



CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

ESCUELA DE POSGRADO

**Efecto del guácimo (*Guazuma ulmifolia*), carao (*Cassia grandis*) y
roble (*Tabebuia rosea*) sobre la productividad primaria neta aérea
y composición florística de pasturas naturales en Muy Muy y
Matiguás, Nicaragua**

por

Piedad Cecilia Zapata Arango

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado
como requisito para optar por el grado de

Magister Scientiae en Agroforestería Tropical

Turrialba, Costa Rica, 2010

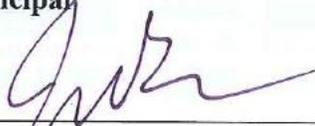
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del Estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

MAGISTER SCIENTIAE EN AGROFORESTERÍA TROPICAL

FIRMANTES:



Muhammad Ibrahim, Ph.D.
Consejero Principal

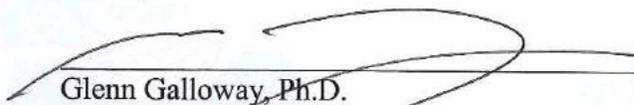


John Beer, Ph.D.
Miembro Comité Consejero

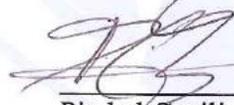


Fabrice de Clerck, Ph.D.
Miembro Comité Consejero

Graciela Rusch, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Glenn Galloway, Ph.D.
Decano de la Escuela de Posgrado



Piedad Cecilia Zapata Arango
Candidata

DEDICATORIA

A Dios

A mis padres: Gerardo y Ligia Estella

A mis hermanas: Catalina, Lorena, Luisa y

Beatriz

A mis hermanos: Bladimir y Yesid Andrés

A mi sobrina Camila....

“A todas las personas que de una u otra forma contribuyeron en el logro de este objetivo y que hacen que este trabajo más que un merito personal sea la suma de muchos esfuerzos”

AGRADECIMIENTOS

- A mi profesor consejero Dr. Muhammad Ibrahim agradezco sus enseñanzas, confianza y apoyo constante, así como la oportunidad y el aprendizaje que representó para mi realizar este trabajo y conocer de cerca la ganadería en Nicaragua.
- A los miembros del comité: Dra. Graciela Rusch (NINA-Noruega) por su cercanía a pesar de la distancia y sus valiosos aportes en todo el proceso; Dr. John Beer quien como profesor y consejero siempre estuvo dispuesto a leer, escuchar y debatir mis argumentos; Dr. Fabrice DeClerck por sus valiosos aportes a este trabajo.
- Al Gobierno Noruego a través del proyecto SILPAS por la financiación de este trabajo y de mis estudios.
- Al Dr. Fernando Casanoves y Sergio Vilchez M.Sc. por su valiosa ayuda en el análisis estadístico de los datos e interpretación de los resultados.
- Agradezco al Dr. Andreas Nieuwenhuyse su asesoría en el área de suelos.
- A Juan Carlos Suárez M.Sc. agradezco sus consejos, ayuda en la creación de las bases de datos y apoyo durante todo este proceso.
- Agradezco a Harold Gamboa M.Sc. por compartir conmigo la experiencia de su trabajo, lo cual fue de valiosa ayuda en la concepción y desarrollo de esta investigación.
- Mis agradecimientos más sinceros a los productores de Muy Muy y Matiguás: Rafael Mendoza, Rafael Reyes, Héctor Tinoco, Jose Lazo, Luis Rocha, Otilio Castro, Bartolo Nuñez, Carlos Montoya, por brindarme la posibilidad de desarrollar este trabajo en sus fincas y de aprender de su experiencia en cada conversación.
- A Néstor Pineda y Hamilton Nuñez por aportar su conocimiento, trabajo y esfuerzo durante los 7 meses de la fase de campo.
- A mis amigas y compañeras durante este tiempo: Anahy, Lixmania, Johanna, María, Leonela, Diana Lara, Mayra, Brenda, Tania y a todos mis compañeros de promoción por los momentos compartidos.
- Al personal de CATIE en Muy Muy, Nicaragua especialmente a Amílcar Aguilar, Ninoska, Nidia, Don Francisco y Sonia por facilitar mi estadía en Muy Muy y hacerla más amable.
- A Eyllin Angulo (Biblioteca Orton) por su amabilidad y apoyo en la búsqueda de información y a todo el personal de CATIE por su hospitalidad.

CONTENIDO

DEDICATORIA	III
AGRADECIMIENTOS	IV
CONTENIDO	V
RESUMEN	IX
SUMMARY	X
ÍNDICE DE CUADROS	XI
ÍNDICE DE FIGURAS	XII
1 INTRODUCCIÓN GENERAL.....	13
1.1 Objetivos del estudio	14
<i>1.1.1 Objetivo general</i>	<i>14</i>
<i>1.1.2 Objetivos específicos.....</i>	<i>15</i>
1.2 Hipótesis del estudio	15
2 MARCO CONCEPTUAL.....	16
2.1 La ganadería en Nicaragua	16
2.2 Importancia de las pasturas	17
2.3 Sistemas silvopastoriles de pastos con árboles dispersos.....	18
2.4 Papel de los sistemas silvopastoriles frente a los impactos del cambio climático	19
2.5 Interacciones en sistemas silvopastoriles	21
<i>2.5.1 Complementariedad.....</i>	<i>21</i>
<i>2.5.2 Competencia</i>	<i>22</i>
<i>2.5.3 Facilitación.....</i>	<i>23</i>
2.6 Composición florística y diversidad de pasturas	23
2.7 Productividad primaria neta aérea (PPNA)	24
2.8 Factores determinantes en la composición florística y productividad de pasturas en sistemas silvopastoriles.....	25
<i>2.8.1 Disponibilidad de recursos.....</i>	<i>26</i>
<i>2.8.2 Tipo de fotosíntesis de las especies en la pastura</i>	<i>27</i>
<i>2.8.3 Disturbios.....</i>	<i>28</i>
<i>2.8.4 Herbivoría.....</i>	<i>29</i>
<i>2.8.5 Cobertura arbórea.....</i>	<i>30</i>
2.9 Fenología arbórea: foliación.....	33
2.10 Descripción de especies arbóreas	34
<i>2.10.1 Guácimo (Guazuma ulmifolia)</i>	<i>34</i>

2.10.2	<i>Roble (Tabebuia rosea)</i>	35
2.10.3	<i>Carao (Cassia grandis)</i>	36
2.11	BIBLIOGRAFÍA.....	38
3	ARTÍCULO 1. Evaluación de la densidad de copa, humedad y condiciones químicas del suelo en árboles dispersos de guácimo, roble y carao en pasturas naturales	47
3.1	INTRODUCCIÓN.....	47
3.2	Objetivos del estudio	48
3.2.1	<i>Objetivo general</i>	48
3.2.2	<i>Objetivos específicos</i>	48
3.3	MATERIALES Y MÉTODOS	49
3.3.1	<i>Localización del área de estudio</i>	49
3.3.2	<i>Criterios para la selección de especies arbóreas</i>	50
3.3.3	<i>Selección y caracterización de sitios de muestreo</i>	50
3.3.4	<i>Determinación de área de muestreo (bajo el árbol-pastura abierta)</i>	51
3.3.5	<i>Estimación de la densidad de copa</i>	53
3.3.6	<i>Evaluación de la humedad del suelo</i>	53
3.3.7	<i>Caracterización física y química de suelos</i>	53
3.3.8	<i>Métodos estadísticos</i>	55
3.4	RESULTADOS	56
3.4.1	<i>Descripción de unidades de muestreo (fincas, potreros y árboles dispersos)</i>	56
3.4.2	<i>Variación temporal de la densidad de copa</i>	58
3.4.3	<i>Variación temporal de la humedad del suelo (0-5 cm)</i>	59
3.4.4	<i>Características físicas de suelos</i>	61
3.4.5	<i>Características químicas de suelos</i>	62
3.5	DISCUSIÓN.....	64
3.5.1	<i>Cobertura arbórea en potreros seleccionados</i>	64
3.5.2	<i>Variación temporal de la densidad de copa</i>	65
3.5.3	<i>Variación temporal de la humedad del suelo</i>	67
3.5.4	<i>Características químicas de suelos</i>	68

3.6	CONCLUSIONES.....	72
3.7	RECOMENDACIONES	72
3.8	BIBLIOGRAFÍA.....	73
4	ARTÍCULO 2. Efecto de árboles aislados de carao, guácimo y roble sobre la composición florística y productividad primaria neta aérea de pasturas naturales.....	78
4.1	INTRODUCCIÓN.....	78
4.2	Objetivos del estudio	79
4.2.1	<i>Objetivo general</i>	79
4.2.2	<i>Objetivos específicos</i>	79
4.3	MATERIALES Y MÉTODOS	80
4.3.1	<i>Evaluación de la composición florística del estrato herbáceo</i>	80
4.3.2	<i>Evaluación de la PPNA del estrato herbáceo</i>	81
4.3.3	<i>Relación entre producción de frutos y PPNA de la pastura bajo árboles de guácimo</i>	83
4.3.4	<i>Evaluación de biomasa herbácea por grupos funcionales</i>	84
4.3.5	<i>Evaluación de la precipitación en la zona de estudio</i>	84
4.3.6	<i>Métodos estadísticos</i>	84
4.4	RESULTADOS	86
4.4.1	<i>Composición florística de pasturas naturales</i>	86
4.4.1.1	<i>Abundancia, riqueza y diversidad de especies herbáceas</i>	86
4.4.1.2	<i>Similitud en la cobertura de especies herbáceas en sitios de muestreo</i>	89
4.4.1.3	<i>Relación entre especies herbáceas, hábitat de especies de árboles, sombra arbórea y condiciones de lluvia y de sequía</i>	90
4.4.1.4	<i>Relación entre la composición florística y composición química del suelo</i>	91
4.4.1.5	<i>Distribución de suelo descubierto y composición florística por grupos funcionales</i>	92
4.4.2	<i>Productividad primaria neta aérea (PPNA) de pasturas naturales asociadas a árboles dispersos de roble, carao y guácimo</i>	94
4.4.2.1	<i>Relación entre PPNA de la pastura y precipitación</i>	96
4.4.2.2	<i>Relación entre PPNA de la pastura y densidad de copa del árbol</i>	97
4.4.3	<i>Biomasa herbácea de <i>Blechum pyramidatum</i> y por grupos funcionales</i>	98
4.4.4	<i>Importancia de frutos arbóreos: Relación entre producción de frutos y PPNA en árboles de guácimo</i>	101
4.5	DISCUSIÓN.....	102
4.5.1	<i>Abundancia, riqueza y diversidad de especies herbáceas en la pastura</i>	102

4.5.2	<i>Similitud en la cobertura de especies herbáceas de la pastura.....</i>	103
4.5.3	<i>Relación entre las especies más abundantes en la pastura con la sombra arbórea, el régimen de lluvias y los elementos químicos del suelo.....</i>	104
4.5.4	<i>Valor forrajero de especies más abundantes en pasturas naturales asociadas a árboles de roble, guácimo y carao</i>	106
4.5.5	<i>Variación temporal de la PPNA de pasturas naturales</i>	107
4.5.6	<i>Efecto de la presencia arbórea sobre la PPNA de pasturas naturales</i>	110
4.5.7	<i>Composición florística y biomasa herbácea por grupos funcionales.....</i>	112
4.5.8	<i>Importancia de frutos arbóreos en la ganadería: relación entre producción de frutos y PPNA de la pastura en árboles de guácimo</i>	114
4.6	CONCLUSIONES.....	116
4.7	RECOMENDACIONES GENERALES	117
4.8	OBSERVACIONES METODOLÓGICAS	118
4.9	BIBLIOGRAFÍA.....	119
	ANEXOS	124

RESUMEN

Entre abril y julio de 2009 se evaluó el efecto de árboles de carao (*Cassia grandis*), roble (*Tabebuia rosea*) y guácimo (*Guazuma ulmifolia*) sobre la productividad primaria neta aérea (PPNA) y composición florística de pasturas naturales en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua y la relación existente de estas variables con la humedad del suelo, precipitación, composición química del suelo y densidad de copa de las especies arbóreas. Como resultados se encontró que la especie más común en los pastizales fue *Paspalum notatum*; la riqueza y diversidad de especies herbáceas fue mayor en los meses lluviosos (mayo, junio, julio) con respecto a abril (mes seco) y bajo los árboles (independientemente de la especie arbórea) que en la pastura abierta. Bajo árboles de carao la cobertura de especies herbáceas varió significativamente frente a árboles de roble, guácimo y en la pastura abierta. La variabilidad en la PPNA de las pasturas evaluadas fue explicada en un 26% por la precipitación presentada en estos meses. Se registró una disminución en la PPNA del 15.8% bajo los árboles con respecto a la pastura abierta.

El promedio de la PPNA de la pastura durante abril a julio indicó una reducción de 31.8% bajo árboles de carao, 12.5% bajo árboles de guácimo y 4.9% bajo árboles de roble, con respecto a la pastura abierta. No hubo un efecto significativo de la presencia de árboles de roble, guácimo y carao con respecto a la pastura abierta en cuanto a las variables químicas y humedad del suelo (0-5 cm). Los niveles de densidad de copa de las 3 especies arbóreas variaron significativamente durante el periodo evaluado (marzo-julio) donde el carao registró porcentajes más altos (57.3%) con respecto a guácimo (35.4%) y roble (33.9%). Por consiguiente, se considera que la reducción de luz ejercida por la presencia arbórea pudo ser el factor que más influyó en la disminución de la PPNA bajo el árbol con respecto a la pastura abierta. También se encontró que las gramíneas dominan los pastizales evaluados (70.9% de cobertura) frente a leguminosas y especies hoja ancha no leguminosas, lo cual está relacionado con su condición de especies C₄ que las hace más eficientes bajo condiciones de alta temperatura y de sequía, así como por la persistencia al pastoreo de *Paspalum notatum* y *Paspalum conjugatum*, especies más abundantes en las pasturas evaluadas.

Palabras clave: productividad primaria neta (PPNA), pastura, sistemas silvopastoriles, riqueza de especies, diversidad de especies, densidad de copa

SUMMARY

During April to July 2009, I assessed the effect of three trees species, carao (*Cassia grandis*), roble (*Tabebuia rosea*) and guácimo (*Guazuma ulmifolia*) on aboveground net primary productivity (ANPP) and floristic composition of the natural pastureland in silvopastoral systems occurring in the areas of Muy Muy and Matiguás, Nicaragua. I explored the relationship of these variables with the soil humidity, precipitation, soil chemical composition and the density of the tree crown. The most abundant grassland species was *Paspalum notatum*. Richness and diversity of grassland species grasses were greater in the rainy months (May, June, July) than in April (dry month). Also species richness under the tree (regardless of the species) was higher than in the open grassland. The cover of grass species was significantly lower under carao trees than under trees of roble and guácimo trees, and in the open grassland.

The monthly differences in grassland ANPP reflected differences in rainfall, with an amount of variance explained of 26%. Differences in rainfall and ANPP were also associated with the sites where the different tree species occurred. Generally, ANPP below trees, regardless of the species, was lower (ca 15%) than in the open grasslands. Trees decreased ANPP. On average, there was a reduction of grassland ANPP during April to July under carao (31.8%), guácimo (12.5%) and roble (4.9%), compared to the open grassland. There were no significant differences in soil chemical properties and humidity under the trees and in the open grassland. Therefore, it was considered that the reduction of light exerted by the trees was the factor that mostly influenced the decrease in ANPP under tree compared with the open grassland. The crown density changed significantly along the season (March-July) in the three tree species. Carao was the species with highest percentage crown density (57.3%), followed by guácimo (35.4%) and roble (33.9%). I also found that grasses are the dominant growth form of the grasslands (70.9% of cover) with lower cover of leguminous species and other forbs. The predominance of grasses is likely related to their C₄ metabolism, which confers an advantage under conditions of high temperature and low water availability. In addition, *Paspalum notatum* and *Paspalum conjugatum*, the most common species in the studies grasslands, can successfully cope with relatively high grazing pressure due to their prostrate growth form.

Key words: aboveground net primary productivity (ANPP), grassland, silvopastoral system, species richness, species diversity, crown density

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Cobertura arbórea de potreros seleccionados en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua (dap > 20 cm).....	57
Cuadro 2. Características dasométricas de árboles de carao (<i>Cassia grandis</i>), guácimo (<i>Guazuma ulmifolia</i>) y roble (<i>Tabebuia rosea</i>) seleccionados para este estudio en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua	58
Cuadro 3. Humedad del suelo (%) (\pm DE) de 0-5 cm de profundidad por posición de muestreo (BA: Bajo el árbol, PA: pastura abierta).....	61
Cuadro 4. Valor p para las variables químicas del suelo asociadas a árboles aislados de carao, guácimo y roble en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua	63
Diferencias significativas ($p < 0.05$).....	63
Cuadro 5. Composición química del suelo (\pm DE) en pasturas naturales por posición de muestreo (BA: Bajo el árbol, PA: Pastura abierta).....	64
Cuadro 6. Especies herbáceas presentes en las pasturas evaluadas, reportadas como consumidas por bovinos en Muy Muy, Nicaragua (Velázquez 2005).....	88
Cuadro 7. Riqueza y diversidad de pasturas naturales (\pm DE). Letras distintas en la misma columna (por cada factor) indican diferencias significativas ($p < 0.05$)	88
Cuadro 8. Matriz de índices de similitud de Bray curtis basados sobre la cobertura de especies de la pastura por posición de muestreo (BA: bajo árbol y PA: pastura abierta).....	90
Cuadro 9. Valor p para grupos funcionales de la pastura y suelo desnudo en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua	93
Cuadro 10. Niveles de suelo desnudo y cobertura de grupos funcionales (%) (\pm DE) en pasturas naturales por posición de muestreo (BA: bajo el árbol, PA: pastura abierta).....	94
Cuadro 11. PPNA ($\text{gMs/m}^2/\text{día}$) (\pm DE) por posición de muestreo (BA: bajo árbol, PA: pastura abierta).....	96
Cuadro 12. Niveles de precipitación (mm) en sitios de muestreo en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua (2009)	96
Cuadro 13. Biomasa herbácea (gMs/m^2) en pasturas naturales con un intervalo entre cortes de 30 días	99
Cuadro 14. Relación entre PPNA de la pastura (2009) y producción de frutos (2006) en árboles de guácimo	102
Cuadro 15. Rasgos funcionales de 10 especies con mayor abundancia en pasturas naturales en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua	107

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Factores determinantes de la composición y productividad de pasturas en sistemas silvopastoriles	25
Figura 2. Localización de área de estudio y potreros muestreados en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua	49
Figura 3. Criterios para la selección de áreas de muestreo y de árboles.....	52
Figura 4. Comportamiento de la densidad de la copa de árboles aislados de carao, roble y guácimo de marzo a julio de 2009 en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua ($p < 0.05$)	59
Figura 5. Evolución mensual de la densidad de copa y cobertura de follaje en tres especies de árboles en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua (2009)	60
Figura 6. Humedad del suelo (0-5 cm) en los hábitats asociados a árboles de roble, guácimo y carao en abril, junio y julio de 2009 ($p < 0.05$)	61
Figura 7. Método para evaluación de composición florística y suelo desnudo de pasturas naturales asociadas a árboles de roble, guácimo o carao	80
Figura 8. Parcela para el muestreo de biomasa y composición florística de pasturas bajo árboles de roble, guácimo y carao	83
Figura 9. Distribución de especies según su consumo por bovinos en pasturas naturales asociadas a árboles de guácimo, roble y carao, en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua	87
Figura 10. Dendrograma de similaridad de la cobertura de especies de la pastura en los diferentes tratamientos (BA: bajo árbol y PA: pastura abierta).....	89
Figura 11. Biplot por correspondencia múltiple para la relación entre especies más frecuentes en la pastura con la sombra arbórea y un periodo lluvioso (mayo, junio, julio) y seco (abril) en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua	91
Figura 12. Biplot construido mediante análisis de componentes principales con las especies más abundantes de la pastura y composición química del suelo, bajo los tres tipos de árboles.....	92
Figura 13. Cobertura de los componentes de la vegetación herbácea y de suelo desnudo en pasturas naturales en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua.....	93
Figura 14. % de la proporción de gramíneas herbáceas en hábitats asociados a árboles de carao, guácimo y roble en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua ($p < 0.05$).....	94
Figura 15. Comportamiento de la PPNA de pasturas naturales en hábitats de carao, roble o guácimo durante abril-julio de 2009 en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua ($p < 0.05$).....	95
Figura 16. Relación entre PPNA de pasturas naturales y precipitación (mm).....	97
Figura 17. PPNA de biomasa verde y seca en pie ($\text{gMs/m}^2/\text{día}$) en pasturas naturales de Muy Muy y Matiguás, Nicaragua.....	97
Figura 18. Comportamiento mensual de la PPNA de pasturas bajo el árbol (a) y densidad de copa (b) en árboles de carao, guácimo y roble (2009).....	98
Figura 19. Distribución de la biomasa herbácea en pasturas naturales asociadas a árboles de roble, carao y guácimo en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua.....	99
Figura 20. Distribución de la biomasa herbácea ($\text{gMs/m}^2/\text{mes}$) bajo el árbol y en la pastura abierta. a) Carao, b) Guácimo, c) Roble	100
Figura 21. Producción mensual de frutos de guácimo año 2006, en Muy Muy, Nicaragua..	101
Figura 22. Encharcamiento de pasturas naturales durante el comienzo de la época lluviosa en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua	110

1 INTRODUCCIÓN GENERAL

Los árboles son en un elemento altamente representativo de los paisajes ganaderos en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua. En estos paisajes el componente arbóreo ofrece una gran variabilidad en cuanto a niveles de cobertura, arreglos espaciales, diversidad y abundancia de especies. Asimismo, las pasturas naturales dominan el componente herbáceo de dichos sistemas, siendo un recurso forrajero importante para el ganado. No obstante, la baja producción y poca disponibilidad de forraje, especialmente durante la época seca es uno de los factores limitantes de la producción animal basada en estos pastizales (Binder 1997). A esto se suma que las predicciones sobre el cambio climático indican para América Central largos periodos de sequía y disminución en los niveles de precipitación (IPCC 2007), lo cual es de esperar que genere impactos en la producción ganadera a través de los efectos en la producción de forraje y en el nivel de confort que toleran los animales. En relación a esto, los sistemas silvopastoriles desempeñarán un papel importante en las dos dimensiones clave del cambio climático: la mitigación de las emisiones de los gases de efecto invernadero a través del secuestro y almacenamiento de carbono y la adaptación a los cambios en las condiciones del medio ambiente (Kandji et ál. 2006, Garrity 2004).

