; Biscoe, P.V. 1978. Radiation absorption, growth and yield of cereals. J. Agric. Sci. (Cambridge). 91: 47-60.
- Gates, D.M. 1980. Biophysical ecology. Springer-Verlag, Nueva York. 611p.
- Gatherum, G.E. 1960. An analytical approach to the management of forest land for beef cattle and timber production. Iowa State Journal of Science 34(4): 565-574.

- González, Ch. S.M. 1992. Selectividad y producción de leche en pasturas de estrella (*Cynodon nlemfluensis*) solo y asociado con las leguminosas forrajeras *Arachis pintoi* CIAT 17434 y *Desmodium ovalifolium* CIAT 350. Tesis Mg. Sc. Turrialba, Costa Rica. CATIE 142 p.
- Gosse, G.; Varlet-Grancher, C.; Bonhomme, R.; Chartier, M.; Allrand, J.M.; Lemaire, G. 1986. Production maximale de matiere seche et rayonnement solaire intercepte par un couvert. *Agronomie* 6:47-56.
- Grof, B. 1984. *Arachis pintoi*. Una leguminosa forrajera promisoriosa para los Llanos Orientales de Colombia. *Pastos Tropicales, Boletín Informativo (Col.)* 7:4-5
- Holdridge, L.R. 1978. El diagrama de las zonas de vida In *Ecología basada en las zonas de vida*. San José, Costa Rica, IICA. pp 13-28.
- Horne, P.M. 1988. Tree legume/grass mixtures for forage production in the wet tropics. Ph.D. thesis, University of New England.
- Huertas, H.B.; Alarcón, E.; Mendoza, P. 1978. Valor nutritivo de los pastos guaratara (*Axonopus purpusii* Metz) y baja llanera (*Trachypogon vestitus* Anders) nativos de los llanos Orientales de Colombia. *Revista ICA (Col.)*, 13, 519-526.
- Humphreys, L.R. 1991. *Tropical pasture utilisation*. Cambridge University Press, Cambridge (U.K.) 202 pp.
- Hurtado, J.A. 1988. Introducción de leguminosas y manejo del pastoreo en praderas degradadas de estrella africana (*Cynodon nlemfluensis*) en el trópico húmedo. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 107 p.
- Ibrahim, M.A. 1990. Response of Dwarf Elephant Grass (*Pennisetum purpureum* Shum) to Different Frequencies and Intensities of Grazing in the Humid Zone of Guapiles Costa Rica. Tesis Mag. Sci. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 123 p.
- _____. 1994. Compatibility, persistence and productivity of grass-legume mixtures for sustainable animal production in the Atlantic Zone of Costa Rica. Ph.D. Thesis. Wageningen, The Netherlands. Wageningen Agricultural University. 129 p.

- Jagoe, R.B. 1949. Beneficial effects of some leguminous shade on grassland in Malaya. *Malaya Agricultural Journal* 32 (2) : 77-91.
- James, C. 1995. Efecto de cuatro niveles de luz en la producción de Biomasa y la calidad nutritiva de cinco especies forrajeras en el Trópico Húmedo de Costa Rica. Tesis Lic. UCR. Turrialba, Costa Rica. 84 p.
- Jiménez, F.; Lhomme, J.P. 1990. Elementos de Micrometeorología. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 51 p.
- _____. 1995. Agrometeorología. Turrialba, Costa Rica, CATIE (programa del curso, 1995).
- Jones, C.; Carbaly, A. 1981. Some Characteristics of the regrowth of 12 tropical grasses. *Tropical Agriculture (Tri.)* 58(1): 37-44.
- Kaligis, D.A.; Mamonto, S. 1990. Intake and Digestibility of some Forages for Shaded Enviroments *In*: Shelton, H.M.; Stur, W.W. (de). Forages for Plantation Crops. Proceedings of a workshop, Sanur Beach, Indonesia 27-29 June 1990. ACIAR Proceedings No. 32, 168 p.
- Larcher, W. 1975. Physiological plant ecology. Heidelberg, Springer - Verlag. 303p.
- Lascano, C.E. 1994. Nutritive value and animal production of forage *Arachis*. *In*: Biology and agronomy of forage *Arachis*. Eds P.C. Kerridge; B. Hardy., Cali, Colombia, CIAT p 109-121. (CIAT publication; N° 240).
- Lhomme, J.P. 1984. Elementos de Agroclimatología. San José, Costa Rica, IICA-ORSTOM. 92 p.
- Lowell, C. 1965. Shade effects on chemical composition of herbage in the Black Hills. *Journal of Range Management* 18(4): 184-190.
- Ludlow, M.M.; Wilson, G.L. 1970. Studies on the productivity of tropical pasture plants; 2: Growth analysis, photosynthesis and respiration of 20 species of grasses and legumes in a controlled environment. *Aust. J. Agric. Res.* 21: 183-194.
- _____; Ng, T.T. 1974. Water stress suspends leaf ageing. *Plant Science Letters* 3: 235-240.