Los árboles en los sistemas ganaderos también cumplen otras funciones importantes como fuentes de follaje y frutos para el ganado especialmente en la época seca, además de proveer otros bienes y servicios al productor (Zamora et ál. 2001). Sin embargo, los árboles y arbustos tradicionalmente han sido vistos negativamente en los sistemas ganaderos, porque se presume que éstos reducen la producción de herbáceas y porque su presencia aumenta la dificultad en la manipulación del ganado (Archer y Smeins 1991); es por ello que existe una tendencia hacia la reducción de la riqueza, abundancia y diversidad de especies arbóreas siendo el manejo que realizan los productores en los potreros activos una de las razones principales de esta reducción (Villanueva et ál. 2007). No obstante, hay poca documentación de cómo la presencia, estructura y características de las especies arbóreas dispersas en potreros se relacionan con la composición y productividad de la pastura. Por lo tanto, es necesario estudiar el componente arbóreo en los potreros bajo pastoreo para definir estrategias que conduzcan a mantener o incrementar los niveles de cobertura arbórea, buscando un balance

entre la productividad forrajera y otros beneficios provistos por los árboles (Villanueva et ál. 2007).

En los pastizales naturales, con una composición de especies arbóreas diversas con múltiples funciones, son pocos los estudios sobre los efectos del árbol sobre la productividad primaria neta aérea y composición de especies herbáceas, entre los que se destaca el realizado por Gamboa (2009) en Muy Muy Nicaragua; Algunos de estos estudios han estudiado pasturas mejoradas o con dominancia de especies introducidas (Lemus 2008, Esquivel 2007, Andrade 2007, Casasola 2000, Bolívar 1998, Zelada 1996) y utilizan la biomasa verde en pie como un sustituto de la productividad primaria neta aérea (PPNA).

Este estudio pretendió evaluar el papel que ejercen tres de las especies arbóreas más abundantes en Muy Muy y Matiguás: carao (*Cassia grandis*), roble (*Tabebuia rosea*) y guácimo (*Guazuma ulmifolia*) sobre la productividad primaria neta aérea y composición florística de pasturas naturales; partiendo del supuesto de que la especie arbórea y sus características estructurales condicionan la cantidad de recursos (agua, nutrientes, luz) disponibles para el estrato herbáceo y por lo tanto, influyen en la composición, productividad y nivel de cobertura del suelo. El trabajo de investigación se enmarcó dentro del proyecto SILPAS “Árboles como los conductores de la función de los sistemas silvopastoriles en el Neotropico” ejecutado por Instituto Noruego de Investigación para la Naturaleza (NINA), Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), Centro Tecnológico Forestal de Cataluña (CTFC), el Hedmark University College (HiHdm) y the Norwegian University of Life Sciences (UMB).

1.1 Objetivos del estudio

1.1.1 Objetivo general

- Evaluar el efecto de árboles aislados de guácimo (*Guazuma ulmifolia*), carao (*Cassia grandis*) o roble (*Tabebuia rosea*) sobre la productividad primaria neta aérea (PPNA) y composición florística de pasturas naturales dedicadas a la producción ganadera en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua.

1.1.2 Objetivos específicos

- Comparar la composición florística y la PPNA de una pastura seminatural a pastura abierta y bajo árboles aislados de guácimo, carao o roble.
- Estudiar la relación entre la variación temporal de las lluvias, la humedad del suelo y la densidad de copa de las especies arbóreas, con la composición florística y la PPNA de una pastura seminatural.
- Evaluar la composición florística y productividad de biomasa herbácea por grupos funcionales (gramíneas, leguminosas, ciperáceas y hoja ancha no leguminosa) bajo árboles aislados de guácimo, carao o roble y en la pastura a abierta.

1.2 Hipótesis del estudio

- La PPNA y la composición florística de la pastura difieren en lo abierto y debajo de árboles de guácimo, carao o roble.
- La proporción de gramíneas herbáceas es mayor en la pastura abierta que bajo árboles de roble, guácimo o carao, debido a que estas especies son de metabolismo C_4 y tienen óptimo fotosintético a radiaciones altas.
- La proporción de leguminosas herbáceas es mayor bajo los árboles ya que estas especies por ser de metabolismo C_3 pueden tolerar niveles de radiación baja y pueden ser más sensibles a la desecación.
- La PPNA de la pastura aumenta con la cantidad de lluvia y disminuye a medida que aumenta la densidad de copa del árbol.

2 MARCO CONCEPTUAL

2.1 La ganadería en Nicaragua

En Nicaragua existen zonas caracterizadas por: 1) épocas secas prolongadas (4 a 8 meses), durante las cuales la oferta de forrajes es deficitaria; y 2) por el predominio de explotaciones ganaderas de pequeños propietarios en sistemas doble propósito (producción de leche y carne) (Fujisaka et ál. 2005). En términos de la extensión de la agricultura, Nicaragua tiene aproximadamente el 71% (3 millones de ha) en pasturas permanentes; el área restante se asigna a cultivos anuales (21%) y cultivos permanentes (8%) (Pérez et ál. 2006). Por consiguiente, la ganadería es la actividad más importante en función del uso de tierra y la contribución general a la economía del sector agropecuario. Sólo el 14% del área en pasturas se encuentra con gramíneas mejoradas mientras que un 86% del área esta con pasturas nativas o naturalizadas de muy baja productividad y calidad, lo que se refleja en una carga animal baja de 1.3 unidades animales/ha en promedio (Pérez et ál. 2006).

En Matiguás los pastos son el 70% del área total del paisaje agrícola, mientras que los bosques únicamente cubren el 10% (Useche 2006). El agropaisaje de Matiguás está muy alterado y dominado por pasturas y parches de bosques secundarios, ribereños, charrales y cercas vivas. Los potreros de baja cobertura arbórea (1-5%) son el uso de suelo más predominante, representando el 50% del área total, en comparación con los potreros de alta cobertura arbórea (16-25%) que representan solamente el 21% (Vílchez 2009). En Muy Muy y Matiguás entre las especies con abundante regeneración natural y por tanto con una mayor probabilidad de mantener sus poblaciones, figuran el roble, guácimo, genízaro, guanacaste y carao (Ramírez 2007, Sánchez 2005, Esquivel 2005). En Muy Muy los pastos ocupan cerca del 80% del suelo en fincas ganaderas. Las pasturas, que contribuyen con el 85% del aporte de materia seca en la alimentación del ganado se encuentran en un alto estado de degradación de su potencial productivo, por la reducción de las especies deseables en la composición botánica (CATIE-NORAD 2002). La degradación de pasturas se debe a una compleja combinación de precursores agroecológicos y de manejo ganadero como el sobrepastoreo debido al déficit de alimento para el ganado, la recurrencia de años secos, la ausencia de prácticas de corrección de deficiencias nutricionales como de fósforo y nitrógeno y la irregularidad en el control de malezas (CATIE-NORAD 2002).

2.2 Importancia de las pasturas

Los pastizales se encuentran entre los ecosistemas más importantes en el mundo y contribuyen a los medios de subsistencia de más de 800 millones de personas. Son una fuente de bienes y servicios como alimentos y forraje, energía, hábitat de la fauna silvestre, almacenamiento de agua y protección de las cuencas hidrográficas para muchos de los grandes sistemas fluviales. Los pastizales son importantes para la conservación *in situ* de los recursos genéticos. De un total de 10.000 especies sólo de 100 a 150 especies forrajeras se han cultivado pero muchas más tienen potencial para la agricultura sostenible (Panunzi 2008). Los pastos contribuyen a la formación y conservación de los suelos fértiles ya que con un buen manejo, pueden cubrir el suelo y contribuir para retenerlo. Sus raíces relativamente poco profundas incorporan materia orgánica en las capas superficiales del suelo, mejoran las condiciones físicas en estos estratos (Osechas 2006) y pueden reducir la erosión si estas propiedades están acompañadas por una buena cobertura del suelo. Cuando un pastizal es manejado para pastoreo es necesario reconocer e identificar algunas "especies clave", en base a las cuales se va a concentrar el manejo y pueden utilizarse como indicadores de la condición del pastizal para su monitoreo. Se consideran especies claves, aquellas que tienen buena preferencia animal, alta capacidad de producción de forraje, buena calidad y son perennes. Son las que se pretende que proliferen con el manejo adecuado (De León 2003).

Las pasturas se consideran naturales al referirse a la vegetación que se establece en forma espontánea y en donde predominan especies nativas que presentan adaptación a las condiciones del medio en que se desarrollan. Sin embargo, en las zonas tropicales húmedas y subhúmedas, las especies de pastos nativas pueden ser de inferior calidad nutricional con respecto a pasturas mejoradas (CIAT 2006) pero en muchos casos éstas resultan la fuente más económica de nutrientes para el ganado. Las pasturas naturalizadas están dominadas por especies que han sido introducidas, que se regeneran y mantienen poblaciones viables en forma natural a lo largo del tiempo. Finalmente, las pasturas mejoradas están dominadas por especies mantenidas por la intervención del hombre, que son el resultado de procesos de selección y mejoramiento con el fin de obtener características deseables, como por ejemplo, un mayor valor nutricional.

2.3 Sistemas silvopastoriles de pastos con árboles dispersos

En áreas de bosque tropical abiertas para la producción ganadera se suelen incluir árboles en los pastos que pueden ser importantes en el mantenimiento de la productividad, y para la conservación de los recursos y la biodiversidad (Cajas y Sinclair 2001). Esta cobertura de árboles en el paisaje silvopastoril típicamente se presenta en forma de bosques ribereños, barbechos forestales, cercas vivas y árboles dispersos (Harvey et ál. 2006). En este sentido, los sistemas silvopastoriles con árboles dispersos se pueden definir como pastizales donde múltiples estratos y/o especies multi-propósito de árboles se encuentran en un arreglo no sistemático, ya sea como árboles aislados o en agrupaciones irregulares dentro de los pastos. Estos árboles generalmente surgen a partir de la regeneración natural y es menos común que sean plantados por los agricultores (Esquivel 2007). Entre los factores que influyen en la forma en que los árboles se regeneran naturalmente en los potreros y sobre las especies que resultan ser las más comunes, están: factores bióticos (movilidad de agentes dispersores, intensidad de la predación de semillas, la herbívora y la competencia con la vegetación preexistente), factores abióticos (las características del suelo, condiciones ambientales y micro-climáticas del sitio, disponibilidad de nutrientes) y los factores de manejo (tipo e intensidad del uso del suelo, el tiempo de explotación, las prácticas agronómicas) (Esquivel 2005), así como los requerimientos propios de cada especie arbórea.

En los paisajes ganaderos, los árboles dispersos son un componente importante; así lo demuestran resultados obtenidos por Velásquez (2005) en Muy Muy, Nicaragua donde en zonas altitudinales intermedias, la cobertura está representada por árboles en cercas vivas (15%) y el 85% restante por árboles dispersos, mientras que en las vegas de los ríos las cercas vivas sólo representaban el 5% y los árboles dispersos el 95% de la cobertura arbórea. Los árboles dispersos pueden encontrarse aislados o en grupos dentro del paisaje silvopastoril. En este sentido, en un estudio de árboles dispersos en fincas ganaderas del Pacífico Central de Costa Rica, el 35% de los árboles se encuentran aislados y el 65% se encuentran formando pequeños grupos que conectan sus copas (Villanueva et ál. 2007).

En general, los agricultores usan bajas densidades de árboles, a menudo utilizando sólo árboles aislados en pastos, para reducir la competencia con gramíneas (Andrade 2007).

Referente a esto, el efecto de sombra parece ser el factor que más influye en sus decisiones por conservar estos árboles dentro de las pasturas (Joya et ál. 2004, Cajas y Sinclair 2001, Harvey et ál. 1999). El mantenimiento de árboles en los potreros por parte de los productores depende también de factores como: la rusticidad de los árboles ante el manejo de las pasturas, la capacidad de producción y dispersión de semillas, el potencial para la obtención de productos maderables, postes, sombra, forraje y frutos para el ganado (principalmente en la época seca), la producción de frutos para alimentación humana y el uso medicinal (Villanueva et ál. 2007, López et ál. 2007, Zamora et ál. 2001). Los productores retienen árboles maderables en los potreros, debido a su valor económico. Un estudio realizado en 54 fincas en Colombia reveló que la mayoría de los árboles en las explotaciones agrícolas se utilizan principalmente para madera o forraje, mientras que el 83% de los agricultores afirmó que durante los períodos de escasez de pasto dependen en gran medida de árboles forrajeros, especialmente de los que producen vainas como el genízaro (*Albizia saman*) y el carao (*Cassia grandis*) u otros tipos de fruto como guácimo (*Guazuma ulmifolia*) y el totumo (*Crescentia cujete*) (Cajas y Sinclair 2001).

2.4 Papel de los sistemas silvopastoriles frente a los impactos del cambio climático

Según los escenarios actuales sobre los cambios climáticos para la región, se predice que en el futuro las precipitaciones anuales van a disminuir en Centro América (IPCC 2007). También se predice un aumento de la intensidad de la lluvia en algunas regiones (Barker y Caradus 2001), así como también una mayor ocurrencia de períodos secos durante la temporada de lluvias en muchas regiones semiáridas (Kandji et ál. 2006), con la expectativa de una mayor variabilidad en la humedad del suelo (Barker y Caradus 2001). Como consecuencia del cambio climático se podrían generar pérdidas graduales de especies cuando las condiciones abióticas comiencen a superar los límites de tolerancia de dichas especies (Loreau et ál. 2001). Por consiguiente, la adaptación de las especies forrajeras a la sequía es una cuestión de suma importancia en el futuro (Barker y Caradus 2001).

En este sentido, el cambio climático es un fenómeno que impone desafíos económicos, sociales y ecológicos para la comunidad mundial y en particular para los pequeños

agricultores (Ajayi et ál. 2008) pues los efectos más serios llegarán a la población rural pobre en los países en desarrollo, que son los más vulnerables debido a su dependencia de los recursos naturales para su subsistencia y por lo tanto la menor capacidad de adaptación (Kandji et ál. 2006). Los agricultores tendrán que adaptarse a más sequías extremas y a las inundaciones, así como a la elevación en las temperaturas, que se prevé se produzcan en las próximas décadas (Garrity 2004). En este contexto, las prácticas de uso sostenible de la tierra ofrecen oportunidades para que los pequeños agricultores se adapten al cambio climático y los riesgos relacionados con él (Ajayi et ál. 2008).

Los sistemas silvopastoriles pueden contribuir a la adaptación de la ganadería frente al cambio climático ya que los árboles en los potreros ayudan a mantener un clima fresco y evitan que los animales tengan estrés calórico y bajen su productividad (Joya et ál. 2004, Sharrow et ál. 2000). Además de reducir la temperatura por el sombreado, los árboles pueden contribuir al aumento del contenido de nutrientes en el suelo al incorporar biomasa arbórea, pueden reducir la erosión, mantener la humedad en el suelo y también brindan beneficios económicos, ya que se obtienen productos adicionales en la finca (forraje, fruto, leña y madera) (Swallow y Van Noordwijk 2009, Joya et ál. 2004, Seth 2004); Todos estos mecanismos tienen el potencial de mejorar la capacidad de adaptación de los productores frente al cambio climático.

Tan importante como la adaptación son las prácticas que contribuyan a mitigar o disminuir los efectos del cambio climático. En este sentido, una de las mayores oportunidades de la agricultura para contribuir a la mitigación es a través de reducción de la presión sobre los recursos forestales (Swallow y Van Noordwijk 2009). Además, la agroforestería puede desempeñar un papel importante en las dos dimensiones clave del cambio climático: la mitigación de las emisiones de los gases de efecto invernadero a través del secuestro y almacenamiento de carbono y la adaptación a los cambios en las condiciones del medio ambiente (Kandji et ál. 2006, Garrity 2004).

Además, frenar la degradación de la tierra es una necesidad inminente. En este sentido, la agroforestería puede ser una práctica pertinente ya que el éxito y buen manejo de árboles en

las fincas proporciona beneficios tales como el control de la erosión de cuencas hidrográficas (Kandji et ál. 2006).

2.5 Interacciones en sistemas silvopastoriles

Al hablar de interacciones en sistemas silvopastoriles es importante considerar todos los componentes del sistema; árboles, estrato herbáceo, herbívoros, suelo, factores ambientales y el hombre como agente que a través de sus actividades condiciona las relaciones y las respuestas que se presentan en el sistema. En este sentido, cuando las especies leñosas perennes y las especies herbáceas comparten el mismo terreno, pueden presentarse entre ellas relaciones de competencia y de facilitación (Pezo et ál. 1999). La magnitud de las interacciones entre leñosas y la pasturas, así como entre individuos dentro de cada una de estas categorías, es función de: la disponibilidad de factores de crecimiento (luz, agua, nutrientes) en el medio; de los requerimientos específicos y de las características morfológicas y funcionales de los componentes; la densidad arbórea y su arreglo espacial; y el manejo al que están sometidos (Pezo et ál. 1999). De particular relevancia para la comprensión y manejo de los nutrientes y el ciclo del agua en sistemas agroforestales son tres tipos de interacciones: la competencia, la complementariedad y la facilitación (Ong y Huxley 1996).

2.5.1 Complementariedad

La complementariedad entre dos especies se da cuando el uso de un recurso por una especie no es a expensas de la utilización de este recurso por la otra especie (Schroth et ál. 2003). Sin embargo, la oportunidad para la complementariedad entre las especies está restringida por el hecho de que todas las plantas compiten por los mismos, y generalmente limitados recursos (luz, CO₂, agua, nutrientes) (Ong y Huxley 1996). Por lo tanto, es necesario explorar las sinergias en la asociación árbol-pasto a través de la evaluación de diferentes especies de plantas en virtud de un determinado suelo y condiciones climáticas (Vishwanatham et ál. 1999). Un ejemplo de complementariedad es la reducción de las pérdidas de nutrientes del sistema a través de la captura de nutrientes por los árboles en el subsuelo (Schroth et ál. 2003). Por lo tanto, la inclusión de especies arbóreas con raíces profundas asociadas a gramíneas que carecen de tejidos leñosos y no pueden desarrollar raíces

pivotantes (Oliva et ál. 2001) es una relación de complementariedad que contribuye a un uso más eficiente de los recursos dentro del sistema.

2.5.2 Competencia

La competencia implica una tendencia a utilizar los mismos recursos como la luz, el agua, nutrientes (Schroth et ál. 2003, Lemaire 2001, Pezo et ál. 1999, Callaway y Walker 1997, Ranganathan y De Wit 1996). Adicionalmente, cuando los recursos se van agotando y no son inmediatamente renovados al mismo ritmo que su utilización, la competencia aumenta entre las plantas. Por lo tanto, la intensidad de los efectos competitivos está determinada por la capacidad de una sola planta para capturar un recurso más rápido y/o de manera más eficiente que otro (Lemaire 2001, Basurto y Hadley 2006). Sin embargo, condiciones físicas extremas (frío, calor, salinidad) pueden restringir la capacidad de las plantas a adquirir estos recursos (Callaway y Walker 1997). En el caso de las herbáceas la competencia entre plantas está influida por factores como la precipitación, la temperatura, elevación, dirección de la pendiente, el drenaje y la textura de la tierra (Hoveland 1995). El resultado de la competencia es, en general, una reducción en el crecimiento o la muerte de las plantas cuando la competencia es muy alta (Ranganathan y De Wit 1996, Schroth et ál. 2003, Lemaire 2001).

Adicionalmente, la competencia por los recursos minerales del suelo entre dos plantas depende de sus capacidades específicas para capturar estos recursos (la arquitectura y las propiedades de absorción de los tejidos de la raíz (Lemaire 2001). Referente a la luz, la competencia por este recurso es la principal limitación cuando el agua y los nutrientes están libremente disponibles. Sin embargo, en muchos sistemas tropicales el agua (por ejemplo, las regiones semiáridas) o la disponibilidad de nutrientes (por ejemplo suelos ácidos, lixiviados o degradados), son los principales factores limitantes (Ong y Huxley 1996). Finalmente, es importante mencionar que la competencia intraespecífica (individuos de la misma especie) tiende a ser más intensa que la competencia interespecífica (diferentes especies) porque los individuos de la misma especie tienen exactamente las mismas necesidades de recursos y modelos de absorción (Schroth et ál. 2003, Lemaire 2001).

2.5.3 *Facilitación*

La facilitación ocurre cuando un organismo altera el ambiente de tal forma que lo hace favorable para un segundo organismo (Basurto y Hadley 2006). Por ejemplo, la fijación y la posterior transferencia de nitrógeno en la hojarasca y el efecto de protección contra el viento que pueden ejercer los árboles, son ejemplos de relaciones de facilitación con las especies herbáceas (Pezo et ál. 1999). Asimismo, la sombra que generan las especies arbóreas para el ganado, sobre todo en época seca, o el aporte de nutrientes en heces y orina del ganado al estrato herbáceo y arbóreo, son ejemplos de facilitación en sistemas silvopastoriles. En sistemas naturales, se ha visto que los árboles o arbustos pueden llegar a tener un efecto neto facilitador sobre los pastos bajo determinadas circunstancias, especialmente en ambientes con algún tipo de estrés (por ejemplo, en sitios áridos o en años secos) (Fernández 2003). Los árboles pueden tener un efecto neto beneficioso en el sistema por el mejoramiento de las condiciones microclimáticas, la conservación del suelo o la fijación biológica del nitrógeno (Schroth et ál. 2003).

2.6 Composición florística y diversidad de pasturas

La composición florística es la proporción en que las especies están presentes en la pastura en un momento determinado (Mendoza y Lascano 2004). La contribución de una especie a la composición florística de una comunidad puede ser estimado en términos de frecuencia, cobertura o proporción de peso en seco ('t Mannetje 1978). Los cambios en la composición de las especies herbáceas influyen posteriormente en la producción ganadera y en las estrategias de manejo que afectan la cantidad, calidad y estacionalidad de la producción vegetal. En consecuencia, el diseño y la evaluación de las estrategias de manejo de los pastos deben basarse en parte en el estudio de la morfología y la función fisiológica de las especies vegetales dominantes, para de esta manera conservar los recursos de los pastizales y mantener la estabilidad de la producción (Briske 1991). Al mismo tiempo, se debe tener en cuenta la presencia de especies clave para el manejo forrajero: en este contexto, las que predominan en el pastizal analizado y con valor forrajero. De alguna manera, el manejo del pastoreo deberá tender a preservar esas especies (Beguet 2002).

Con respecto a la composición florística de los pastizales es importante estudiar el concepto de diversidad. En este sentido, se menciona que la diversidad biológica proporciona un "seguro" o un buffer, en contra de las fluctuaciones del medio ambiente, debido a que cada especie puede responder de manera diferente a estas fluctuaciones (Loreau 2001, Deregibus et ál. 2001). Es importante considerar la escala temporal además de la espacial en cualquier discusión sobre diversidad biológica ya que las interacciones bióticas, los procesos vitales y la disponibilidad de recursos pueden ocurrir en escalas de tiempo cortas (de segundos a días) así como escalas de tiempo largas, comprendiendo estaciones, años y décadas (Basurto y Hadley 2006). La variación en la diversidad es a menudo relacionada con la productividad del sistema donde la diversidad de especies de una comunidad de plantas pueden garantizar una mayor regularidad de la producción a lo largo del año y una mayor flexibilidad de uso de los pastos frente a un sistema mono específico (Duru y Hubert 2001).

Para administrar en forma sustentable la diversidad biológica, es importante entender los factores que influyen en la habilidad de los organismos para coexistir dentro de un área determinada (Abbott 2006); algunos de estos son las características de las especies, las interacciones bióticas, la disponibilidad de recursos, la heterogeneidad ambiental y la perturbación (Basurto y Hadley 2006). La mejor manera de conservar la biodiversidad es a través del conocimiento de los efectos de las diferentes técnicas del manejo de la tierra sobre el número de especies y la abundancia relativa de los diferentes tipos ecológicos de las especies presentes (Duru et ál. 2001).

2.7 Productividad primaria neta aérea (PPNA)

La PPNA se refiere a la tasa de acumulación de biomasa aérea por parte de la vegetación y se expresa en unidades de materia seca, carbono o energía por unidad de área y de tiempo (generalmente Kg/ha/año) (Altesor 2005). La PPNA se refiere a la cantidad almacenada en una planta como un excedente después de satisfacer sus necesidades respiratorias y es por ello potencialmente disponible para los heterótrofos (Odum y Sarmiento 1998). Dado que los factores ambientales que controlan la productividad primaria (disponibilidad de agua, temperatura, duración de la estación de crecimiento, radiación total, disponibilidad de nutrientes en el suelo) varían entre ambientes, la productividad primaria

mostrará variaciones espaciales y temporales que reflejan la distribución de esos factores (Paruelo y Batista 2004).

La PPNA de los pastizales determina aspectos importantes del manejo ganadero y está controlada por variables climáticas (Arias 2006). El máximo alcanzable de biomasa para cada una de las especies depende principalmente de la disponibilidad de luz, agua y nutrientes. Para aumentar la productividad, la vegetación debe capturar más de estos recursos o utilizarlos de manera más eficiente (Ong y Huxley 1996, Bisrat et ál. 2004). El agua es uno de los factores más limitante para la productividad en sistemas terrestres sub-húmedos a áridos (Huxman et ál. 2004, Maraschin 2001). Esta respuesta puede ser modificada por la composición de la vegetación de acuerdo al grado de tolerancia de las distintas especies a la intensidad y la duración del déficit hídrico (Barker y Caradus 2001).

2.8 Factores determinantes en la composición florística y productividad de pasturas en sistemas silvopastoriles

En los sistemas silvopastoriles la composición florística y la productividad de la pastura son influidas por factores como: la disponibilidad de recursos (agua, luz y nutrientes); los tipos de caminos fotosintéticos de las plantas (C_3 o C_4) que condicionan la capacidad que la planta para acceder a esos recursos y adaptarse a diferentes ambientes; los disturbios; la herbivoría y el componente arbóreo que influye en el comportamiento animal y modifica la disponibilidad de recursos para el estrato herbáceo (Figura 1).



Figura 1. Factores determinantes de la composición y productividad de pasturas en sistemas silvopastoriles

2.8.1 Disponibilidad de recursos

La luz, los nutrientes, el agua, el dióxido de carbono y el espacio, son recursos que necesitan todas las plantas para su persistencia, pero los requerimientos varían según las especies; la heterogeneidad ambiental determina las diferencias en disponibilidad espacial y temporal de dichos recursos (Basurto y Hadley 2006). En cuanto a la radiación solar que llega a la superficie de la tierra, ésta se divide en tres tipos de acuerdo con su nivel de energía: radiación ultravioleta (280-400 nm), radiación visible (400-700 nm) y radiación infrarroja (700-900 nm). La radiación fotosintéticamente activa (RAFA), es el rango del espectro que usan las plantas para la fotosíntesis. La intensidad de la radiación varía en función de la hora del día y la época del año, ya que depende del ángulo de incidencia de los rayos, que a su vez depende de la altitud solar (altura del sol sobre el horizonte). También la intensidad de la radiación del sol depende de la latitud del lugar y la nubosidad presente (INE 2005, Somarriba 2004). Referente a esto, se menciona que el clima de las zonas tropicales se caracteriza por una intensa radiación solar durante todo el año por encima de la atmósfera. Sin embargo, durante la temporada de lluvias, la radiación solar puede ser muy baja debido a la densa nubosidad (Eriksen et ál. 1981). Adicionalmente, la captura de la luz depende de dos factores: la fracción de la RAFA que es interceptado por cada especie y la eficiencia de la conversión de la radiación interceptada por la fotosíntesis (Ong y Huxley 1996).

Además de la luz, las plantas requieren de agua y de nutrientes para el crecimiento los cuales se obtienen del suelo que a su vez les proporciona anclaje y estabilidad. En este sentido, el primer requisito para el desarrollo sostenible de un sistema de pastoreo es que los nutrientes minerales se conserven o se repongan (Maraschin 2001). Las características del suelo tales como la textura, profundidad, porosidad, capacidad de retención de agua, pH, capacidad de intercambio catiónico y temperatura, son determinantes importantes del flujo de agua y de nutrientes en el sistema suelo-planta y por tanto, en la distribución y abundancia de las plantas; en cuanto a la dinámica del agua en el suelo, la capacidad de retención es regularmente mayor en suelos arcillosos que en los arenosos (Basurto y Hadley 2006, Shaxson y Barber 2005). Además, la materia orgánica influye también en el nivel de agua y nutrientes de los suelos ya que facilita la infiltración y el almacenamiento del agua, mantiene las estructuras que facilitan

la circulación del agua y la producción de coloides que retienen el agua (Basurto y Hadley 2006, FAO 2002).

El agua del suelo es un vehículo para los nutrientes y es necesaria para las reacciones químicas y biológicas, en especial para aquellas que construyen la fertilidad del suelo (FAO 2002). Muchas áreas con lluvias escasas, donde es común que ocurra el estrés hídrico de los cultivos, también son deficientes en nutrientes; esta falta de nutrientes es por lo general el segundo factor limitante del suelo (Shaxson y Barber 2005). Por lo tanto, la dinámica del agua determina la productividad, la estructura de la vegetación y la posibilidad de regeneración de los pastizales naturales. Sin embargo, la productividad final de un sistema es dependiente no sólo de la lluvia que cae, sino de la capacidad de infiltración en el suelo. El escurrimiento depende de la topografía, pero aumenta si el suelo pierde cobertura vegetal, si ha sido compactado por los animales o si ha perdido horizontes superficiales arenosos, que permiten la infiltración rápida (Oliva et ál. 2001).

2.8.2 Tipo de fotosíntesis de las especies en la pastura

La composición florística y productividad de la pastura está relacionada también con la tolerancia a la sombra de las especies herbáceas. Tieszen (1983) menciona que la vía fotosintética juega un papel importante ya que en condiciones de baja radiación predominan las plantas C_3 y bajo un dosel cerrado, estas especies pueden ser más eficientes y productivas. Por el contrario, las plantas C_4 tienen niveles más altos de saturación lumínica de la fotosíntesis, por lo cual tienen mayor crecimiento en condiciones de radiación alta. Las plantas con metabolismo fotosintético C_3 presentan mejor desarrollo bajo condiciones frías, dado que la temperatura óptima para la fotosíntesis en plantas C_3 es relativamente baja (15-30 °C) (Gliessman 2002). En condiciones de altas temperaturas, las plantas C_3 cierran sus estomas en un esfuerzo para reducir la pérdida de agua de la hoja. Este proceso da lugar a concentraciones más bajas de CO_2 y aumento de las tasas de fotorrespiración (Tippie y Pagani 2007). En cuanto a las plantas C_4 , estas son típicas de las regiones tropicales, también de las zonas secas. La fotosíntesis C_4 puede ocurrir bajo condiciones de escasez de agua y temperatura elevada; la temperatura óptima para la fotosíntesis regularmente es más alta en las plantas con fotosíntesis C_4 (30- 45 °C). Por lo tanto, las plantas tipo C_4 utilizan menos agua durante períodos de alto

potencial fotosintético y en comparación con las plantas tipo C_3 presentan mayores tasas de fotosíntesis neta y de acumulación de biomasa durante condiciones calurosas y secas (Gliessman 2002).

Finalmente, es importante mencionar que la mayoría de las plantas C_4 son pastos (4.500 especies), seguido de los juncos (1.500 especies) y dicotiledóneas (1.200 especies) (Sage 2004). Las sabanas son uno de los principales biomas terrestres, donde las gramíneas son de fotosíntesis C_4 y los árboles con el tipo C_3 (Beerling y Osborne 2006). Menos del 4% de las especies de plantas utilizan la vía C_4 , pero a escala mundial anualmente representan el 20% de crecimiento de las plantas (producción primaria neta) (Osborne s.f) y representan aproximadamente el 30% de fijación de carbono terrestre mundial (Osborne y Beerling 2006). La combinación de las especies gramíneas C_4 y leguminosas C_3 puede contribuir a una mejor utilización de los recursos en un clima variable, con leve déficit hídrico durante el verano (Maraschin 2001).

2.8.3 *Disturbios*

Los ecosistemas de pastizal son dinámicos, muy adaptados a varios tipos de disturbios (Deregibus et ál. 2001). Los disturbios, el proceso ecológico que resulta en la pérdida de biomasa en las plantas (Grime 1979) varían en frecuencia, intensidad, tipo, extensión espacial y temporadas en las que ocurren. Éstos pueden originarse naturalmente o a través de las actividades humanas (Basurto y Hadley 2006). Entre los disturbios están las quemas, las inundaciones, las heladas así como el uso de herbicidas, que ha tomado importancia en los últimos años y que provoca cambios notables en la vegetación (Berretta 2001). Los disturbios estructuran a las comunidades porque cambian en forma repentina las tasas de mortalidad, afectando los tamaños y distribución de edades en las poblaciones mientras que la respuesta de las especies a diferentes tipos de disturbios es a menudo una función de procesos morfológicos, fisiológicos y reproductivos (Basurto y Hadley 2006). Por ejemplo, una corteza gruesa o los tejidos meristemáticos ocultos (yemas) pueden proteger a las plantas de ser dañadas por el fuego o por heladas severas. En este sentido, se menciona que las especies de ciclo corto son favorecidas por los disturbios frecuentes (Basurto y Hadley 2006).

2.8.4 *Herbivoría*

El pastoreo de herbívoros afecta la dinámica de los pastizales: por ejemplo, la modificación de la colonización y la extinción de especies a través de relaciones de consumo; el disturbio mecánico; la dispersión de semillas y la entrada de nutrientes a través del estiércol y orina (Begoña et ál. 2006). El manejo del pastoreo especialmente la frecuencia y la intensidad del pastoreo, tienen un efecto sobre la competencia de las plantas en la pastura y es el principal factor que determina los cambios en la composición botánica en pastizales (Hoveland 1995, Berretta 2001). El recurso pastizal puede estar en riesgo cuando la tasa de extracción de la vegetación por los herbívoros es incompatible con los recursos disponibles, generando problemas en cuanto a la sostenibilidad de los pastizales, la diversidad biológica o de la fertilidad del suelo (Duru y Hubert 2001).

La interacción entre los herbívoros y la vegetación está definida por el régimen de pastoreo (el grado de selectividad del forraje, la frecuencia y la intensidad de pastoreo) y el tipo de respuestas de las plantas (Rusch y Skarpe 2009, Basurto y Hadley 2006). Se distinguen dos tipos fundamentales de respuestas. La primera se manifiesta ante la alta disponibilidad de recursos y se caracteriza por una alta capacidad de rebrote y de crecimiento. La segunda se da en sitios pobres donde la capacidad de crecimiento es baja y presentan atributos que les confieren resistencia contra la herbivoría y el desgaste físico. Estas diferencias en respuestas tienen consecuencias sobre la productividad primaria neta y las tasas de mineralización de la materia orgánica (Rusch y Skarpe 2009).

Entonces, el productor, al manejar el régimen de pastoreo, maneja el grado de selectividad que el ganado ejerce al pastorear, la cantidad de material vegetal que permanece luego de un período de pastoreo y el tiempo que las plantas necesitan para recuperarse después del pastoreo (Rusch y Skarpe 2009). Los periodos de descanso de pastoreo favorecen la restitución del tejido fotosintético y la capacidad de las plantas de persistir en un sitio determinado (Berretta 2001). Si estos periodos entre pastoreos son más cortos que el tiempo de recuperación de las especies deseables, éstas tienden a ser remplazadas por especies poco preferidas (anuales o de ciclo corto), características de sitios muy disturbados (Rusch y Skarpe 2009). Igualmente, al manejarse los pastizales con altas cargas animales (mayores a la que son

capaces de soportar) y/o sin descanso, el pastoreo continuo hace que las especies forrajeras disminuyan su capacidad de competencia con las menos preferidas. Este proceso puede continuar hasta la pérdida de la cobertura vegetal del suelo, la erosión y disminución de la productividad (De León 2003). Por consiguiente, es prudente dar seguimiento de la capacidad de carga que indique el inicio del proceso de degradación (Maraschin 2001).

Un efecto negativo de los animales que pastorean es que puede dañar directamente la planta forrajera. Los daños pueden ocurrir por alteración de las condiciones físicas del suelo, como también debido a la presión de las pezuñas (Osechas 2006). En este sentido, se menciona que el sobrepastoreo continuo puede desencadenar una reducción en la producción primaria, la cual sería causada por la reducción o desaparición de determinados grupos funcionales deseables y por la reducción de la infiltración del agua al aumentar la porción de suelo desnudo (Deregibus et ál. 2001).

Aunque existen efectos negativos del pastoreo y sobre todo del sobrepastoreo sobre las pasturas, también se reportan efectos benéficos. En este sentido, el pastoreo produce un aumento general en el total de nitrógeno, materia orgánica y agua disponible, en comparación con las zonas abandonadas (Begoña et ál. 2006). También el pastoreo puede promover el crecimiento de algunas especies, particularmente los pastos, al eliminar material seco o viejo, aumentando la cantidad de luz que llega a las hojas nuevas lo que lleva a aumentos de la tasa fotosintética y estimula el rebrote.

2.8.5 Cobertura arbórea

La vegetación y la productividad de la vegetación del sotobosque está influida por la composición y estructura del estrato superior a través de las modificaciones en la disponibilidad de recursos (luz, agua y nutrientes del suelo) y otros efectos, como características físicas de la capa de hojarasca (Barbier et ál. 2008). En este sentido, Belsky (1994) menciona que las diferencias de productividad de los pastizales debajo de la copa de los árboles frente al pastizal abierto pueden atribuirse principalmente a tres factores: la mejora de la fertilidad y la estructura de los suelos debajo de la copa del árbol, la mejora de las relaciones de agua en las plantas bajo sombra y de la competencia entre árboles y plantas del

sotobosque por la humedad del suelo y los nutrientes. Sin embargo, el efecto de los árboles en la producción herbácea depende del sitio (características topográficas), del clima (especialmente la temperatura y el régimen de precipitaciones), del manejo, del tipo de especies de árboles y su forma de crecimiento (individual frente a múltiples tallos, si son caducifolias o no, arquitectura del dosel), del tamaño y de la densidad arbórea en el sistema (Archer y Smeins 1991). Por consiguiente, las distintas prácticas de manejo y los atributos del sitio hace que sea difícil generalizar los resultados respecto a la influencia de las especies de árboles en la diversidad y la vegetación de sotobosque (Barbier et ál. 2008). La caracterización de las especies de acuerdo a atributos relacionados con los efectos sobre la vegetación herbácea constituye una forma de aproximarse a una generalización válida para especies que compartan los mismos atributos, independientemente de su afiliación taxonómica (Hunt et ál. 2004, McGill et ál. 2006).

En cuanto al agua, Ibrahim et ál. (2001) mencionan que los sistemas silvopastoriles pueden ayudar a conservar los recursos hídricos; por ejemplo, en las cuencas hidrográficas mediante el aumento de la infiltración del agua, la interceptación y la reducción de la erosión ya que las copas sirven como un escudo contra las fuertes lluvias y mitigan el impacto de las gotas de lluvia, lo cual está sujeto a la altura del árbol, tipo de hoja e intensidad de la lluvia. Sin embargo, la interceptación de las precipitaciones por las copas de los árboles reduce la cantidad de agua y la evapotranspiración del suelo (Ibrahim et ál. 2001). Además, las especies de árboles pueden afectar la disponibilidad de agua del suelo debido al agua absorbida por las raíces del árbol y la distribución espacial del agua a escala del árbol (el tamaño y forma del tronco y de la copa) (Barbier et ál. 2008). En este sentido, el uso de especies arbóreas con sistemas de raíces que exploran zonas más extensas, tanto lateral como verticalmente, que estén fuera del alcance de los cultivos, podría aumentar la productividad total del sistema, a pesar de que no decrezca el rendimiento de los cultivos como tales (Van Noordwijk y De Willigen 1991). Además del efecto del árbol sobre el agua, la distribución de las copas en el perfil vertical del dosel tiene efectos sobre la cantidad y la calidad de luz que recibe cada punto sobre el suelo; es decir, las sombras de copas altas transitan más rápido sobre el suelo que las sombras de copas bajas. Además, determinadas combinaciones de rasgos, como la orientación de las hojas y de los brotes terminales, la longevidad y fenología de la hoja,

proporciona directrices útiles para comprender el flujo de luz a través de la copa de los árboles (Kitajima et ál. 2005).