- _____ ; Wilson, G.L.; Heslehurst, M.R. 1974. Studies on the Productivity of Tropical Pasture Plants. V. Effects of shading on Growth, Photosynthesis and Respiration in Two Grasses and Two Legumes. Aust. J. Agric. Res. 25: 425-433
- MacCree, K.J. 1972. The action spectrum, absorption and quantum yield of photosynthesis in crop plants. Agricultural Meteorology 9:191-216.
- Macfarlane, D. and Shelton, H.M. 1986. "Pastures in Vanuatu". ACIAR Technical Report 2.
- MacKinnon, J.C.; Gartley, C.H.; Wilkie, K.I. 1978. Energy efficiency of forage maize production in an Atlantic Canadian environment. J. Appl. Ecol. 15: 503-514.
- MAG - IDA - CATIE / CIID. Sistemas Silvopastoriles para el Tropico Húmedo Bajo 1989. Informe anual 1984. 184 p.
- Martinez, F.A. 1992. Disponibilidad, composición botánica, selectividad y calidad nutritiva en seis asociaciones gramínea-leguminosa manejadas bajo dos cargas animales en el trópico húmedo de Costa Rica. Tesis, Mag. Sc., Turrialba, Costa Rica, CATIE. 146 p.
- Masuda, Y. 1977. Comparison of the *in vitro* dry matter digestibility of forage oats grown under different temperatures and light intensities. Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University. 21:17-24.
- Milford, R.; Minson, D.J. 1966. Intake of tropical pasture species. Proc. 9th Int. Grassland Congress, Sao Paulo, 1965, pp. 815-822.
- Monteiro, D.J.; de Lucas, E.D.; Souto, M.S. 1974. Estudio de seis especies forrageiras do género *Brachiaria*. Pesquisa Agropecuaria Brasileira Serie Zootecnia (Brasil) 9:17-20.
- Monteith, J.L. 1965. Radiation and crops. Experimental Agriculture 1:241-251.
- _____. 1973. Principles of environmental Physics. Arnold, London.
- _____. 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. Philos. Trans. R. Soc. London, B, 281: 277-294.