Se ha documentado que la producción herbácea en pasturas es baja con menos del 25% del valor máximo de la luz solar, incluso en el caso de especies tolerantes a la sombra tales como *Axonopus compressus*, *Paspalum conjugatum*, *Desmodium heterophyllum* y *Stenotaphrum secundatum* (Wong 1990). Especies con copas poco densas permiten una mayor transmisión que aquéllas especies de copas densas; sin embargo, el flujo de RAFA transmitido a través de la copa de los árboles a la pastura está relacionado tanto con la estructura de la copa como con el estado de desarrollo fenológico de la especie arbórea. En este sentido, Andrade (2007) registró bajo la copa de genízaro una RAFA de 68 %, cuando los individuos tenían 51 meses, dap de 3.2 cm y una altura promedio de 2.4 m. Esquivel (2007) encontró para la misma especie una RAFA de 49.4% bajo la copa de árboles con dap de 57.3 cm y altura de 14.2 m. En otras especies de copa poco densa como el coyol (*Acrocomia vinifera*), el laurel (*Cordia alliodora*) y el roble, el porcentaje de RAFA que llega a la pastura es mayor (60.6%, 64.4%, 54.9%, respetivamente). Por el contrario, en especies con copa densa como el guanacaste (*Enterolobium cyclocarpum*) y guácimo, la transmisión de RAFA fue significativamente menor (27.1% y 33.7% respectivamente) (Esquivel 2007). Adicionalmente, Bolívar (1998) encontró que la radiación absorbida por *Brachiaria humidicola* fue menor en un sistema silvopastoril con *Acacia mangium*, donde la cobertura arbórea redujo la RAFA en 35% que en monocultivo de la pastura (Bolívar 1998).

Asimismo, los agricultores mencionan que los árboles afectan la productividad de los pastos, principalmente debido a las densas copas que producen sombra, la alta densidad de plantación, el pisoteo y la compactación del suelo en el área alrededor de los árboles, además del aumento de malezas, especialmente en las zonas donde los animales descansan durante mucho tiempo. Según algunos agricultores, los árboles también pueden influir en el crecimiento de hierba positivamente, ya que algunas especies crecen mejor bajo condiciones frías por debajo de la copa del árbol (Cajas y Sinclair 2001). Según el conocimiento de los ganaderos, existen árboles que pueden causar el ‘quemado’ o la pérdida del pasto en los potreros por la segregación de sustancias químicas. Las especies mencionadas en este aspecto

incluyen el madero negro (*Gliricidia sepium*), quebracho negro (*Lysiloma* sp.) y el guácimo (*Guazuma ulmifolia*) (Martínez 2003).

2.9 Fenología arbórea: foliación

La fenología en las plantas se refiere a los patrones de desarrollo y crecimiento en relación con secuencias climáticas estacionales. La fenología estacional de una especie, puede ser modificada por aspectos del medio ambiente, incluyendo el manejo. Se pueden observar numerosos cambios dentro de una estación (fenofases), tales como el crecimiento vegetativo, la floración, la maduración de frutos y la caída de hojas. Estos cambios tienen lugar durante el ciclo de vida de la planta, desde la germinación hasta la etapa vegetativa juvenil, la maduración y la senescencia. La fenología de los árboles, en términos de proporcionar sombra, así como forraje y las vainas o frutas, tiene clara importancia en el diseño de mezclas de especies en sistemas silvopastoriles (Cajas y Sinclair 2001).

Las especies de árboles de los trópicos no solo reaccionan al clima en formas muy diversas, sino que también se ven afectadas por lo que les pasó en las estaciones previas. Por ejemplo, la sequía, los periodos demasiado húmedos, la excesiva producción de fruta y los daños por plagas, así como el desrame y la poda, pueden desplazar marcadamente cualquier patrón normal (Wood y Burley 1995). En cuanto a la longevidad de la hoja de los árboles, esta puede variar entre unos pocos meses, a través de varios años y se ve seriamente afectada por plagas, agentes patógenos y microorganismos, por lo que la determinación de la longevidad de las hojas de los árboles no es necesariamente fácil. En este sentido, las leñosas se clasifican como caducifolias (pierden el dosel durante una temporada) o perenne si el dosel se mantiene. Por otra parte, la longevidad de las hojas de las diferentes especies perennes y el mantenimiento de una cubierta a lo largo del año puede variar mucho. Es probable que las especies perennifolias aumenten la pérdida de agua del sistema de forma considerable en comparación con las especies caducifolias (Huxley 1996). Asimismo, se menciona que los árboles pueden perder sus hojas en cualquier momento durante la estación de crecimiento, en respuesta a una lesión o a las tensiones ambientales, especialmente la sequía. El vertimiento natural de las piezas de la planta produce la hojarasca que se convierte en materia orgánica de

suelo; contribuye a la tolerancia de la sequía: quita piezas de plantas infectadas o enfermas y reduce la competencia dentro de las plantas por el agua y los nutrientes (Pallardy 2008).

2.10 Descripción de especies arbóreas

2.10.1 Guácimo (*Guazuma ulmifolia*)

Botánica: El guácimo pertenece a la familia de las Esterculiáceas, es una especie de porte pequeño, ramifica a baja altura (Nitrogen Fixing Tree Association 1995). Alcanza alturas entre 6 y 25 m, y diámetro de 15 a 70 cm. Su copa es extendida, irregular, dispersa, con ramas arqueadas. Su follaje es caedizo en sitios con estación seca prolongada y es permanente en zonas húmedas (Salas 1993). El guácimo pierde las hojas después de una sequía prolongada. Las hojas son simples, alternas ovaladas a lanceoladas. Flores pequeñas y amarillentas que se agrupan en panículas, los frutos son capsulas verrugosas redondas a elípticas de hasta 2.5 cm, negras cuando maduras, con numerosas semillas pequeñas y duras (CATIE 1986). Cuando las capsulas están maduras tienen un olor y sabor dulce. Los frutos son comidos a veces por animales domésticos que ayudan a la dispersión de las semillas (Salas 1993). En Matiguás, Nicaragua el guácimo produce hojas y frutos entre los meses de marzo y abril, tiempo que coincide también con la época de mayor escasez de forraje para el ganado (Martínez 2003).

Ecología y distribución: En América se extiende desde México hasta Brasil y Argentina (Salas 1993) y se le encuentra en las islas del Caribe (CATIE 1986). En Nicaragua es una especie bien conocida, abundante en la vegetación secundaria, en todo tipo de ecosistemas forestales, especialmente en la región del Pacífico y en la región Central (Salas 1993). No se ha introducido ampliamente fuera de la región de origen. Es una especie pionera, con árboles vigorosos pero de crecimiento inicial lento, con muy buena capacidad de rebrote (CATIE 1986). La especie crece en suelos de aluvión y arcilla y en climas húmedos a secos. Crece mejor a pastura abierta, coloniza las zonas de disturbios y recientemente también se encuentra cada vez más en las pasturas. Es una especie común en el crecimiento del bosque secundario (Nitrogen Fixing Tree Association 1995). La regeneración natural es abundante en áreas abiertas como márgenes de caminos, potreros de pastoreo extensivo y en áreas en barbecho. El ganado que come los frutos constituye un medio importante de dispersión (CATIE 1986). Crece en un rango amplio de condiciones ambientales, desde suelos de

texturas ligeras a pesadas, pH mayor a 5.5, alturas de 0-1200 m.s.n.m y precipitación anual entre 600-y 3000 mm (OFI-CATIE 2003).

Usos: En trabajos de conocimiento local realizados en México (Ferrer et ál. 2008), Colombia y Nicaragua (Martínez 2003, Joya et ál. 2004) los ganaderos entrevistados mencionaron al guácimo como una especie forrajera importante, que es aprovechada principalmente para el ramoneo de los animales (Cajas y Sinclair 2001). Los productores consideran a los frutos de guácimo como los más consumidos por el ganado, debido a su alta palatabilidad (Martínez 2003); Además, los ganaderos de México (Ferrer et ál. 2008) y Nicaragua (Martínez 2003, Joya et ál. 2004) reconocen al guácimo por sus usos para leña, porque la mayor parte de las familias rurales, utilizan la leña como fuente principal de energía. También es útil en recuperación de ambientes muy intervenidos. El mucílago que suelta la corteza de las ramitas puestas en maceración se considera diurético y depurativo de la sangre (Salas 1993).

2.10.2 Roble (*Tabebuia rosea*)

Botánica: También conocido como roble sabanero, macuelizo, pertenece a la familia Bignoniaceae. Es un árbol de tamaño mediano, alcanza unos 20 m de altura. Tiene copa amplia e irregular, tronco recto, hojas compuestas, digitadas, opuestas, con 5 hojuelas de forma obovada; flores grandes, hermafroditas, abundantes, a veces solitarias por lo general en florescencias terminales; las flores son visitadas por abejas melíferas. El fruto son cápsulas largas, dehiscentes longitudinalmente a ambos lados, liberan numerosas semillas de color pardo claro con alas blancas (Salas 1993).

Ecología y distribución: Originario de América. En Nicaragua se encuentra ampliamente distribuido en todo el territorio en una gran variedad de suelos y climas (Salas 1993). Las semillas se dispersan por el viento durante la estación seca (marzo-abril) y germinan durante la primera temporada de lluvias (mayo-junio) (Kitajima 2002). Prefiere suelos de textura arenosa a franca, tolera suelos ácidos y ocupa un rango altitudinal amplio altura de 0 a 1300 m.s.n.m y de precipitación anual entre 1200 y 2500 mm (OFI-CATIE 2003). Los árboles pierden las hojas de marzo a junio (temporada seca) (CONABIO sf).

Usos: En Colombia los árboles de roble son importantes por la madera producida (Cajas y Sinclair 2001); Los productores en Nicaragua usan la madera del roble en estructuras aéreas, como vigas, puertas, tablas, por ser liviana y fácil para clavar (Martínez 2003, Joya et ál. 2004). En este sentido, la madera de roble es fuerte, de textura áspera, fácil de trabajar, rubia y excelente para muebles, enchapes y su semejanza con la madera de algunos robles encinos (Salas 1993).

2.10.3 Carao (*Cassia grandis*)

Botánica: El carao pertenece a la familia de las Caesalpinioideaceas; es un árbol mediano (hasta de 18 m de altura y 80 cm de diámetro), tiene flores rosadas, grandes y vistosas, vainas rojizas, marrones o negras (Calle y Murgueitio 2007, Salas 1993). Tronco cilíndrico que ramifica a media altura para producir una copa alta, irregular, redondeada o esparcida con ramas algo colgantes (OFI-CATIE 2003, Niembro 2003, Salas 1993). La copa es de ramificación densa y profusa, en forma de paraguas (Harmon s.f). Las hojas son compuestas, alternas y paripinnadas (Salas 1993, IRENA 1992).

Ecología y distribución: El carao es una especie nativa de las regiones tropicales de América, aparentemente originario de la Amazonía. El árbol se encuentra en Cuba, Puerto Rico, Jamaica y también en Hawaii (Niembro 2003). En América continental se encuentra en estado natural desde México hasta Brasil incluyendo Surinam (Harmon s.f, Salas 1993). En Nicaragua está en todo el País. Prefiere lugares muy húmedos y se le puede localizar a orillas de los ríos creciendo espontáneamente, formando bosques en galería (Niembro 2003, OFI-CATIE 2003, Salas 1993, IRENA 1992). Esta especie prospera en sitios con una temperatura entre 22 °C y 26 °C (Calle y Murgueitio 2007, Niembro 2003) y precipitación de 1.000 a 3.200 mm anuales. Es común en los claros naturales de los bosques tropicales semidecíduos y en las sabanas (Calle y Murgueitio 2007, OFI-CATIE 2003). Prefiere suelos de textura arenosas a francas, ligeras a medias, pH ácido y altitud de 0-800 msnm (OFI-CATIE 2003). El follaje comienza a caer a principios de la temporada seca (enero), lo que les deja completamente al desnudo en marzo. Durante el corto período sin hojas, el árbol produce abundantes flores en racimos axilares. La floración se produce entre marzo y abril donde empieza la generación de nuevo follaje (Harmon s.f, Salas 1993).

Usos: Los productores de Matiguás, Nicaragua tienen conocimiento de la existencia de dos especies de carao: carao común que produce vainas en la época de abril y carao extranjero que produce vainas en la época de mayo a julio. La diferencia más destacada entre estas especies es que el carao extranjero posee vainas con una consistencia más suave y un mayor contenido de miel que el carao común lo que lo hace ser más apetecido por el ganado. La calidad de madera de ambas especies es igual según la opinión de los productores y es usada para postes (Martínez 2003). Los productores de Rivas, Nicaragua reportan el uso medicinal del carao para curar la anemia (Joya et ál. 2004). Las semillas de este árbol están recubiertas por una pulpa azucarada de color café, que se emplea en Centroamérica como sustituto del chocolate. Los mayas usaban el fruto como edulcorante (Calle y Murgueitio 2007).

El uso medicinal para humanos del carao se encuentra muy difundido en América Latina, donde se reconocen sus propiedades laxantes, depurativas y estimulantes (Calle y Murgueitio 2007, Niembro 2003, Salas 1993). La miel del fruto del carao a veces se mezcla con la leche y se utiliza como un refresco (Harmon s.f, Salas 1993). La madera de este árbol es dura y resistente, fácil de aserrar y medianamente durable; es útil en carpintería y ebanistería. El árbol también es apreciado como fuente de leña. El carao es un árbol adecuado para cercas vivas, potreros arbolados, para restaurar bosques ribereños en las fincas ganaderas o como especie ornamental (Calle y Murgueitio 2007).

2.11 BIBLIOGRAFÍA

- Abbott, Laurie B. 2006. Grassland ecology and diversity. (resumen). *En: Grasslands ecosystems, endangered species, and sustainable ranching in the Mexico-U.S.* Basurto, X; Hadley, D. eds. 2006. Borderlands: Conference proceedings p. 11-16
- Ajayi O.C. Akinnifesi, F.K. Sileshi, G. Chakeredza, S. Mnogomba S. Ajayi, O. Nyoka, I. Chineke, T. 2008. Local solutions to global problems: the potential of agroforestry for climate change adaptation and mitigation in southern Africa. (En línea). Disponible en: <http://www.worldagroforestry.org/downloads/publications/PDFS/pp08305.pdf>
- Altesor, A. 2005. Efecto del pastoreo sobre las praderas. Fontagro. Argentina. (En línea). Consultado 18 de noviembre de 2008. Disponible en: http://www.agro.uba.ar/users/lart/fontagro/Divulgacion/NueObj_Simbiosis.pdf
- Andrade Castañeda, H.J. 2007. Growth and inter-specific interactions in young silvopastoral systems with native timber trees in the dry tropics of Costa Rica. PhD. Thesis. CATIE – UWB. Turrialba, CR. 224 p.
- Archer, S. Smeins, F.E. 1991. Ecosystem level processes. *En: Grazing management an ecological perspective.* Heitschmidt, R. Stuth, J.W. eds. 1991. Timber press. Hong-Kong. p 109.
- Arias, L.M. 2006. Controles climáticos de la productividad primaria de pastizales de la provincia de corrientes. Thesis Ing. Universidad de Buenos Aires.
- Barbier, S. Gosselin, F. Balandier, P. 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests *Forest Ecology and management.* vol 254, no 1, pp 1-15.
- Barker, D.J. Caradus, J.R. 2001. Adaptation of forage species to drought. *En: Proceedings of the XIX International Grassland Congress.* 241-246.
- Basurto, X. Hadley, D. 2006. Ecosistemas de pastizales, especies en peligro y ganadería Sostenible en tierras fronterizas de México-Estados Unidos: Conferencia Transcripciones.
- Beerling, D. Osborne, C.P. 2006. The origin of the savanna biome. University of Sheffield. (En línea). Consultado 10 de septiembre de 2009. Disponible en: <http://www.palaeobiology.org.uk/publications/beerling-osborne-2006-gcb.pdf>
- Begoña, P. Sánchez, A.M. Azcarate, F. 2006. Abandonment in grazing systems: Consequences for vegetation and soil. *Agriculture, ecosystems and environment:* 113 284–294.

- Beguet, H.A. 2002. Manejo de pastizales naturales serranos. (En línea). Consultado 6 de noviembre de 2008. Disponible en:
http://www.produccionbovina.com/produccion_y_manejo_pasturas/pasturas%20naturales/12-manejo_de_pastizales_naturales.htm
- Belsky, A.J. 1994. Influences of trees on savanna productivity: Tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology*. 75(4): p 922-932.
- Berretta, E.J. 2001. Ecophysiology and management response of the subtropical grasslands of Southern South America. *En: International Grassland Congress, 19th, 11-21 February 2001, Sao Paulo, Brasil. Proceedings.* p. 939-946.
- Binder, U. 1997. Manual de Leguminosas de Nicaragua. Programa para la Agricultura Sostenible en Laderas de América Central (PASOLAC), Estelí, Nicaragua. p. 528
- Bisrat, S.A. Mullen, B.F. Grigg, A.H. Shelton, H.M. 2004. Net primary productivity and rainfall use efficiency of pastures on reconstructed land following open-cut coal mining in central Queensland, Australia. *Tropical Grasslands. Volume 38, 47–55*
- Bolívar, D. 1998. Contribución de *Acacia mangium* al mejoramiento de la calidad forrajera de *Brachiaria humidicola* y la fertilidad de un suelo ácido del trópico húmedo. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE.
- Briske, D.D. 1991. Developmental morphology and physiology of grasses. *En: Grazing management an ecological perspective.* Heitschmidt, R. Stuth, J.W. eds. 1991. Timber press. Hong-Kong. p 85.
- Cajas, Y.S. Sinclair, F. 2001. Characterization of multistrata silvopastoral systems on seasonally dry pastures in the Caribbean Region of Colombia. *Agroforestry Systems* 53: 215–225
- Callaway, R.M. Walker, L. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*. 78(7): p. 1958–196.
- Calle Díaz, Z. Murgueitio, E. 2007. Flora amiga del ganado: El cañafístulo *Cassia grandis*. Carta Fedegan No. 101.
- Casasola, F. 2000. Productividad de los sistemas silvopastoriles tradicionales en Moroponte, Estelí, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 94 p.
- CATIE. 1986. Silvicultura de especies promisorias para producción de leña en América Central. Turrialba, Costa Rica, 227 p.
- CATIE-NORAD. 2002. Línea base: desarrollo multisectorial y participativo de usos sostenibles para pasturas degradadas en Centroamérica.
- CIAT. 2006. Tropical forages: A multipurpose genetic resource. (En línea). Consultado 5 mayo de 2009. Disponible en: <http://www.ciat.cgiar.org/ciatinfocus/forages.htm>

- CONABIO. Sf. *Tabebuia rosea*. (En línea). Consultado 10 noviembre de 2009. Disponible en: http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/info_especies/arboles/doctos/11-bigno7m.pdf
- De León, M. 2003. El manejo de los pastizales naturales. Boletín Técnico Producción Animal N° 2 y 3. (En línea). Consultado 5 julio de 2009. Disponible en: <http://www.inta.gov.ar/manfredi/info/documentos/docprodani/deleon/Inf.%20Tec.%202%20Compl.pdf>
- Deregibus, V.A. Jacobo, E. Ansin, O.E. 2001. Grassland use and plant diversity in grazed ecosystems. (En línea). Consultado 5 julio de 2009. Disponible en: http://www.internationalgrasslands.org/publications/pdfs/tema23_1.pdf
- Duru, M. Hubert, B. 2001. De-intensification of grasslands: current state and trends. (En línea). Disponible en: http://www.internationalgrasslands.org/publications/pdfs/tema28_1.pdf
- Eriksen, F.I. Whitney, A.S. 1981. Effects of Light Intensity on Growth of Some Tropical Forage Species: I. Interaction of Light Intensity and Nitrogen Fertilization on Six Forage Grasses. *Agronomy journal* J 73:427-433 (1981).
- Esquivel Mimenza, H. 2007. Tree resources in traditional silvopastoral systems and their impact on productivity and nutritive value of pastures in the dry tropics of Costa Rica. PhD. Thesis. Turrialba, CR. CATIE. 161 p.
- Esquivel, M.J. 2005. Regeneración natural de árboles y arbustos en potreros activos en Muy Muy, Matagalpa, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 142 p.
- FAO. 2002. Agricultura de conservación: Estudio de casos en América Latina y África. Roma, Italia. (En línea). Consultado 17 de agosto de 2009 Disponible en: <ftp://ftp.fao.org/agl/agll/docs/sb78s.pdf>
- Fernández, M.E. 2003. Influencia del componente arbóreo sobre aspectos fisiológicos determinantes de la productividad herbácea en sistemas silvopastoriles de la Patagonia argentina. (resumen). (En línea). Consultado 10 de junio de 2009 Disponible en: <http://crub1.uncoma.edu.ar/carreras/docenBiologia/aprobadas/fernandez.pdf>
- Ferrer, GJ. López, M. Toral, J.N. Ochoa, S. De Jong, B. 2008. Árboles y arbustos forrajeros de la Región Norte-Tzotzil de Chiapas, México. *Veterinaria Mexico*. v 39 (2). (En línea). Consultado 10 de junio de 2009 Disponible en: http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0301-50922008000200009&lng=pt&nrm=iso&tlng=es
- Fujisaka, S. Holmann, F. Peters, M. Schmidt, A. White, D. Burgos, C. Ordoñez, J.C. Martín Mena, M.P. Cruz, H. Davis, C. Hincapié, B. 2005. Estrategias para minimizar la escasez de forrajes en zonas con sequías prolongadas en Honduras y Nicaragua. CIAT.

- Gamboa, H. 2009. Efecto de la sombra de genízaro (*Albizia saman* Jacq.) y Coyote (*Platymiscium parviflorum* Benth.) sobre la productividad primaria neta aérea, la biomasa forrajera y los rasgos funcionales de pastizales naturales en fincas ganaderas de Muy Muy, Nicaragua. Candidatura a Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE.
- Garrity, D.P. 2004. Agrosilvicultura Agroforestry and the achievement of the Millennium Development Goals. Nairobi, Kenya; *Agroforestry Systems* 61: 5–17.
- Gliessman, S.R. 2002. Agroecología: procesos ecológicos en agricultura sostenible. CATIE. Turrialba, CR. 359 p.
- Grime, J.P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, Chichester, pp. 222.
- Harmon, P. sf. *Cassia grandis* L. f. (En línea). Consultado 15 julio 2009. Disponible en: <http://www.cds.ed.cr/teachers/harmon/page61.html>
- Harvey, C. Medina, A. Sanchez, D. Vilchez, S. Hernandez, B. Saenz, J. Maes, JM, Casanoves, F. Sinclair, F. 2006. Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. *Ecological Applications*, 16(5), 2006, pp. 1986–1999
- Harvey, C. Haber, A. Solano, R. Mejía, F. 1999. Árboles remanentes en potreros de Costa Rica: ¿herramientas para la conservación?. *Agroforesteria en las Américas*. Vol 6 N. 24
- Hoveland, C. 1995. Plant competition Pastures. (En línea). Consultado 10 septiembre 2009. Disponible en: <http://www.caes.uga.edu/commodities/fieldcrops/forages/documents/GC9511.pdf>
- Hunt R. Hodgson J.G. Thompson K., Bungener P. Dunnett N.P. Askew A.P. 2004. A new practical tool for deriving a functional signature for herbaceous vegetation. *Applied Vegetation Science* 7: 163-170.
- Huxley, P. 1996. Biological factors affecting form and function. *Tree-crop interactions; a physiological approach*. Ong, C.K. Huxley, P. (eds). (1996) Wallingford (RU). 386 p.
- Huxman, T.E. Smith, M. Fay, P. Knapp, A. Shaw, M.R. Loik, M.E. Smith, S.D. Tissue, D.T. Zak, J.C. Weltzin, J.F. Pockman, W.T. Sala, O. Haddad, B.M. Harte, J. Koch, G.W. Schwinning, S. Eric, E. Small, E.E. David G. Williams, D.G. 2004. Convergence across biomes to a common rain-use efficiency. *Nature* vol 429. (En línea). Consultado 12 septiembre 2009. Disponible en: <http://www.ars.usda.gov/SP2UserFiles/person/38279/pdfs/Huxman%20et%20al%2004%20nature.pdf>
- Ibrahim, M. Schlönvoigt, A. Camargo, J.C. Souza, M. 2001. Multi-strata silvopastoral systems for increasing productivity and conservation of natural resources in Central America

- INE (Instituto Nacional de Ecología). 2005. Capítulo segundo. (En línea). Consultado 18 de diciembre de 2008. Disponible en:
<http://www.ine.gob.mx/ueajei/publicaciones/libros/439/cap2.html>
- IPCC. 2007. Climate Change 2007: Synthesis Report. (En línea). Consultado 20 de marzo de 2010. Disponible en:
http://www.ipcc.ch/publications_and_data/publications_ipcc_fourth_assessment_report_synthesis_report.htm
- IRENA. 1992. Árboles forestales útiles para su propagación. Managua, Nicaragua. 268 p.
- Joya, M. López, M. Gómez, R. Harvey, C. 2004. Conocimiento local sobre el uso y manejo de los árboles en las fincas ganaderas del Municipio de Belén, Rivas. Revista Encuentro Nro. 68. UCA, Universidad Centroamericana, Managua: Nicaragua. (En línea). Consultado 18 de diciembre de 2008. Disponible en:
<http://bibliotecavirtual.clacso.org.ar/ar/libros/nicargua/uca/encuen/encuen68/art3.rtf>
- Kandji, S. Verchot, L. Mackensen, J. Boye, A. van Noordwijk, M. Tomich, T.P. Ong, C. Albrecht, A. 2006. Word agroforestry into the future. Chapter 13. Opportunities for linking climate change adaptation and mitigation through agroforestry systems. (En línea). Consultado 25 agosto 2009. Disponible en:
<http://www.naider.com/upload/agroforestry.pdf>
- Kitajima, K, Mulkey, S. Wright, S.J. 2005. Variación en la Utilización de Luz bajo las características de la copa de los árboles del dosel tropical. *Annals of Botany* 95: 535–547.
- Kitajima, K. 2002. Do shade-tolerant tropical tree seedlings depend longer on seed reserves? Functional growth analysis of three Bignoniaceae species. *Functional Ecology*.vol.16(4). p: 433-444.
- Lemaire, G. 2001. Ecophysiology of grasslands: dynamic aspects of forage plant populations in grazed swards. XIX international grassland congress, Sao Pablo Brazil. pp. 29-37.
- Lemus, G. 2008. Análisis de productividad de pasturas en sistemas silvopastoriles en fincas ganaderas de doble propósito en Esparza, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 126 p.
- López, F. Gómez. R. Harvey, C. López, M. Sinclair, F. 2007. Toma de decisiones de productores ganaderos sobre el manejo de los árboles en potreros en Matiguás, Nicaragua. *Agroforestería en las Américas* no. 45. P 93-100.
- Loreau, M. Naeem, S. Inchausti, P. Bengtsson, J. Grime, J.P. Hector, A. Hooper, U. 6 Huston. Raffaelli, M.D . Schmid. B. Tilman, D. Wardle, D.A. 2001. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science*. Vol 294 no 5543 pp 804-808.

- Maraschin, G. E. 2001. Production potential of South American grasslands. In: XIX International Grassland Congress, Brazil, Proceedings, p.5-15.
- Martínez Rayo, J.L. 2003. Conocimiento local de productores ganaderos sobre cobertura arbórea en la parte baja de la cuenca del río Bul Bul en Matiguás, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 158 p.
- McGill B.J. Enquist B.J. Weiher E. Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 178-185.
- Mendoza, P. Lascano, C. 2004. Mediciones en la pastura en ensayos de pastoreo. *En: Evaluación de pasturas con animales: alternativas metodológicas*. CIAT. 2004. (En línea). Consultado 28 de octubre de 2008. Disponible en: http://www.ciat.cgiar.org/forrajes/pdf/evaluacion_pasturas_08.pdf
- Niembro, A. 2003. Part II—Species Descriptions. *Cassia grandis* L.f. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México. (en línea). Disponible en: www.rngr.net/Publications/ttsm/Folder.2003-07-11.../file
- Nitrogen Fixing Tree Association. 1995. *Guazuma ulmifolia*: widely adapted tree for fodder and moreli. (En línea). Consultado 15 de julio de 2009. Disponible en: <http://nzdl.sadl.uleth.ca/cgi-bin/library?e=d-00000-00---off-0cdl--00-0----0-10-0---0--0direct-10---4-----0-11--11-en-50---20-about---00-0-1-00-0-0-11-1-0utfZz-8-00&a=d&c=cdl&cl=CL2.14&d=HASH013644aa51d3a05b31c098cc>
- OFI (Oxford Forestry Institute). CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza). 2003. Árboles de Centroamérica: un manual para extensionistas. 1079 p.
- Odum, E.P. Sarmiento, F.O. 1998. Ecología el puente entre ciencia y sociedad. McGraw – Hill Interamericana editores. México. 343 p.
- Oliva, G. Noy-Meir, I. Cibils, A. 2001. Capítulo 3. Fundamentos de ecología de pastizales. En ganadería sustentable en la Patagonia Austral. (En línea). Consultado 15 de julio de 2009. Disponible en: <http://www.inta.gov.ar/Santacruz/info/documentos/recnat/Libro%20TME/TME%203.pdf>
- Ong, C.K. Huxley, P. eds. 1996. Tree-crop interactions; a physiological approach. Wallingford (RU). CAB International. 386 p.
- Osechas, D. 2006. La relación Suelo–Planta–Animal dentro del ecosistema pastizal. *Mundo Pecuario*, Vol. II, Nº 3, 63-68. (en línea). Consultado 20 de julio de 2009 Disponible en: <http://www.saber.ula.ve/bitstream/123456789/21964/2/articulo4.pdf>
- Osborne, C.P. Beerling, D. 2005. Nature's green revolution: the remarkable evolutionary rise of C4 plants. University of Sheffield. (En línea). Consultado 15 de agosto de 2009. Disponible en: <http://www.palaeobiology.org.uk/publications/osborne-beerling-2006-ptrs-b.pdf>

- Osborne, C. s.f. The Evolution of C₄ plants. (En línea). Consultado 25 de julio de 2009. Disponible en: http://www.palaeobiology.org.uk/projects_05.htm
- Pallardy, S. 2008. Physiology of Woody Plants. Tercera edición. Elsevier Inc. Estados Unidos.
- Panunzi, E. 2008. Are grasslands under threat? Brief analysis of FAO statistical data on pasture and fodder crops. (En línea). Consultado 15 de julio de 2009. Disponible en: http://www.fao.org/ag/agp/agpc/doc/grass_stats/grass-stats.htm
- Paruelo, J.M. Batista, W. 2004. El flujo de energía en los ecosistemas. Facultad de Agronomía de Buenos Aires, Argentina. (En línea). Consultado 1 de noviembre de 2008. Disponible en: <http://www.agro.uba.ar/~batista/EE/papers/paruelo.pdf>
- Pérez, E. Holmann, F. Schuetz, P. Fajardo, E. 2006. Evolución de la ganadería bovina en países de América Central: Costa Rica, Guatemala, Honduras y Nicaragua. CIAT. Cali, Colombia. 46 p.
- Pezo, D. Ibrahim, M. Beer, J. Camero, A. 1999. Oportunidades para el desarrollo de sistemas silvopastoriles en América central. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 46 p
- Ramírez Sandoval, L.R. 2007. Contribución ecológica y cultural de los sistemas silvopastoriles para la conservación de la biodiversidad en Matiguás, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 195 p.
- Ranganathan, R. De Wit, C.T. 1996. Mixed cropping of annuals and woody perennials: an analytical approach to productivity and management. En: tree – crop interactions. 1996. Ong, C.K.; Huxley, P; eds. 386 p.
- Rusch, G. Skarpe, C. 2009. Procesos ecológicos asociados con el pastoreo y su aplicación en sistemas silvopastoriles. Agroforestería en las Américas N 47.
- Sage, R. 2004. The Evolution of C₄ Photosynthesis Source. New Phytologist, Vol. 161, No. 2. pp. 341-370 (en línea). Consultado el 9 de julio de 2009. Disponible en URL: <http://www.jstor.org/stable/1514320>
- Salas Estrada, J.B. 1993. Árboles de Nicaragua. IRENA. 390 p.
- Sánchez, D. Harvey, C. Grijalva, A. Medina, A. Vílchez, S. Hernández, B. 2005. Diversidad, composición y estructura de la vegetación en un agropaisaje ganadero en Matiguás, Nicaragua. (En línea). Consultado 8 de noviembre de 2008. Disponible en: <http://rbt.biologia.ucr.ac.cr/revistas/F53-3-4%20%5B2005%5D.pdf/09-SANCHEZ-Div.indd.pdf>.
- Schroth, G. Lehmann, J. Barrios, E. 2003. Soil Nutrient Availability and Acidity. *En: Trees, Crops and Soil Fertility*. G. Schroth, G. Sinclair, F. eds. 2003. CAB International

- Seth, M.K. 2004. Trees and their economic importance. *The Botanical Review* 69(4): 321–376
- Sharrow, S. 2000. Trees in Pastures: Do Cattle Benefit from Shade?. Oregon State University. (En línea). Consultado 18 agosto de 2009. Disponible en: <http://www.aftaweb.org/entserv1.php?page=25>
- Shaxson, F. Barber, R. 2005. Optimización de la humedad del suelo para la producción vegetal: El significado de la porosidad del suelo. (En línea). Consultado 18 agosto de 2009. Disponible en: <ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/008/y4690s/y4690s00.pdf>
- Somarriba, E. 2004. ¿Cómo evaluar y mejorar el dosel de sombra en cacaotales?. *Agroforestería en las Américas*. No. 41-42 p. 120-128.
- Swallow, B. Van Noordwijk, M. 2009. Agriculture and Climate Change: an Agenda for Negotiation in Copenhagen for Food, Agriculture, and the Environment Direct and Indirect Mitigation through Tree and Soil Management.
- Tieszen, L.L. 1983. Photosynthetic systems: implications for agroforestry. *En*: Huxley, P.A, eds. 1983. Plant research and agroforestry. ICRAF. Nairobi, Kenia. 323 p.
- 't Mannetje, L. 1978. Measurement of grassland vegetation and animal production. Farham Royal Rusia. CAB. 260 p.
- Tipple, B.J. Pagani, M. 2007. The early origins of terrestrial C₄ photosynthesis. *Annu. Rev. Earth Planet.* 35:435–61. <http://earth.geology.yale.edu/~mp364/data/2007%20Tipple%20and%20Pagani.pdf>
- Useche, D.C. 2006. Diseño de redes ecológicas de conectividad para la conservación y restauración del paisaje en Nicaragua, Centroamérica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 233 p.
- Van Noordwijk, M. De Willigen, P. 1991. Root function in Agricultural systems. *En*: Plants roots and their environment. McMichael, BL. Persson, H. Eds. p 381-395. Elsevier Science Oxford, UK.
- Velásquez Vélez, R.A. 2005. Selectividad animal de forrajes herbáceos y leñosos en pasturas naturalizadas en función de épocas, manejo y condición de paisaje en Muy Muy, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 77 p.
- Vílchez, S. 2009. Efecto de la composición y estructura del paisaje y del hábitat sobre distintos grupos taxonómicos en un agropaisaje en Matiguás, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR. 103 p.
- Villanueva, C.Tobar, D. Ibrahim, M. Casasola, F. Barrantes, J. Arguedas, R. 2007. Árboles dispersos en potreros en fincas ganaderas del Pacífico Central de Costa Rica. *Agroforestería en las Américas*. CATIE. no. 45 p. 12-20.

- Vishwanatham, M.K. Samra J. S. Sharma. A. R. 1999. Biomass production of trees and grasses in a silvopasture system on marginal lands of Doon Valley of north-west India. *Agroforestry systems*, v (46): 2. p 197-212.
- Wood, PJ. Burley, J. 1995. Un árbol para todo propósito. Introducción y evaluación de árboles de uso múltiple para agroforestería. IICA- ICRAF. San José, Costa Rica.
- Wong, C. 1990. Shade tolerance of tropical forages: A Review. (En línea). Consultado 1 de noviembre de 2008. Disponible en:
<http://www.aciar.gov.au/system/files/sites/aciar/files/node/304/pr32chapter13.pdf>
- Zamora, S. García, J. Bonilla, G. Aguilar, H. Harvey, C. Ibrahim, M. 2001. Uso de frutos y follaje arbóreo en la alimentación de vacunos en la época seca en Boaco, Nicaragua *Agroforestería en las Américas* Vol. 8 (31)
- Zelada, E. 1996. Tolerancia a la sombra de especies forrajeras herbáceas en la zona Atlántica de Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE.

3 ARTÍCULO 1. EVALUACIÓN DE LA DENSIDAD DE COPA, HUMEDAD Y CONDICIONES QUÍMICAS DEL SUELO EN ÁRBOLES DISPERSOS DE GUÁCIMO, ROBLE Y CARAO EN PASTURAS NATURALES

3.1 INTRODUCCIÓN

La vegetación y la productividad del sotobosque está influida por la composición y estructura del estrato arbóreo a través de las modificaciones en la disponibilidad de recursos (luz, agua y nutrientes del suelo) (Barbier et ál. 2008). Cuando los árboles y las especies herbáceas comparten el mismo terreno, pueden presentarse entre ellas relaciones de complementariedad, competencia y de facilitación (Pezo et ál. 1999). La competencia implica una tendencia a utilizar los mismos recursos como la luz, el agua, nutrientes y CO₂ (Schroth et ál. 2003, Lemaire 2000, Pezo et ál. 1999, Callaway y Walker 1997, Ranganathan y De Wit 1996). Un ejemplo de complementariedad es la reducción de las pérdidas de nutrientes del sistema a través de la captura de nutrientes por los árboles en el subsuelo (Schroth et ál. 2003). Mientras que la fijación y la posterior transferencia de nitrógeno en la hojarasca y el efecto de protección contra el viento que pueden ejercer los árboles, son ejemplos de relaciones de facilitación con las especies herbáceas (Pezo et ál. 1999).

Sin embargo, el efecto de los árboles en la producción herbácea depende del sitio (características topográficas), del clima (especialmente la temperatura y el régimen de precipitaciones), del manejo, del tipo de especies de árboles y su forma de crecimiento (individual frente a múltiples tallos, si son caducifolias o no, arquitectura del dosel), del tamaño y de la densidad arbórea en el sistema (Archer y Smeins 1991). En este sentido, es probable que las especies arbóreas perennifolias aumenten la pérdida de agua del sistema de forma considerable en comparación con las especies caducifolias (Huxley 1996), lo cual podría implicar relaciones de competencia con el estrato herbáceo en zonas áridas o con estaciones secas prolongadas. El vertimiento natural de las piezas de los árboles produce la hojarasca que se convierte en materia orgánica del suelo y a su vez influye en el nivel de agua y nutrientes pues facilita la infiltración, mantiene las estructuras que favorecen la circulación y

la producción de coloides que retienen el agua (Pallardy 2008, Basurto y Hadley 2006, FAO 2002). Finalmente, este trabajo explora la variación en la densidad de copa de tres especies arbóreas, el contenido de nutrientes (0-10 cm) y la humedad del suelo (0-5 cm) bajo los árboles frente a una pastura abierta, teniendo como base para el análisis las relaciones de competencia, facilitación y complementariedad entre árbol-pastura.

3.2 Objetivos del estudio

3.2.1 Objetivo general

- Evaluar la densidad de copa, humedad y condiciones químicas del suelo bajo árboles dispersos de guácimo, roble o carao asociados a pasturas naturales en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

3.2.2 Objetivos específicos

- Caracterizar la cobertura arbórea de potreros con árboles dispersos de guácimo, carao y roble asociados a pasturas naturales en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua
- Determinar la composición química del suelo bajo árboles dispersos de guácimo, roble o carao frente a pastura abierta en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua
- Estudiar la variación temporal de la densidad de copa de árboles dispersos de guácimo carao o roble en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua
- Evaluar la variación temporal de la humedad del suelo bajo árboles dispersos de guácimo, roble o carao frente a pastura abierta en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

3.3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.3.1 Localización del área de estudio

El estudio se llevó a cabo en los Municipios de Muy Muy y Matiguás, Departamento de Matagalpa, Nicaragua (Figura 2). El Municipio de Muy Muy se encuentra ubicado entre las coordenadas 12° 45' 40.50" latitud Norte; 85 ° 37' 52.43" longitud Oeste; tiene una extensión territorial de 375 kms² y una altura promedio de 337.6 m.s.n.m. El Municipio de Matiguás está ubicado a 12° 50' 13. 56" Latitud Norte 85 ° 27' 38.84" longitud Oeste (Google Earth 2009). La estación lluviosa es de ocho meses (mayo - diciembre) mientras que la estación seca va de enero hasta abril. La precipitación promedio anual en los dos municipios es de 1.400 y 1.800 mm, respectivamente (INIFOM 2008).