- Navarro, Ch.G.; McKersie, B.D. 1983. Growth, development and digestibility of guinea grass (*Panicum maximum* Jacq.) in two controlled environments differing in irradiance. *Trop. Agric. (Trinidad)* 60: 184-188.
- Ng, K.F. 1990. Forage Species for Rubber Plantations in Malaysia *In: Forages For Plantation Crops. Proceedings of a workshop, Sanur Beach, Bali, Indonesia. 27-29 june 1990. ACIAR Proceedings No 32, 168 p.*
- Norton, B.W.; Wilson, J.R.; Shelton, H.M.; Hill, K.D. 1990. The Effect of Shade on Forage Quality. *In: Forages For Plantation Crops. Proceedings of a workshop, Sanur Beach, Bali, Indonesia. 27-29 june 1990. ACIAR Proceedings No 32, 168 p.*
- O'Donovan, P.B., Euclides, V.P.V.; Silva, J.M. 1982. Valor nutritivo de pastagen nativas para producao de carne, In: Book, A.; Gardener, A.L. (eds) Seminario sobre Nutricao de Plantas Forrageiras em solos Tropicais Acidos, Campo Grande, Brasil, 1979. Documento # 3 (EMBRAPA-CNPQC: Brazilia) pp. 68-82
- Odum, E.P. 1972. Ecología. Trad. del inglés por C.G. Ottenwaelder. 3° de Mexico, Interamericana, 639 p.
- Oliveira, P.R.; Humphreys, L.R. 1986. Influence of level and timing of shading on seed production in *Panicum maximum* cv. Gatton. *Aust. J. Agric. Res.* 37: 417-424.
- Paladines, O.; Leal, L.A. 1979. Pasture management and productivity in the llanos orientales de Colombia. *In: Sánchez, P.A. and Tergas, L.E. (eds) Proceeding of a Seminar on Pasture Production in Acid Soils of the tropics, Cali, Colombia, 1978, (CIAT: Cali, Colombia). pp 311-325.*
- Pezo, D.; Romero, F.; Ibrahim, M. 1992. Producción manejo y utilización de los pastos tropicales para la producción de leche y carne. *In: S. Fernandez-Baca (ed.). Avances en la producción de leche y carne en el Trópico Americano. pp. 47-98. FAO, Oficina Regional para América Latina y el Caribe, Santiago, Chile.*
- Ramírez, A. y Seré, C. 1989. *Brachiaria decumbens* en el Caquetá: Adopción y uso de ganadería de doble propósito. Documento preliminar. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali Colombia.

- Ranacou, E. 1972. Pastures species under coconuts. *In*: E. Hugh (de). Regional Seminar of pastures and cattle under coconuts. 30 aug - 12 sep. 1972 South Pac. Comm. Noumea, New Caledonia. p 95 - 102.
- Reynolds, S.G. 1981. Grazing trials under coconuts in Western Samoa, Trop. Grasslds 15(1). 3-10.
- Rincón, C.A.; Cuestas, M.P.A.; Pérez, B.R.; Lascano, C.E.; Ferguson, J. 1992. Maní forrajero perenne (*Arachis pintoii* Krapovickas y Gregory): Una alternativa para ganaderos y agricultores. Instituto Colombiano Agropecuario. Boletín técnico N° 219. 23 p.
- Roberts, O.T. 1970. A review of pasture species in Fiji. 1. Grasses. Trop. Grasslds 4(2), 129-137.
- Rocha, G.L.; Alcantara, V.G.G.; Alcantara, P.B. 1983. Animal production from Brazilian tropical pastures. Proceedings 14th International Grassland Congress, Lexington, Kentucky, USA, p 771-774.
- Roig, C.A. 1989. Evaluación preliminar de 200 accesiones de leguminosas forrajeras tropicales en el ecosistema de bosque tropical lluvioso en Costa Rica (Guápiles). Tesis Mag. Sci., CATIE, Turrialba, Costa Rica. 179 pp.
- Rudd, V. 1981. Tribe 14. Aeschynomeneae (Benth). Hutch (1964). *In*: Advances in legume systematics, Part 1. Eds. R.M. Polhill; P.H. Raven. Kew, Inglaterra. Royal Botanic Gardens, p. 347-354.
- Salisbury, F.; Ross, C.W. 1978. Plant physiology. 2da de. Wactsword (Col.). 500 p.
- Sandulski, T. 1978. *Brachiaria*: Taxonomy of cultivated and native species in Brasil. Hoehnea (Bra.) 7: 99-139.
- SAS. Institute Inc. 1985. SAS User's guide: Statistics. 5° de. Cary, N.C. 956 p.
- Schwenke, T. 1993. Predicting maximum potential yield of pastures under shade. MS.c. thesis. Queensland University, Australia.
- Scott, R.K., English, S.D.; Wood, D.W.; Unsworth, M.H. 1973. The yield of sugar beet in relation to weather and length of growing season. J. Agric. Sci., (Cambridge), 81: 339-347.