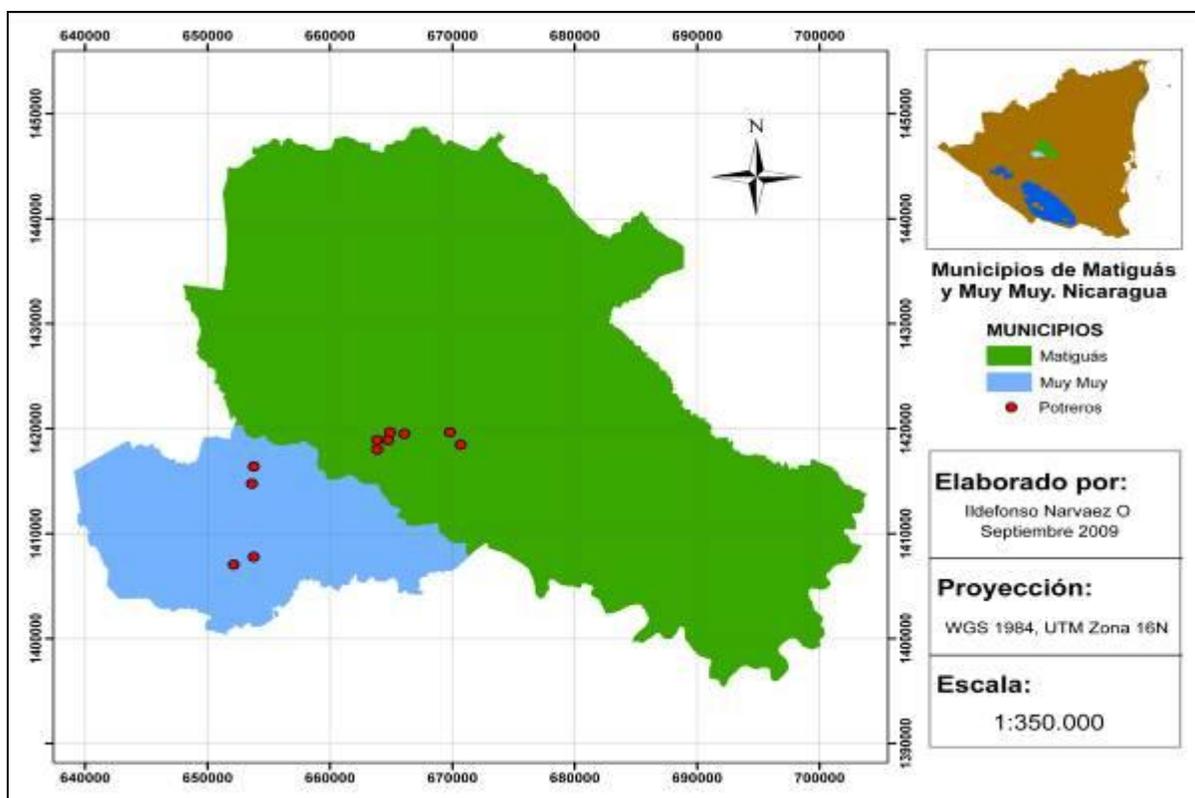


Figura 2. Localización de área de estudio y potreros muestreados en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

3.3.2 Criterios para la selección de especies arbóreas

La selección de las tres especies arbóreas responde al objetivo de estudiar especies clave por su abundancia en la zona de estudio y que a su vez presentaran condiciones contrastantes en cuanto a tipo de copa y usos potenciales dentro de los sistemas ganaderos, tomando en cuenta sus rasgos funcionales. Para esto, se hizo un análisis de información secundaria sobre las especies más comunes en la zona (Velázquez 2005, Esquivel 2005, Ramírez 2007, Sánchez et ál. 2005). Es así como se seleccionó el carao (leguminosa), con una copa redondeada y grande cuyo beneficio principal es la sombra que brinda a los animales y dos especies no leguminosas: el roble (Bignoniaceae), una especie maderable, con una copa cónica, pequeña y el guácimo (Sterculiaceae) de copa irregular y cuyo uso principal es el aporte de forraje, frutos y sombra para los animales. Por lo tanto, se espera que los efectos de las distintas especies difieran, debido a sus atributos contrastantes: Ej, la fenología del follaje, el potencial de fijar nitrógeno simbióticamente (y su efecto potencial sobre el contenido de nitrógeno en el suelo), la densidad de la copa, y su efecto sobre radiación incidente y probablemente sobre la humedad del suelo.

3.3.3 Selección y caracterización de sitios de muestreo

Para la selección de los sitios de muestreo se hizo una revisión de la caracterización arbórea realizada en la cuenca del Río Bul Bul (Las Limas y Patastule) por el proyecto SILPAS en noviembre del 2008. En este trabajo se caracterizaron un total de 63 especies arbóreas y 2234 árboles en 20 fincas. Adicionalmente, para el presente estudio se realizó una caracterización de 36 fincas en Muy Muy y Matiguás en enero del 2009, donde se inventarió un total de 114 árboles. Dentro de esta caracterización se realizaron entrevistas semiestructuradas sobre el manejo, uso anterior y actual de la finca. La selección de fincas tuvo en cuenta aspectos de uniformidad en cuanto a tamaño, manejo de la pastura y fácil acceso. Para la selección de potreros se consideraron pendientes inferiores al 15%, poca o nula pedregosidad, vegetación herbácea similar y la presencia de árboles aislados correspondientes a las tres especies arbóreas a evaluar. Finalmente, la selección de los árboles para el estudio tuvo en cuenta que estuvieran aislados para evitar la influencia de la sombra de árboles vecinos, que las ramas no estuvieran podadas y la similitud estructural entre individuos de la misma especie. Para ello, se descartaron árboles con dap menor a 20 cm y mayor a 80 cm;

también se buscó similitud en la altura total de los árboles de la misma especie arbórea. Después de un análisis de la información recopilada se seleccionaron 15 árboles (5 por especie arbórea), los cuales estuvieron distribuidos en 11 potreros de ocho fincas (tres ubicadas en Muy Muy y cinco en Matiguás). Los criterios para la selección se resumen en la Figura 3.

Para la caracterización arbórea de los potreros cada árbol con dap del tronco mayor a 20 cm fue georeferenciado utilizando un GPS (Global Positioning System), con un nivel de precisión que estuvo entre 5 y 9 m. En cada individuo se registró el área de la copa la cual se determinó como un círculo cuyo diámetro corresponde a la media de dos diámetros perpendiculares (Norte - Sur y Este - Oeste). También se midió el dap del tronco, la altura total y la altura de la copa. Este último parámetro se estimó como la distancia entre la altura total del árbol y altura a la rama viva más baja. Para los 15 árboles seleccionados también se registró la distancia al árbol vecino más cercano.

3.3.4 Determinación de área de muestreo (bajo el árbol-pastura abierta)

Para definir el área de muestreo se consideró el área de proyección horizontal de la sombra para cada árbol durante el periodo de muestreo (marzo-julio), la cual se determinó por medio del programa ShadeMotion (Quesada y Somarriba 2007). De acuerdo a esto, se definió un área de muestreo rectangular de 192 m² (16 m Este- Oeste por 12 m Norte-Sur), la cual fue uniforme para los 15 árboles seleccionados e incluyó al árbol con menor área de proyección de la sombra. Se consideró dejar un área de (2 x 2 m) alrededor del tronco del árbol, por lo que el área real de medición tanto bajo el árbol como a pastura abierta fue de 188 m². La ubicación del área a pastura abierta fue un área de topografía semejante, fuera del área máxima de la proyección de la sombra del árbol estudiado y de árboles vecinos. Para cada árbol se estableció una parcela a pastura abierta, resultando en un muestreo apareado. Cuando se muestrearon dos árboles de especies diferentes en un mismo potrero, se realizó un muestreo común de la pastura abierta.

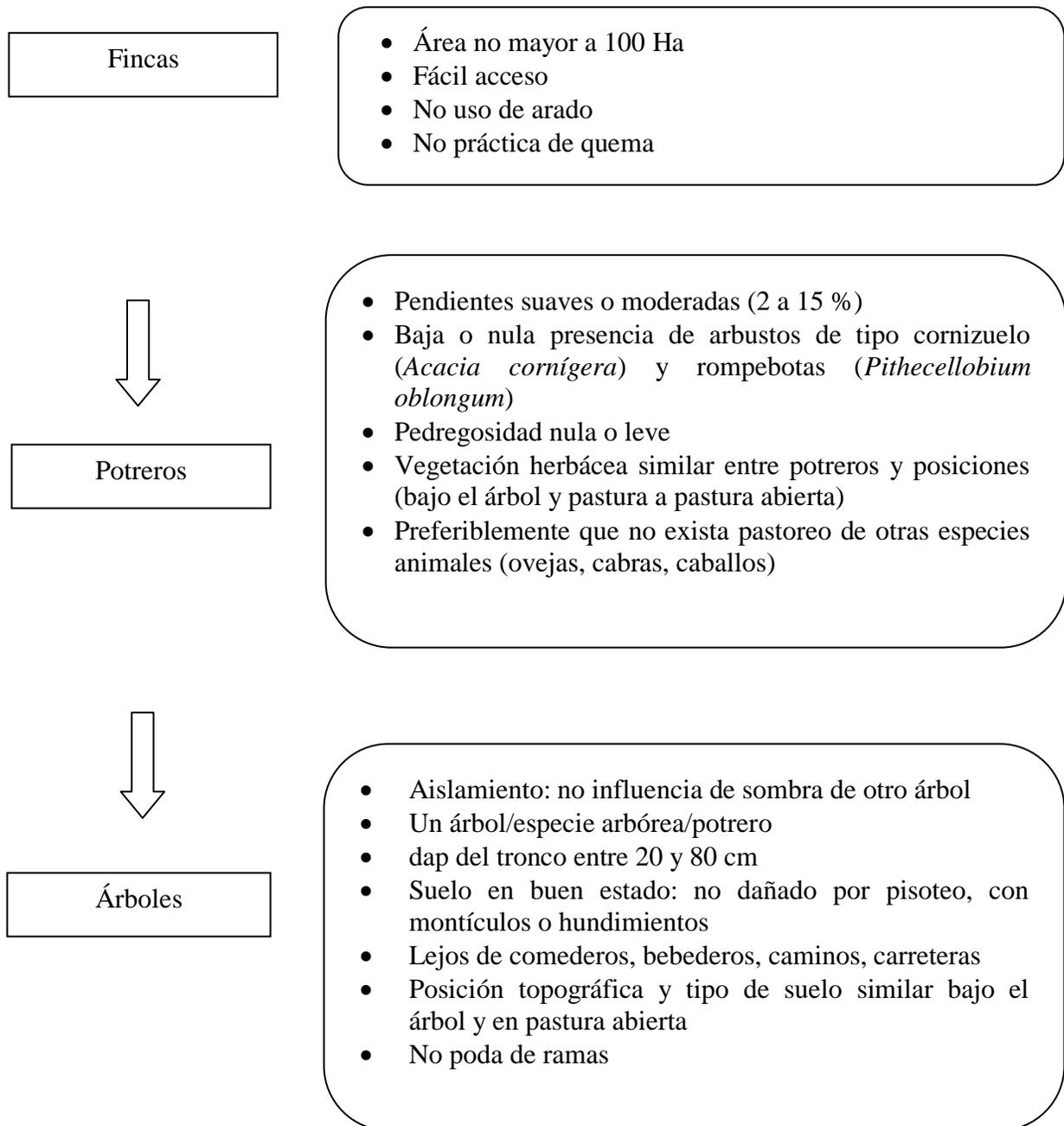


Figura 3. Criterios para la selección de áreas de muestreo y de árboles

3.3.5 Estimación de la densidad de copa

Para determinar el grado de densidad de la copa de cada árbol se hicieron mediciones cada 30 días utilizando un densiómetro. En total se realizaron 5 mediciones en los meses de marzo, abril, mayo, junio y julio de 2009. En cada árbol se realizaron cuatro mediciones, una en cada cuadrante (NW, SE, NE, SW), mirando siempre al árbol y a una distancia de 3 m con respecto al tronco (fija en el tiempo), que se estableció como la distancia promedio después de un análisis del diámetro de las copas de los 15 árboles seleccionados. El porcentaje de densidad de copa total fue un promedio de las 4 mediciones.

3.3.6 Evaluación de la humedad del suelo

La evaluación de la humedad del suelo se realizó en los meses de abril (época seca), junio y julio (época lluviosa) (Anexo 1). Durante el periodo de la época seca la medición de humedad se hizo a través del ThetaProbe, un instrumento que cuenta con sensores para medir el contenido de agua en el suelo (Delta-T Devices 2008). En cada fecha de muestreo se realizaron cuatro mediciones (una por cada cuadrante: NE, NW, SW y SE) en cada una de las dos posiciones (bajo el árbol y pastura abierta). La ubicación de cada punto de muestreo correspondió a una aleatorización previa sobre distancias fijas en metros de cada cuadrante. Por fallas en el funcionamiento del instrumento, durante la época lluviosa la medición de la humedad se hizo por el método gravimétrico, tomando también 4 submuestras en cada posición (bajo el árbol y pastura abierta). Posteriormente, las 4 submuestras se homogenizaron y se pesó una muestra de aproximadamente 200 g, la cual fue llevada al horno por 72 horas hasta alcanzar peso constante. La profundidad de muestreo en los dos métodos fue de 0-5 cm. Cada registro de humedad para todos los árboles y posiciones (bajo árbol y pastura abierta) se hizo en el transcurso de dos días para evitar la variabilidad ambiental producto de las distancias entre las zonas de estudio.

3.3.7 Caracterización física y química de suelos

La caracterización física del suelo se realizó en marzo describiendo los horizontes a una profundidad de 90 cm o hasta tocar piedra. En cada horizonte se determinó la profundidad, el color, la presencia de manchas de color y la textura. El punto para realizar la barrenada bajo el árbol se aleatorizó de acuerdo a las 4 direcciones cardinales y se hizo a una

distancia correspondiente a la mitad del diámetro de la copa del árbol. El perfil para el área a pastura abierta se hizo dentro de la parcela seleccionada para tal fin. Para la caracterización química del suelo se tomó una muestra compuesta para cada árbol y posición (bajo árbol y pastura abierta) siguiendo la metodología propuesta por Romero (2010). Cada muestra estuvo formada por 10 submuestras tomadas de 0 - 10 cm de profundidad. Para la posición dentro del árbol las muestras se tomaron en dirección Sur – Oeste a la mitad de la copa del árbol, pues según Sandoval (2006) esta es la zona más influida por la caída de hojarasca y demás material vegetal. Para cada muestra se determinó:

- Nitrógeno potencialmente mineralizable (NPM $\mu\text{g/gsoil}$) por el método de incubación anaeróbica a 40°C durante siete días y extracción con KCl 2N, según modificaciones de Keeney (1982) del método general descrito por Waring y Bremner (1964) y lectura del NH_4 resultante por colorimetría después de generar color por el método de fenol y citrato.
- Carbono orgánico por oxidación de dicromato en medio ácido durante 30 minutos en bloque digestor a temperatura constante de 155°C y valoración del dicromato no oxidado mediante sal de Mohr. El porcentaje de materia orgánica se estimó multiplicando el C orgánico por el factor 1.7.
- Cationes de intercambio (Ca^{2+} , Na^+ , Mg^{2+} , K^+) y aluminio de intercambio (Al^{3+}) extraídos por sucesivos lavados con una solución de BaCl 0.2 N en una relación extracto-suelo de 1:5 siguiendo el método de Mehlich (1984) con la modificación remarcada por Lax et ál. (1986). Las concentraciones de los cationes de intercambio y aluminio fueron determinados mediante IPC en un laboratorio acreditado.
- Fósforo inorgánico extraído por el método Olsen (Olsen et ál. 1954) mediante bicarbonato (0.5M NaHCO_3 a pH 8.5, relación solución-suelo de 1:20 (Kuo 1996). El fósforo resultante de los extractos, previamente neutralizados con una solución diluida de HCl, se determinó colorimétricamente por el método del ácido ascórbico según Murphy y Riley (1962).

- Una submuestra triturada fue enviada al laboratorio de análisis isotópicos UC Davis (Estados Unidos) para obtener la abundancia natural de los isotopos de C y N ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) y el contenido en nitrógeno total.

3.3.8 *Métodos estadísticos*

Para la humedad del suelo se realizó un análisis de varianza de efectos fijos utilizando modelos lineales generales y mixtos con el fin de determinar diferencias significativas entre los tratamientos. En los casos en que se rechazó la hipótesis de igualdad de tratamientos se utilizó la prueba de comparación de medias LSD de Fisher a una significancia de 0.05. Para evaluar el supuesto de homogeneidad de varianzas se modelaron los datos con varianzas homogéneas y heterogéneas y los modelos resultantes fueron comparados con la prueba del cociente de verosimilitud. Los datos fueron analizados mediante el programa estadístico InfoStat versión 2009 (Di Rienzo et ál. 2009). Para el análisis se utilizó un modelo completamente aleatorizado en parcelas sub-divididas, donde el factor principal fue el hábitat asociado a la especie arbórea (que incluye datos de bajo el árbol y de la pastura abierta), en la subparcela estuvo la posición (bajo el árbol o pastura abierta) y en la sub-subparcela el tiempo (meses de muestreo). El modelo estadístico de análisis fue:

$$Y_{ijkl} = \mu + A_i + R_k (A_i) + P_j + A_i P_j + T_l + P_j T_l + A_i T_l + A_i P_j T_l + E_{ijkl}$$

donde:

- Y_{ijkl} : Variable respuesta i en la replicación K en la posición J en la época l
- μ : Efecto de la media general
- A_i : Efecto del hábitat asociado a la especie arbórea i
- P_j : Efecto de la posición J (bajo el árbol o pastura abierta)
- $A_i P_j$: Efecto de la interacción hábitat de la especie arbórea por posición
- T_l : Efecto de la variable respuesta en el mes l
- $P_j T_l$: Efecto de la interacción posición por mes
- $A_i T_l$: Efecto de la interacción hábitat de la especie arbórea por mes
- $A_i P_j T_l$: Efecto de la interacción hábitat de la especie arbórea x posición x mes
- E_{ijkl} : Término de error independiente, supuestamente distribuido normal, con media cero y varianza constante

Para analizar la densidad de copa de las especies arbóreas se utilizó un análisis de varianza de modelos mixtos con parcelas divididas completamente aleatorizado con dos factores: especie arbórea y mes, con el fin de determinar diferencias significativas entre tratamientos. Para evaluar la composición química del suelo se empleó un ANDEVA de parcelas divididas completamente aleatorizado con dos factores: hábitat de la especie arbórea y posición (bajo el árbol o pastura abierta).

3.4 RESULTADOS

3.4.1 Descripción de unidades de muestreo (fincas, potreros y árboles dispersos)

Las fincas seleccionadas presentaban un área entre 18.6 y 57.3 ha, donde 75% de ellas manejaban un sistema doble propósito (producción de carne y leche) y 25% producción de leche. En todas las fincas el ganado recibía un suplemento alimentario en la época seca de pasto de corte, caña y sal mineralizada. Se realizaba control de malezas a través de chapias y de la aplicación de productos químicos para especies de hoja ancha y arbustos de tipo cornizuelo (*Acacia cornígera*) y rompebotas (*Pithecellobium oblongum*). Las pasturas en los potreros seleccionados tenían aproximadamente 20 años y áreas de 1.8 a 7.7 ha (Anexo 2). La vegetación herbácea en los potreros era dominada por pastos de crecimiento estolonífero: *Paspalum notatum*, *Paspalum conjugatum*. En cuanto al manejo del pastoreo, todas las fincas abrían los potreros en la época seca imponiendo un pastoreo continuo; en el mes de febrero (mes seco) las fincas evaluadas registraron una carga animal entre 0.6 y 3.4 unidades animales[†]/ha; mientras que en la época lluviosa se cerraban los potreros estableciendo un pastoreo rotacional con un periodo de ocupación que va de 1 a 8 días y un periodo de descanso de 9 a 30 días. La carga animal de las fincas en el mes de julio (mes lluvioso) estuvo entre 0.2 y 1.9 unidades animales/ha (Anexo 3).