- Seiffert, N.F. 1980. Gramíneas forrageiras do género *Brachiaria*. EMBRAPA-CNPQC, Campo Grande, MS., Brasil. Circular Técnica N° 58. 17 p.
- Serrao, E.A.S. 1988. Pasturas mejoradas en áreas de bosque húmedo brasileño: Conocimientos actuales. En: Sierra, O.P. (de). Sexto Encuentro Nacional de Zootecnia y Segunda conferencia Nacional de Producción y Utilización de Pastos y Forrajes. AZOOVALLE, Palmira, Colombia. p. 43-85
- _____; y Toledo, J.M. 1989. Search for sustainability in Amazonian Pasturas. En: Anderson, A. (de). Alternatives to
- Shelton, H.M. Humphreys, L.R.; Batello, C. 1987. Pastures in the plantations of Asia and the pacific: Performance and prospect. *Tropical Grasslands* 21: 159-168.
- Smith, M.A., MacFarlane, D.C., Whiteman, P.C. and Shelton, H.M. 1981. Technical report on regional trials pasturespecies evaluation and soil fertility assessment. Aruliho land system - Guadalcanal; Ri Ri - Makira, Dala - Malaita, Alu and Shortland-Island. Solomon Islands Pasture Research Projejt, University of Queensland, mimeo report.
- _____; Whiteman, P.C. 1983. Evaluation of tropical grasses in increasing shade under coconut canopies. *Expl. Agric., Camb.*, 19(2), 153-161.
- Smith, X. L., Schank, S.C. and Littell, R.C. 1984. The influence of shading on associative N₂ fixation. *Plant and Soil* 80: 43-52.
- Somarriba, E. 1982. Guayaba (*Psidium guajava* L.) asociado con pastos: métodos de análisis volumétrico y potencial de producción de leña. Turrialba, Costa Rica, CATIE, 33 p. (mimeo).
- Steel, R. D. G.; Torrie, J. C. 1985. Bioestadística: Principio y procedimientos. Trad. por Ricardo Martínez. 2^{da} ed., McGraw-Hill. Mexico 622 p.
- Steel, R.J.H. and Whiteman, P.C. 1980. Pasture especies evaluation, pasture fertilizer requirements and weed control in the Solomon Islands. Tech. Rept., Solomon Islands Pasture Research Project, University of Queensland, mimeo report.
- Strtzke, J. F., Croy, L. I. and McMurphy, W.E. 1976. Effect of shade and fertility on NO₃-N accumulation, carbohydrate content and dry matter production of tall fescue. *Agronomy Journal* 68: 387-389.