La caracterización arbórea de los 11 potreros arrojó un total de 536 árboles distribuidos en 34 especies y 19 familias (Anexo 4). En este estudio las familias arbóreas más comunes

[†] Unidad animal: 450 Kg

fueron Fabaceae y Moraceae con 5 y 4 especies, respectivamente. La especie más común fue el roble (n=116), seguido por el carao (n=99) y el guácimo (n=93), resultados que están condicionados por el objetivo del estudio donde se buscó seleccionar individuos de estas 3 especies arbóreas. La mayoría de las especies presentes en los potreros (70.5%) ocurrieron en números muy bajos (1 a 10 individuos). La cobertura arbórea (dap > 20 cm) promedio en los potreros fue de 19.6 % donde 4.3% corresponde a árboles de carao, 3.9% a árboles de roble, 1.7% a árboles de guácimo y 9.7% corresponde a las restantes 31 especies. La densidad arbórea promedio fue de 14 árboles/ha (Cuadro 1); donde 3.1 corresponde a árboles de roble, 2.6 a árboles de carao, 2.5 a árboles de guácimo y 5.7 a las restantes 31 especies arbóreas. En cuanto a los individuos seleccionados para el estudio, los árboles de carao presentan dap (45.2 cm) y áreas de copa (231.3 m²) mayores que el guácimo (35.1 cm de dap y 116.1 m² de área de copa) y que el roble (35.1 cm dap y 129 m² de área de copa). En cuanto a la altura total, los árboles de roble (11.2 m) y de carao (12.4 m) tienen valores similares, pero los de guácimo son más bajos (7.6 m) (Cuadro 2).

Cuadro 1. Cobertura arbórea de potreros seleccionados en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua (dap > 20 cm)

Potrero	Área potreros (ha)	Total árboles	Cobertura arbórea/ha	% Cobertura arbórea	Densidad arbórea (árboles/ha)
1	5.4	113	1.65	30.5	21
2	3.3	67	1.05	32.4	21
3	2.6	28	0.41	16.1	11
4	2.3	38	0.59	26.1	17
5	3	86	0.97	33.2	29
6	2.6	45	0.74	28.7	17
7	2.2	11	0.16	7.6	5
9	1.8	10	0.08	4.8	6
8	2.6	18	0.1	3.9	7
10	7.7	38	0.59	7.7	5
11	4.3	82	0.1	24.6	19

Cuadro 2. Características dasométricas de árboles de carao (*Cassia grandis*), guácimo (*Guazuma ulmifolia*) y roble (*Tabebuia rosea*) seleccionados para este estudio en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

Especie	N. árbol	dap (cm)	Altura (m)	Área de copa (m ²)
Carao	1	43.0	11.0	183.8
	2	41.5	15.0	264.4
	3	55.0	16.0	328.3
	4	52.0	11.0	230.9
	5	34.5	9.0	149.1
	Promedio	45.2	12.4	231.3
Guácimo	6	28.5	6.0	84.9
	7	30.5	8.0	128.5
	8	55.0	9.0	185.0
	9	28.8	7.0	106.5
	10	33.0	8.0	76.0
	Promedio	35.2	7.6	116.2
Roble	11	33.0	9.0	90.7
	12	27.7	10.0	73.9
	13	41.0	10.0	161.9
	14	38.0	14.0	165.1
	15	35.8	13.0	153.7
	Promedio	35.1	11.2	129.1

3.4.2 Variación temporal de la densidad de copa

Hubo diferencias significativas ($f_{(8,41)}=2.56$; $p = 0.02$) entre especies en el grado de densidad de la copa durante el periodo de marzo a julio. En los meses de marzo, abril, mayo y junio los árboles de carao tuvieron una densidad de copa superior a los árboles de guácimo y roble, mientras que en julio las diferencias en la densidad de copa no fueron significativas estadísticamente (Figura 4). En promedio los árboles de carao mantuvieron una densidad de copa más alta durante todo el periodo (57.4% a) con respecto a árboles de guácimo (35.4% b) y de roble (33.9% b) (Anexo 5).

Tanto los árboles de carao (32%) como los de guácimo (14%) presentaron densidades de copa más bajas en marzo mientras que los árboles de roble presentaron la menor densidad en abril (11%) incrementándose notablemente a partir de junio (53%) (Figura 5). Los árboles de roble evaluados comenzaron a perder las hojas en marzo y permanecieron con poca y nula

cobertura de follaje hasta mayo, empezando a recuperar las hojas a mediados de junio. Los árboles de carao estudiados no perdieron totalmente las hojas, mientras que los de guácimo perdieron parte de sus hojas en marzo y abril (Figura 5).

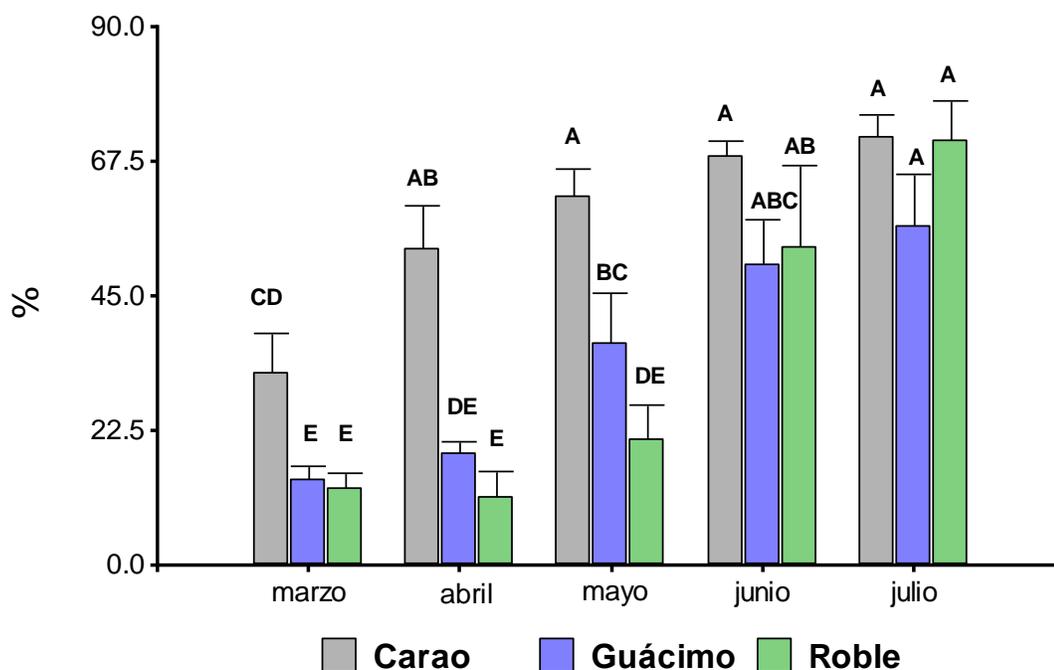
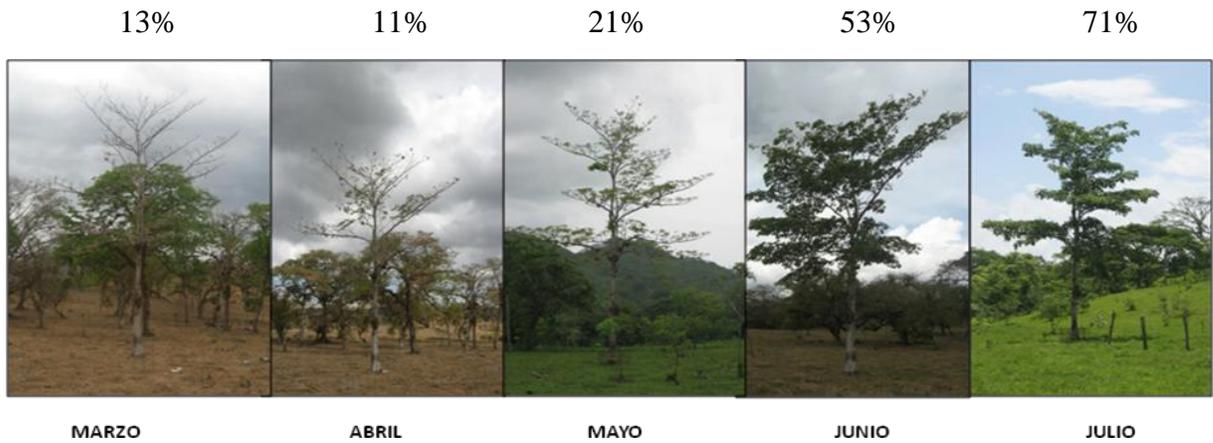


Figura 4. Comportamiento de la densidad de la copa de árboles aislados de carao, roble y guácimo de marzo a julio de 2009 en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua ($p < 0.05$)

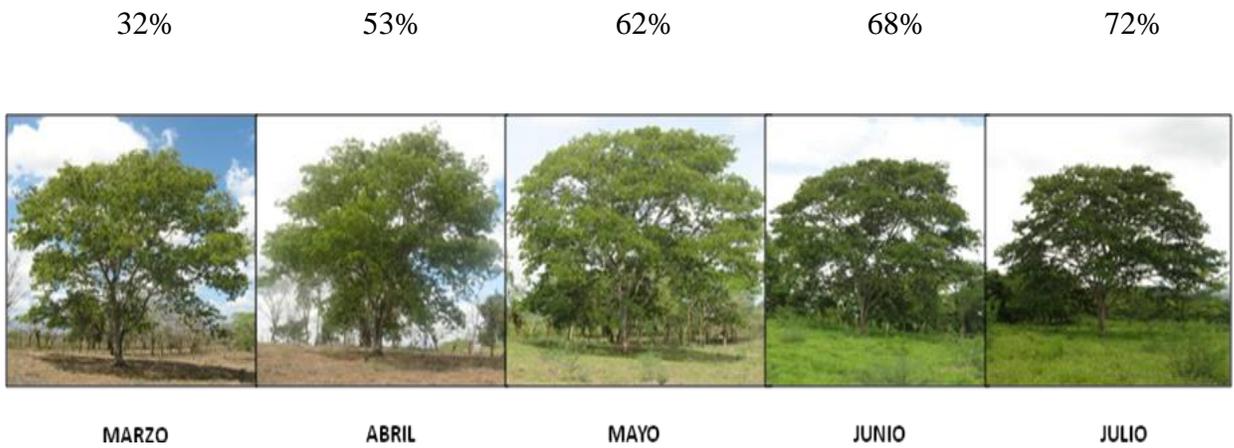
3.4.3 Variación temporal de la humedad del suelo (0-5 cm)

El análisis estadístico reflejó diferencias significativas ($f_{(4,72)}=3.03$; $p = 0.02$) en la humedad del suelo para los hábitats asociados a las 3 especies arbóreas durante los meses evaluados (abril, junio, julio). En abril la humedad del suelo fue similar en los tres hábitats, en junio la humedad fue mayor en los hábitats en donde se desarrollan árboles de guácimo y roble que en los de carao, mientras que en julio la humedad fue mayor en los hábitats asociados al roble y menor en los de carao (Figura 6). Sin embargo, durante los meses evaluados no se presentaron diferencias significativas en la humedad del suelo bajo las especies de árboles con respecto a la pastura abierta (Anexo 6). Lo que indica que en los primeros 5 cm no existe un efecto significativo de la presencia de las 3 especies arbóreas con respecto a la humedad del suelo (Cuadro 3).

ROBLE (*Tabebuia rosea*)



CARAO (*Cassia grandis*)



GUÁCIMO (*Guazuma ulmifolia*)

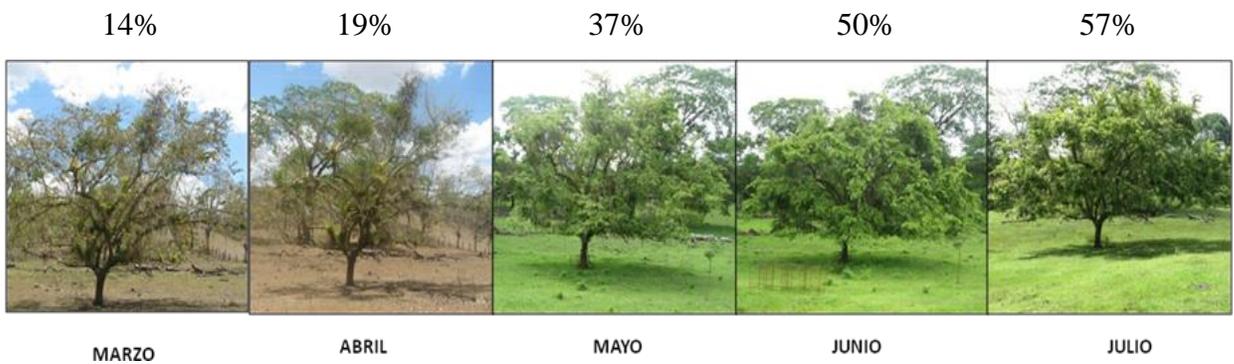


Figura 5. Evolución mensual de la densidad de copa y cobertura de follaje en tres especies de árboles en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua (2009)

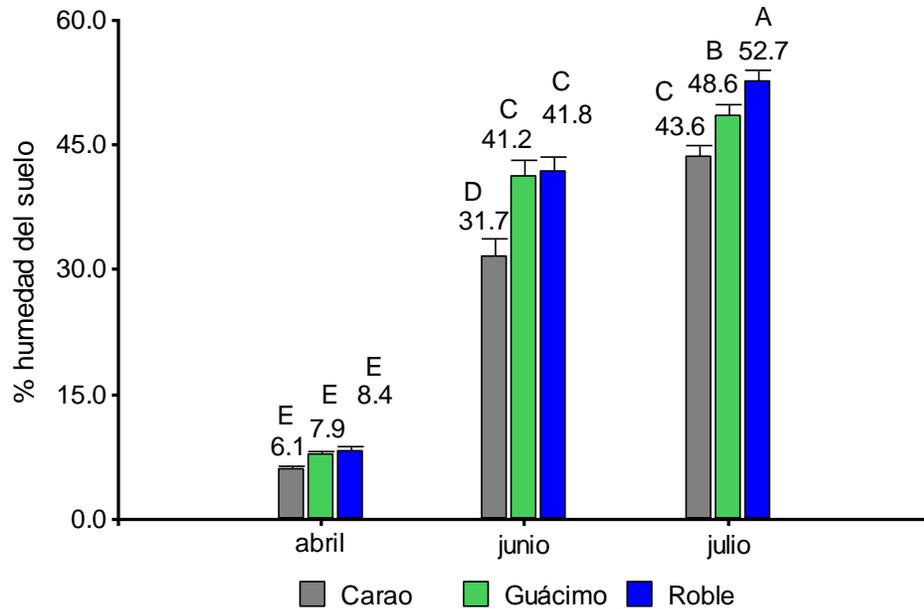


Figura 6. Humedad del suelo (0-5 cm) en los hábitats asociados a árboles de roble, guácimo y carao en abril, junio y julio de 2009 ($p < 0.05$)

Cuadro 3. Humedad del suelo (%) (\pm DE) de 0-5 cm de profundidad por posición de muestreo (BA: Bajo el árbol, PA: pastura abierta)

Mes	Carao		Guácimo		Roble	
	BA	PA	BA	PA	BA	PA
Abril	5.9 \pm 2.3	6.3 \pm 2.5	8.1 \pm 2.0	7.7 \pm 1.7	8.4 \pm 2.1	8.2 \pm 2.7
Junio	35.2 \pm 8.7	32.8 \pm 14.2	41.1 \pm 8.2	41.3 \pm 10.4	41.3 \pm 7.5	42.2 \pm 9.5
Julio	45.1 \pm 8.6	42.1 \pm 6.7	48.2 \pm 7.2	48.9 \pm 7.4	54.8 \pm 7.4	50.5 \pm 8.3

3.4.4 Características físicas de suelos

Esta evaluación mostró condiciones similares de las propiedades físicas bajo árbol y en la pastura abierta. Sin embargo, se presentaron diferencias entre árboles. Algunos de los sitios: 1, 3, 5 (carao) 6, 7, 9 (guácimo) 11, 12, 13, 14 (roble) se caracterizan por presentar grietas en la estación seca, alta plasticidad en húmedo, textura arcillosa y coloraciones negras, por lo que se concluye que se trata de suelos de tipo vertisol. Otros sitios: 2, 4 (carao), 8, 10 (guácimo) y 15 (roble) se caracterizaron por presentar suelos con tonalidades más claras (café) y texturas francas a franco-arcillosas por lo que puede tratarse de suelos tipo inceptisoles. A lo largo de

los perfiles no se identificaron manchas de color, pero en algunos casos en los horizontes más profundos se detectaron coloraciones grisáceas lo que puede ser un indicador de problemas de drenaje impedido (Anexo 7 y 8).

3.4.5 Características químicas de suelos

Los suelos en los sitios de estudio presentaron valores de pH entre 6.1 y 6.3. Los niveles de aluminio y sodio fueron muy bajos (menor a 1 meq/100 g) por lo que no son de esperar problemas de toxicidad por ninguno de estos elementos. Los niveles de materia orgánica estuvieron entre 7.7% y 8.8% (Cuadro 5, Anexo 9). Según la guía para la interpretación de análisis de suelo del CATIE, los niveles de fósforo encontrados se consideran como bajos (menos de 10 mg/l), el contenido de potasio está dentro del rango considerado como bueno (0.4-3 meq/100g) mientras que los niveles de calcio (4-36 meq/100 g) y los contenidos de magnesio (2-18 meq/100 g) (Cuadro 5) están dentro de los rangos óptimos.

Para el pH del suelo el análisis estadístico arrojó diferencias significativas entre los hábitats de las especies arbóreas ($f_{(2,29)}=5.01$; $p = 0.01$) siendo los valores mayores en los sitios de guácimo (6.29) y carao (6.25) con respecto a los de roble (6.15). También se registraron diferencias significativas en la posición de muestreo ($f_{(1,29)}=4.93$; $p = 0.03$) registrándose mayor pH en la pastura abierta (6.27) que bajo el árbol (6.19), independientemente de la especie arbórea. En cuanto al potasio se registraron diferencias significativas ($f_{(1,29)} = 4.93$; $p = 0.03$) siendo mayor el nivel bajo los árboles (0.54 mq/100g), independiente de la especie arbórea, con respecto a la pastura abierta (0.27 mq/100g). Además, se presentaron diferencias significativas a nivel de C_{13} ($f_{(1,29)}=10.09$; $p = 0.04$) registrándose menor contenido bajo los árboles (-20.5%) que en la pastura abierta (-18.6%). Para los hábitats asociados a las especies arbóreas hubo diferencias significativas ($f_{(2,29)}=7.75$; $p = 0.002$) siendo el C_{13} menor en lugares de carao (-20.6%) y de guácimo (-20.1%) que en el roble (-18.0%). En cuanto a N_{15} del suelo se presentaron diferencias significativas ($f_{(2,29)}=4.42$; $p = 0.02$) resultando mayores niveles en hábitats asociados a guácimo (5.0%) y roble (4.9%) frente a carao (4.4%). Finalmente, no se encontraron diferencias estadísticamente

significativas en las variables carbono orgánico, nitrógeno potencialmente mineralizable, fósforo inorgánico, Ca y Mg para ninguno de los factores evaluados (Cuadro 4, Anexo 10).

En cuanto a la composición química del suelo bajo árboles de carao, roble y guácimo con respecto a la pastura abierta las diferencias no fueron significativas para ninguna de las variables evaluadas (Cuadro 4). Sin embargo, se encontraron mayores niveles de nitrógeno en hábitats de árboles de roble (77.6 ug g^{-1}), seguido por el de los árboles de guácimo (63.8 ug g^{-1}), mientras que hábitats asociados a árboles de carao (52.9 ug g^{-1}) registraron los niveles de nitrógeno más bajos. Existe también una tendencia a un mayor contenido de nitrógeno bajo árboles de guácimo y roble con respecto a la pastura abierta, lo que no sucede en árboles de carao (Cuadro 5). Finalmente, bajo árboles de guácimo los niveles de fósforo (6.8 ug g^{-1}), potasio (0.7 mq/100g) y magnesio (9.4 mq/100g) fueron más altos que bajo árboles de roble, carao y que en la pastura abierta (Cuadro 5).