- Suckling, P.W.; Davies, J.A.; Proctor, J.T.A. 1975. *The transmission of global and photosynthetically active radiation within a dwarf apple orchard. Can. J. Bot. 53, 1428-1441.
- Szeick, G. 1974. Solar radiation in crop canopies. Journal of Applied Ecology. 11(3): 1117-1156.
- Tilley, J. M. A.; Terry, R. A. 1963. A two-stage technique for the in vitro digestion of forage crop. J. British Grassl. Soc. 18:104-111.
- Toledo, J.M.; Fisher, M.J. 1989. Aspectos fisiológicos de *Andropogon gayanus* y su compatibilidad con las leguminosas forrajeras. En: Toledo, J.M.; Vera, R.; Lascano, C.; Lenné, J.L. (eds.). *Andropogon gayanus* Kunth: Un pasto para los suelos ácidos del trópico. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 69-104.
- Tomas, D.; Grof, B. 1986. Some pastures species for the tropical savanas of South America. III. *Andropogon gayanus*, *Brachiaria spp.* and *Panicum maximum*. Herbage Abstracts (G.B.) 56: 557-565.
- Torres, M.I. 1995. Características Físicas, Químicas y Biológicas en Suelos Bajo Pasturas de *Brachiaria brizantha* Sola y en Asocio con *Arachis pintoi* Después de Cuatro Años de Pastoreo en el Trópico Húmedo de Costa Rica. Tesis Mag.Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE 98 p.
- Trembath, B.R. 1974. Biomass productivity of mixtures. Advances in Agronomy. ASA. 26: 177-210
- Vallejos A. 1988. Caracterización y evaluación agronómica preliminar de accesiones de *Brachiaria* y *Panicum* en el trópico húmedo de Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica., CATIE. 126 p.
- _____; Pizarro, E.; Chávez, C.; Pezo, D.; y Ferreira, P. 1989. Evaluación agronómica de gramíneas en Guapiles, Costa Rica. 1: Ecotipos de *Brachiaria*. Pasturas Tropicales 11(2) :2-9.
- _____; Pizarro, E.; Chávez, C.; Pezo, D.; y Ferreira, P. 1989. Evaluación agronómica de gramíneas en Guapiles, Costa Rica; 2: Ecotipos de *Panicum maximum*. Pasturas Tropicales 11(2): 10-15.

- Valls, J.F.M.; Rao, V.R.; Simpson, C.E.; Krapocickas, A. 1985. Current status of collection and conservation of South American groundnut germplasm with emphasis on wild species of *Arachis*. In: Proceedings of an International Workshop on Cytogenetics of *Arachis* held 31 Oct.-2 Nov. 1983. International Crops Research Institute for the Semi Arid Tropics (ICRISAT), Patancheru, India. p. 15-35.
- Veiga, J.B.; Serrao, E.A. 1987. Recuperación de pasturas en la región este de la Amazonía brasileña. *Pasturas Tropicales*. Boletín 9: 40-43.
- Vickery, P.J. 1981. Pasture Growth Under Grazing. In Morley, F.H.W. (Ed.) *Grazing Animals*. Elsevier. Amsterdam. The Netherlands. p 55-77.
- Watson, S.E. and Whiteman, P.C. 1981. Animal production from naturalized and sown pastures at three stocking rates under coconuts in the Solomon Islands. *Journal Agricultural Science, Cambridge* 97: 669-676.
- Wild, D.W.M.; Wilson, J.R.; Stur, W.W.; Shelton, H.M. 1993. Shading increases yield of nitrogen-limited tropical grasses In: Proceedings of the XVII International Grassland Congress. Rockhampton, Australia. 18-21february 1993. p. 2060.
- Wilson, J.R.; Wong, C.C. 1982. Effects of shade on some factors influencing nutritive quality of green panic and Sirato pastures. *Australian Journal of Agricultural Research*. 33:937-949.
- _____ ; Catchpoole, V.R.; Weier, K. L. 1986. Stimulation of growth and nitrogen uptake by shading a rundown green panic pasture on brigalow clay soil. *Trop. Grassl.* 20: 134-143.
- _____ ; Wild, D.W.M. 1990. Improvement of Nitrogen Nutrition and Grass Growth under Shading In: Forages For Plantation Crops. ACIAR Proceeding No 32, p 71 - 82.
- Wong, C.C.; Wilson, J.R. 1980. Effects of shading on the growth and nitrogen content of Green Panic and Siratro in pure and mixed swards defoliated at two frequencies. *Australian Journal of Agricultural Research*. (Australia) 31: 269-285.
- _____ ; Rahim, H.; Mohd Sharudin, M.A. 1985. Shade tolerance potencial of some tropical forages for integration with plantations. 1. Grasses. *Mardi Res. Bull.* 13(3):225-247.

- _____. 1990. Shade Tolerance of Tropical Forages: A Review *In*: Forages For Plantation Crops. ACIAR Proceedings No 32. p 64 - 69.
- _____; Stur, W.W. 1993. Persistence of an erect and a prostrate *Paspalum* species as affected by shade and defoliation *In*: Proceedings of the XVII International Grassland Congress. Rockhampton, Australia. 18-21february 1993. p. 2059.
- Zelitch, I. 1979. Photosynthesis and plant productivity. Chemical and Engineering News, N. York n° 57: 18-28.

9. ANEXOS

Anexo 1.- Análisis de varianza de la relación hoja/tallo HT en las gramíneas *P. maximum*, *B. brizantha* y *A. compressus* y la leguminosa *A. pintoi*. CATIE, 1995.

Fuente de variación	G L.	Relación Hoja/Tallo	
		CM	Pr>F
Rep	2	0,00835167	0,2598 ns
Sp	3	26,83906889	0,0001 **
Rep * Sp	6	0,00511556	0,5461 ns
Luz	3	1,70772556	0,0001 **
Sp * Luz	9	0,10251889	0,0001 **
Corte	4	1,05126521	0,0001 **
Sp * Corte	12	0,07599771	0,0001 **
Luz * Corte	12	0,02820715	0,0001 **
Sp * Luz * Corte	36	0,03307225	0,0001 **

Anexo 2.- Análisis de varianza del Índice de Area Foliar IAF de las gramíneas *P. maximum*, *B. brizantha* y *A. compressus* y la leguminosa *A. pintoi*. CATIE, 1995.

Fuente de variación	G L.	Índice de Area Foliar	
		CM	Pr>F
Rep	2	0,01455417	0,8900 ns
Sp	3	119,73612882	0,0001 **
Rep * Sp	6	0,16394444	0,2655 ns
Luz	3	95,44191215	0,0001 **
Sp * Luz	9	6,15776771	0,0001 **
Corte	1	26,78650104	0,0001 **
Sp * Corte	3	7,82187882	0,0001 **
Luz * Corte	3	1,45742326	0,0001 **
Sp * Luz * Corte	9	0,56529363	0,0002 **

* significativo al 5%
 ** significativo al 1 %
 ns No significativo

Anexo 3.- Análisis de varianza del Número de flores por dm² de *Arachis pintoi*. CATIE, 1995.

Fuente de variacion	G.L.	Número de flores/dm ²	
		CM	Pr>F
Rep	2	0,00093750	0,4602 ns
Corte	1	4,42900417	0,0001 **
Luz	3	0,17264861	0,0001 **
Corte * Luz	3	0,13064861	0,0001 **

Anexo 4.- Análisis de varianza del Ancho de Hojas en las gramíneas *P. maximum* y *B. brizantha*. CATIE, 1995.

Fuente de variacion	G L	Ancho de Hoja	
		CM	Pr>F
Rep	2	194,3889	0,0112 *
Corte	5	2391,8472	0,0001 **
Luz	3	85997,6806	0,0001 **
Corte * Luz	15	748,8694	0,0001 **

Anexo 5.- Análisis de varianza del número de lombrices en las gramíneas *A. compressus*, *B. brizantha* y *P. maximum*, bajo cuatro niveles de sombra. CATIE, 1995.

Fuente de variación	G L	Número de lombrices/m ²	
		CM	Pr>F
Rep	3	1346.962963	0,0001 *
Corte	2	133.777778	0,0343 **
Luz	2	3189.777778	0,0001 **
Corte * Luz	6	131.407407	0,0086 **

- * significativo al 5%
- ** significativo al 1 %
- ns No significativo

Anexo 6.- Análisis de varianza para la producción de materia seca (MS) de la planta y materia seca (MSH) de las hojas de la leguminosa *A. pintoi*. CATIE, 1995.

Fuente de variación	G.L	MS		MSH	
		Materia Seca de la planta		Materia Seca de la hoja	
		CM	Pr>F	CM	Pr>F
Rep	2	5625,717	0,2624 ns	4363,717	0,2323 ns
Luz	3	1472218,378	0,0001 **	918122,067	0,0001 **
Luz * Rep	6	1845,428	0,8341 ns	1280,850	0,8405 ns
Cort	4	341490,692	0,0001 **	211529,225	0,0001 **
Cort * Luz	12	9469,281	0,0268 *	6057,414	0,0445 *

Anexo 7.- Análisis de varianza para la producción de materia seca (MS) de la planta y materia seca de las hojas (MSH) de las gramíneas *P. maximum*, *B. brizantha*, *A. compressus* y el asocio. CATIE, 1995.

Fuente de variación	G L	MS		MSH	
		Materia Seca de la planta		Materia Seca de la hoja	
		CM	Pr>F	CM	Pr>F
Rep	2	53537,3	0,1439 ns	21771,2	00,1740 **
Luz	3	102333402,0	0,0001 **	44340841,2	0,0001 **
Luz * Rep	6	27522,1	0,4207 ns	16198,5	0,2533 ns
Sp	3	134018169,2	0,0001 **	83308772,6	0,0001 **
Sp * Luz	9	7248280,9	0,0001 **	4116193,0	0,0001 **
Sp * Rep (Luz)	24	66492,3	0,0007 **	32893,4	0,0002 **
Cort	4	6345872,5	0,0001 **	3178777,3	0,0001 **
Cort * Luz	12	284212,3	0,0001 **	137237,6	0,0001 **
Cort * Sp	12	793281,5	0,0001 **	383731,7	0,0001 **
Cort * Sp * Luz	36	71556,0	0,0001 **	32087,4	0,0001 **

* significativo al 5 %

** significativo al 1 %

ns no significativo

Anexo 8.- Análisis de varianza para la concentración de proteína cruda PC en la planta y en las hojas de cuatro especies forrajeras. CATIE, 1995.

Fuente de variación	G L	PC de la planta		PC de la hoja	
		CM	Pr>F	CM	Pr>F
Rep	2	0,080333	0,6763 ns	0,025750	0,8636 ns
Sp	4	350,116042	0,0001 **	303,031333	0,0001 **
Luz	3	65,465639	0,0001 **	53,667194	0,0001 **
Sp * Cort	4	0,248042	0,3117 ns	0,016167	0,9846 ns
Cort * Luz	3	0,128750	0,5978 ns	0,054083	0,8191 ns
Sp * Luz	12	10,805986	0,0001 **	11,433167	0,0001 **
Sp * Cort * Luz	12	0,027986	0,9997 ns	0,032556	0,9987 ns

Anexo 9.- Análisis de varianza del porcentaje de digestibilidad in vitro de la materia seca DIVMS de la planta y de las hojas de cuatro especies forrajeras. CATIE, 1995.

Fuente de variación	G L	DIVMS de la planta		DIVMS de la hoja	
		CM	Pr>F	CM	Pr>F
Rep	2	1 174750	0,1314 ns	1,526583	0,0829 ns
Sp	4	593,005125	0,0001 **	411,786375	0,0001 **
Luz	3	85,615333	0,0001 **	99,451861	0,0001 **
Sp * Cort	4	0,422625	0,5613 ns	0,751542	0,2906 ns
Cort * Luz	3	0,457111	0,4917 ns	0,166083	0,8399 ns
Sp * Luz	12	1,580403	0,0031 **	4,273042	0,0001 **
Sp * Cort * Luz	12	0,343014	0,8289 ns	0,184764	0,9855 ns

* significativo al 5 %

** significativo al 1 %

ns no significativo

Anexo 10.- Resultados del análisis de correlaciones entre las principales variables investigadas en las gramíneas *A. compressus*, *B. brizantha* y *P. maximum*. CATIE 1995.

	PCH	PCP	DIV H	DIVP	REB	IAF	RAIZ	HT	ANC H	LUZ
MS	0.52**	0.62**	0.17 ns	0.18 ns	0.86**	0.98**	0.15 ns	0.83**	0.07 ns	0.89**
PCH		0.96**	0.5**	0.52**	0.91**	0.63**	0.48**	-0.07 ns	0.44 *	0.93**
PCP			-0.40 *	-0.43**	-0.95**	-0.60**	0.40 *	-0.20 ns	0.32 ns	-0.96**
DIVH				0.96**	0.65**	-0.19 ns	-0.88**	-0.63**	-0.89**	0.55**
DIVP					0.63**	-0.19 ns	-0.85**	-0.62**	-0.87**	0.51 *
REB						0.81**	-0.85**	0.18 ns	-0.40 ns	0.97**
IAF							0.17 ns	0.84**	0.11 ns	0.82**
RAIZ								0.65**	0.77**	-0.82**
HT									0.74**	0.22 ns
ANCH										-0.31 ns

Anexo 11.- Resultados del análisis de correlaciones entre las principales variables investigadas en la leguminosa *A. pintoi*. CATIE 1995.

	PCH	PCP	DIVH	DIVP	FLOR	IAF	NOD	HT	LUZ
MS	0.91**	0.980**	0.84**	0.85**	0.89**	0.98**	0.89**	-0.88**	0.96**
PCH		0.92**	0.75**	0.93**	0.75**	0.94**	0.85**	-0.80**	0.84**
PCP			0.67 *	0.91**	0.68 *	0.87**	0.82**	-0.73**	0.78**
DIVH				0.80**	0.77**	0.80**	0.85**	-0.78**	0.82**
DIVP					0.73**	0.88**	0.84**	-0.85**	0.81**
FLOR						0.86**	0.84**	-0.88**	0.98**
IAF							0.89**	-0.89**	0.94**
NOD								-0.81**	0.89**
HT									-0.91**

* significativo al 5 %

** significativo al 1 %

ns no significativo

Anexo 10.- Resultados del análisis de correlaciones entre las principales variables investigadas en las gramíneas *A. compressus*, *B. brizantha* y *P. maximum*. CATIE 1995.

	PCH	PCP	DIV H	DIVP	REB	IAF	RAIZ	HT	ANC H	LUZ
MS	0.52**	0.62**	0.17 ns	0.18 ns	0.86**	0.98**	0.15 ns	0.83**	0.07 ns	0.89**
PCH		0.96**	0.5**	0.52**	0.91**	0.63**	0.48**	-0.07 ns	0.44 *	0.93**
PCP			-0.40 *	-0.43**	-0.95**	-0.60**	0.40 *	-0.20 ns	0.32 ns	-0.96**
DIVH				0.96**	0.65**	-0.19 ns	-0.88**	-0.63**	-0.89**	0.55**
DIVP					0.63**	-0.19 ns	-0.85**	-0.62**	-0.87**	0.51 *
REB						0.81**	-0.85**	0.18 ns	-0.40 ns	0.97**
IAF							0.17 ns	0.84**	0.11 ns	0.82**
RAIZ								0.65**	0.77**	-0.82**
HT									0.74**	0.22 ns
ANCH										-0.31 ns

Anexo 11.- Resultados del análisis de correlaciones entre las principales variables investigadas en la leguminosa *A. pintoii*. CATIE 1995.

	PCH	PCP	DIVH	DIVP	FLOR	IAF	NOD	HT	LUZ
MS	0.91**	0.980**	0.84**	0.85**	0.89**	0.98**	0.89**	-0.88**	0.96**
PCH		0.92**	0.75**	0.93**	0.75**	0.94**	0.85**	-0.80**	0.84**
PCP			0.67 *	0.91**	0.68 *	0.87**	0.82**	-0.73**	0.78**
DIVH				0.80**	0.77**	0.80**	0.85**	-0.78**	0.82**
DIVP					0.73**	0.88**	0.84**	-0.85**	0.81**
FLOR						0.86**	0.84**	-0.88**	0.98**
IAF							0.89**	-0.89**	0.94**
NOD								-0.81**	0.89**
HT									-0.91**

* significativo al 5 %

** significativo al 1 %

ns no significativo