Cuadro 4. Valor p para las variables químicas del suelo asociadas a árboles aislados de carao, guácimo y roble en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

Variable	Factor		
	Hábitat por posición	Posición [†]	Hábitat asociado a especie arbórea
Carbono orgánico (%)	0.87	0.41	0.58
Nitrógeno (ug g⁻¹)	0.95	0.75	0.38
P inorgánico (ug g⁻¹)	0.96	0.49	0.45
Ca mq/100g	0.86	0.84	0.65
K mq/100g	0.45	0.03	0.32
Mg mq/100g	0.97	0.84	0.29
C₁₃ ‰	0.68	0.004	0.002
N₁₅ ‰	0.18	0.07	0.02

Diferencias significativas ($p < 0.05$)

[†] Posición: bajo árbol o pastura abierta

Cuadro 5. Composición química del suelo (\pm DE) en pasturas naturales por posición de muestreo (BA: Bajo el árbol, PA: Pastura abierta)

Elemento	Carao		Guácimo		Roble	
	BA	PA	BA	PA	BA	PA
pH	6.2 \pm 0.1	6.3 \pm 0.05	6.2 \pm 0.06	6.3 \pm 0.1	6.0 \pm 0.09	6.2 \pm 0.1
Carbono orgánico %	4.6 \pm 0.8	4.5 \pm 0.7	5.2 \pm 0.9	4.7 \pm 0.5	4.9 \pm 1.3	4.7 \pm 0.3
Nitrógeno ug g ⁻¹	52.3 \pm 18.4	53.6 \pm 29.3	68.1 \pm 46.5	59.6 \pm 47.9	80.8 \pm 39.6	74.5 \pm 44.7
P inorgánico ug g ⁻¹	5.9 \pm 3.0	5.6 \pm 2.7	6.8 \pm 3.1	6.3 \pm 2.3	5.6 \pm 1.5	4.7 \pm 1.0
Al mq/100g	0.01 \pm 0.01	0.004 \pm 0.01	0	0.01 \pm 0.02	0.004 \pm 0.01	0.02 \pm 0.01
Ca mq/100g	24.9 \pm 8.2	23.1 \pm 9.9	27.5 \pm 10.2	24.9 \pm 8.6	27.3 \pm 9.4	29.5 \pm 14.7
K mq/100g	0.4 \pm 0.3	0.2 \pm 0.1	0.7 \pm 0.7	0.3 \pm 0.3	0.4 \pm 0.2	0.3 \pm 0.2
Mg mq/100g	7 \pm 2.7	7.1 \pm 3.9	9.4 \pm 2.6	9 \pm 3.9	7.4 \pm 3.5	7.05 \pm 3.0
C₁₃ %	-21.5 \pm 1.1	- 19.7 \pm 2.4	- 21.2 \pm 2.0	- 18.8 \pm 1.5	- 18.5 \pm 0.9	-17.3 \pm 0.7
N₁₅ %	4.6 \pm 0.5	4.2 \pm 0.4	5.2 \pm 0.3	4.6 \pm 0.5	4.8 \pm 0.34	4.9 \pm 0.5

3.5 DISCUSIÓN

3.5.1 Cobertura arbórea en potreros seleccionados

La diversidad arbórea representada en 34 especies y 19 familias se suma a estudios realizados en la zona que demuestran que los territorios ganaderos de Nicaragua se caracterizan por presentar una alta diversidad de especies arbóreas en los potreros. En este sentido, Esquivel (2005) en Muy Muy, Nicaragua encontró entre 72 especies arbóreas (dap > 10 cm) distribuidas en 28 familias; Ramírez (2007) en Matiguás, Nicaragua registró 47 especies de árboles y Sánchez et ál. (2005) en Rivas encontraron 20 especies arbóreas en potreros de alta cobertura y 17 especies arbóreas en potreros de baja cobertura (dap > 10 cm).

El carao, el roble y el guácimo fueron especies comunes del área evaluada; lo que coincide con trabajos realizados en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua en donde las tres

especies se encuentran entre las más abundantes en dichos paisajes ganaderos (Ramírez 2007, Velázquez 2005, Esquivel 2005, Sánchez et ál. 2005). Estas especies son comunes en otros sistemas silvopastoriles de la región; por ejemplo, Ferrer et ál. (2008) encontraron en Chiapas, México que el guácimo es una de las especies más abundantes, mientras que en San Martín, Meta, Colombia el carao fue una de las especies comunes en potreros (Caro 2006). La abundancia de estas especies en los potreros puede ser debida a una alta capacidad de regeneración natural con respecto a otras especies arbóreas producto del tipo de agente dispersor, un alto grado de adaptación a las condiciones medioambientales y/o una preferencia de los productores por estas especies.

Finalmente, los niveles de cobertura arbórea encontrados en este estudio (3.9% a 33.2%) y de densidad arbórea (5 a 29 árboles/ha) en árboles con dap > 20 cm, son similares a los registrados por Saucedo (2010) quien reporta para Matiguás una cobertura arbórea promedio de 16.2% y una densidad arbórea de 21.6 árboles/ha. Estos resultados evidencian una mayor cobertura arbórea de los sitios estudiados con respecto a lo presentado por Velázquez (2005) en Muy Muy, Nicaragua quien encontró una cobertura de árboles con dap > 10 cm entre 3.7% y 5.7% y por Villanueva et ál. (2007) en Cañas, Costa Rica, en donde la densidad arbórea (dap > 10 cm) varió entre 5 a 13.9 árboles/ha y la cobertura arbórea entre 3.2% a 12.3%.

3.5.2 Variación temporal de la densidad de copa

Aunque los árboles de carao evaluados no perdieron las hojas durante el periodo seco, esta especie es altamente abundante en el paisaje de Muy Muy y Matiguás y se observó cómo en el mes de marzo, la mayoría de estos árboles pierden las hojas e inmediatamente florecen; esto es un indicador de la alta variabilidad que existe entre individuos de la misma especie; variabilidad que puede estar relacionada con la edad o las condiciones de sitio donde se encuentran los árboles. En este sentido, Harmon s.f y Salas (1993) mencionan que el follaje de carao comienza a caer a principios de la temporada seca (enero), quedando completamente sin hojas en marzo donde empieza la producción de abundantes flores hasta abril, cuando se genera el nuevo follaje. Por lo tanto, es probable que los mayores niveles de densidad de copa (hojas y/o flores) durante el periodo seco en el carao con respecto a otras especies como el

roble y el guácimo conviertan a esta especie en un refugio para el ganado en épocas de mayor estrés calórico y sea una de las razones por las cuales los productores retienen estos árboles en sus potreros; explicando en parte la abundancia de esta especie en los sistemas ganaderos evaluados. Además, es importante mencionar que los niveles de densidad registrados en el presente estudio para carao (57.4%) son similares a los registrados para coyote (*Platymiscium parviflorum*) (57.8%) especie que tampoco perdió el follaje durante el periodo seco (marzo-abril) y para el genízaro (*Albizia saman*) (69.5%) (Gamboa 2009), lo cual sería una base para agrupar las especies arbóreas en la zona de acuerdo a la densidad de copa y conservación de las hojas.

En cuanto al roble, algunos estudios señalan que la copa de esta especie genera menos sombra que la de los árboles de guácimo. Lemus (2008) encontró que el roble y el guácimo presentan niveles de sombra de 60.2% y 79.6%, respectivamente. Estos resultados son comparables en términos de radiación fotosintéticamente activa (RAFA) a lo encontrado por Esquivel (2007) donde el guácimo transmitió una RAFA de 33.7% y el roble de 54.9%. Sin embargo, en este estudio se encontraron niveles de densidad de copa más altos en julio en roble (71%) que en guácimo (57%). En este sentido, es importante mencionar que entre los factores que determinan diferencias en el grado de densidad de la copa de las especies arbóreas y que podrían estar influyendo en las diferencias entre los estudios están: la edad de los individuos, la época de medición, el tipo de instrumento empleado, las diferencias entre observadores y/o grado de error del mismo. Por consiguiente, es necesario tener en cuenta estos factores al establecer este tipo de comparaciones.

En los árboles de guácimo los niveles menores de densidad de copa se registraron en el periodo seco: marzo y abril, lo cual responde al hecho de que los árboles perdieron parte de su follaje durante este periodo. Estos resultados coinciden con los encontrados por Sandoval (2006) quien en Muy Muy Nicaragua, encontró que la máxima caída de hojas en guácimo se da entre marzo y abril. También se tiene conocimiento de que el follaje en los árboles de guácimo es caedizo en sitios con estación seca prolongada y que es permanente en zonas húmedas (Salas 1993). Los árboles de roble presentaron un comportamiento similar a los árboles de guácimo registrando el menor nivel densidad de copa en abril (11%) y marzo (13%) lo cual se relaciona con la caída de las hojas durante este periodo.

El hecho de que árboles de guácimo y roble pierdan parcial y totalmente sus hojas durante marzo y abril (meses secos) puede ser una respuesta adaptativa a condiciones de menor disponibilidad de agua. En plantas con crecimiento rítmico o continuo, es posible observar el cese del crecimiento en zonas tropicales con una estación seca definida; donde el grado de desecación dependerá de las reservas de agua en la planta y en el subsuelo, lo cual explica que la caída del follaje no se observe siempre al inicio de la estación seca, sino más bien en un periodo avanzado en la estación o inclusive hacia el final de esta, dependiendo del abastecimiento de agua en el suelo (Guevara 2006).

3.5.3 Variación temporal de la humedad del suelo (0-5 cm)

El contenido de humedad del suelo refleja la distribución de las lluvias en la zona, con contenidos más altos en los meses de junio y julio que en abril. En abril se registraron los valores de humedad del suelo más bajos (7.5%) (Anexo 6), cuando la precipitación fue de 23 mm mientras que en junio y julio fue de 137.8 y 291 mm, respectivamente. Sin embargo, no se detectó un efecto significativo de la presencia de ninguna de las especies de árboles sobre la humedad del suelo (0-5 cm) con respecto a la pastura abierta; siendo probable que a esta profundidad el árbol no esté ejerciendo una competencia significativa por el recurso agua debido a que explora estratos más profundos del suelo. También es posible que en caso de que los árboles estén compitiendo por agua en la capa superficial, ésta sea compensada por las modificaciones microclimáticas que se dan bajo el árbol, donde se espera una reducción de la temperatura y con ello de la evapotranspiración del estrato herbáceo. Santana et ál. 1999 encontraron que el establecimiento de árboles en los potreros reduce la temperatura ambiental. Adicionalmente, Zelada (1996) reporta para una pastura tropical en Costa Rica con una reducción de luz de 50% la temperatura promedio fue de 27 °C frente a 32 °C con un 100% de luz. Sin embargo, es importante tener en cuenta que los muestreos para el presente estudio se hicieron en los primeros 5 cm del suelo, por lo que es posible que a mayor profundidad la relación pueda ser diferente.

Existen una serie de estudios que documentan un efecto positivo de los árboles sobre el contenido de humedad del suelo. Bolívar (1998) encontró mayor humedad del suelo bajo un

sistema silvopastoril con *Acacia mangium* (24%) frente a una pastura de *Brachiaria humidicola* como monocultivo (22%). Adicionalmente, en un experimento realizado en La Plata, Argentina se evaluó el contenido de humedad del suelo en sistemas silvopastoriles de *Populus deltoides* con densidades de 625 y 416 árboles/ha y especies de pastos naturales y naturalizados. En general, los perfiles humidimétricos de la pradera sin árboles mostró en los primeros 80 a 90 cm un comportamiento similar al de los sistemas silvopastoriles. Pero, a partir de los 90 cm, a medida que aumentaba la profundidad, hubo una creciente disminución de la humedad en los sistemas silvopastoriles, produciéndose la mayor diferencia con respecto a la pradera a los 235 cm (profundidad máxima del estudio). Esta situación se debería a la mayor capacidad de los árboles de extraer agua (Marlats et ál. 1998).

Finalmente, la menor humedad del suelo en los hábitats asociados al carao (26.4%) parece indicar que esta especie tolera niveles de humedad más bajos en comparación con árboles de guácimo (31.5%) y de roble (33.3%). Sin embargo, no existen estudios que indiquen la tolerancia a diferentes niveles de humedad del suelo de estas especies arbóreas.

3.5.4 Características químicas de suelos (0-10 cm)

Los suelos en los sitios de estudio son ligeramente ácidos. Los niveles de pH del suelo encontrados (6.1 - 6.3) son similares a los encontrados por Gamboa (2009) en Muy Muy en sistemas de árboles dispersos con coyote y genízaro los cuales estuvieron entre 6.2 y 6.6. También coinciden con los resultados de Romero (2010) que encontró que el pH de suelos en sistemas con árboles dispersos de roble, guácimo, genízaro y guanacaste en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua, estuvo entre 5.9 y 6.3.

En el caso del potasio y fósforo en el presente estudio no se registraron diferencias significativas bajo árboles de roble, carao y guácimo con respecto a la pastura abierta. Sin embargo, se registró una tendencia donde los niveles de estos elementos son mayores bajo árboles de guácimo que en la pastura abierta; en forma comparable Romero (2010) encontró que los niveles de potasio fueron significativamente mayores ($p < 0.1$) bajo árboles de guácimo (0.82 mq/100g) que en la pastura abierta (0.57 mq/100g) y también hubo una

tendencia de mayores contenidos de fósforo bajo el árbol (12 ug g^{-1}) que en la pastura abierta (9.3 ug g^{-1}); aunque estas diferencias no fueron significativas estadísticamente (Romero 2010).

La tendencia donde los niveles de potasio y ligeramente de fósforo son mayores bajo árboles de guácimo con respecto a la pastura abierta, pueden ser un indicador de una mayor presencia de los animales bajo el árbol que podría resultar en una mayor deposición de heces y orina y con ello, una mayor concentración de de estos elementos en el suelo. En la mayoría de los pastizales, la mayor concentración de fósforo en los suelos superficiales están asociados con la descomposición del estiércol, mientras que la mayoría de potasio se encuentra en la orina (Bellows 2001). Además, los mayores niveles de fósforo y potasio asociados bajo árboles de guácimo también podrían estar relacionados con mayores contenidos de estos elementos en la hojarasca y en los frutos de esta especie con respecto a los árboles de roble y carao. Sandoval (2006), por ejemplo, encontró mayores contenidos de fósforo en hojas (0.17%) y frutos (0.27%) del guácimo que en las hojas (0.14%) y frutos (0.15%) del carao y que en las hojas de roble (0.12%). También los niveles de potasio en los frutos de guácimo (1.58%) son superiores a los encontrados en los de carao (1.26%) y los niveles de potasio en hojas también son mayores en guácimo (0.98%), con respecto a hojas de carao (0.72%) y de roble (0.40%). En conclusión, Sandoval (2006) encontró que *Guazuma ulmifolia* estuvo asociado de forma consistente con mayores concentraciones de potasio, fósforo, magnesio el suelo, lo cual coincide con lo encontrado en este estudio. Además, menciona que los valores altos de potasio y fósforo que se presentan en algunos guácimos más que en otros, son indicativos de una posible mayor deposición de heces bajo los árboles de esta especie.

En relación al nitrógeno potencialmente mineralizable, se observó una tendencia donde los niveles de este elemento son mayores en el hábitat de roble que en el de guácimo y el de carao. Sin embargo, Romero (2010) encontró que los niveles de nitrógeno en los sitios asociados a árboles de roble (92.6 ug g^{-1}) fueron menores con respecto a lugares asociados a los árboles de guácimo (95.7 ug g^{-1}). Por lo tanto, los mayores niveles de nitrógeno en sitios asociados a roble, encontrados en el presente estudio, podrían deberse a efectos aleatorios producto de la selección de los sitios y no a un mayor requerimiento de nitrógeno de la especie. El mayor contenido de nitrógeno potencialmente mineralizable bajo árboles de roble y guácimo con respecto a pastura abierta podría estar relacionado con tasas de mineralización

más lentas de la hojarasca de estas especies o con una menor tasa de extracción de nitrógeno con respecto a árboles de carao (leguminosa) cuyos niveles bajo el árbol (52.3 ug g^{-1}) fueron ligeramente menores con respecto a la pastura abierta (53.6 ug g^{-1}); sin embargo, no hay información disponible al respecto. Romero (2010) también encontró niveles mayores de nitrógeno bajo árboles de roble (94.17 ug g^{-1}) que en la pastura abierta (91.14 ug g^{-1}).

En el aporte de nitrógeno por parte de árboles leguminosos es importante considerar que éstos pueden hacer un aporte neto, proveniente de la fijación simbiótica de nitrógeno. No obstante, Binder (1997) menciona que el carao pertenece a la subfamilia de las Caesalpinoidaceas de la cual la mayoría de las especies no fijan nitrógeno simbióticamente y que solo el 35% de las especies de esta subfamilia pueden formar nódulos. También se dice que la inundación detiene la fijación de nitrógeno, causando degeneración de los nódulos y que la fructificación, la sequía, la defoliación y la sombra pueden disminuir el suministro energético a los nódulos y, por tanto, estos se desprenden y se interrumpe la fijación de nitrógeno (Binder 1997). Los suelos evaluados presentan texturas arcillosas y franco arcillosas y se encontró que durante el periodo lluvioso tienden a encharcarse (Figura 22, artículo 2). Además, la zona se caracteriza por presentar una época seca fuerte durante enero a abril; por lo que ambos factores podrían estar afectando la fijación de nitrógeno en los árboles de carao.

El análisis del contenido de N_{15} en el suelo es una herramienta útil para investigar las fuentes de nitrógeno en el suelo. El fundamento teórico es que el nitrógeno del suelo es generalmente más rico en el isótopo N_{15} que el N_2 atmosférico. Por lo tanto, se esperaría que en las plantas no fijadoras, en las que la fuente primaria de nitrógeno proviene de la materia orgánica del suelo, tuviesen más N_{15} que las plantas fijadoras que toman tanto nitrógeno de la atmósfera como del suelo (Valles de la Mora et ál. 2002). En el presente estudio se registraron mayores contenidos de N_{15} bajo árboles de guácimo y de roble que bajo el carao. Estos resultados indican que en el roble y el guácimo (no leguminosas) la fuente primaria de nitrógeno pareciera derivar del suelo, mientras que en el carao (leguminosa) también provendría de la fijación de nitrógeno simbiótica (con árbol y/o con pastura). La proporción de leguminosas encontradas bajo los árboles de carao fue mayor que bajo el roble y el guácimo. de acuerdo a estos resultados no es posible distinguir si la fijación simbiótica de nitrógeno ocurre en el árbol, en la vegetación herbácea que crece debajo del árbol o en ambos, por lo que

se deben realizar estudios que profundicen en este tema. Asimismo, el menor contenido de nitrógeno en los sitios asociados al carao con respecto a la pastura abierta también podría explicarse por los bajos niveles de fósforo (5.9 ug g^{-1}) bajo árboles de carao, pues se ha documentado que las leguminosas tienen una demanda relativamente alta de este elemento y se supone que en muchos suelos tropicales la deficiencia de fósforo es el factor limitante para la fijación de nitrógeno (Van straat 2007, Binder 1997).

En cuanto al C_{13} los contenidos fueron menores bajo los árboles (-20.5‰) y mayores en la pastura abierta (-18.6‰), independientemente de la especie arbórea. El C_{13} es un indicador del tipo de vegetación predominante en una zona. El rango de C_{13} en plantas con metabolismo fotosintético C_3 oscila entre -35‰ y -20‰ mientras que en plantas con fotosíntesis C_4 está entre -10‰ y -18‰ (Santiago sf.). Por consiguiente, podría afirmarse que históricamente bajo los árboles la contribución de biomasa a la materia orgánica del suelo tiene un componente predominante de plantas C_3 , mientras que fuera del árbol la contribución de la biomasa ha sido dominada por especies C_4 . Esto está relacionado con el aporte de biomasa que harían los árboles (C_3) y la vegetación herbácea, donde se encontró que la proporción de especies leguminosas (C_3) es mayor bajo el árbol con respecto a la pastura abierta, mientras que la proporción de gramíneas es mayor en la pastura abierta que bajo los árboles. Adicionalmente, los menores niveles de C_{13} en sitios asociados a carao (-20.6‰) y guácimo (-20.06‰) con respecto a sitios donde se encuentran árboles de roble (-17.9‰) puede explicarse por una mayor proporción de leguminosas herbáceas en sitios asociados a carao y guácimo con respecto a sitios donde se encuentran árboles de roble, los cuales además presentaron mayor proporción de gramíneas herbáceas con respecto a árboles de guácimo y carao. Además, Romero (2010) encontró niveles de C_{13} similares a los registrados en el presente estudio en sitios asociados a árboles de roble (-18.8‰) y a guácimo (-20.8‰).

3.6 CONCLUSIONES

- No se registró un efecto estadísticamente significativo de la presencia de árboles de roble, guácimo y carao con respecto a la pastura abierta en cuanto a las variables químicas del suelo (0-10 cm) y humedad del suelo (0-5 cm); pero si hubo diferencias entre los hábitats asociados a las distintas especies de árbol.
- Existe una tendencia en los niveles de nitrógeno potencialmente mineralizable a ser mayores bajo árboles de roble con respecto a la pastura abierta.
- Los mayores contenidos de fósforo y potasio bajo copas de árboles de guácimo parecen estar relacionados a mayores contenidos de estos elementos en frutos y hojas de este árbol y posiblemente al aporte que harían los animales por medio del reciclaje de nutrientes a través del depósito de heces y orina.
- Los árboles de roble y guácimo presentaron un comportamiento caducifolio durante el periodo seco evaluado (marzo-abril) lo cual puede ser una respuesta adaptativa frente a condiciones de estrés hídrico.
- Los árboles de carao evaluados registraron los niveles de densidad de copa más altos con respecto a árboles de guácimo y roble, lo cual se debe a una copa más densa y a la conservación parcial de las hojas en la época seca.

3.7 RECOMENDACIONES

- La información sobre los requerimientos nutricionales y sistema radicular de roble, guácimo y carao es limitada, por lo que se debe profundizar en este aspecto.
- Evaluar el efecto de árboles de roble, carao y guácimo sobre la humedad del suelo a profundidades mayores a 5 cm, explorando la relación en el tiempo entre humedad del suelo y presencia de hojas en el árbol.

- Explorar a más profundidad el comportamiento de la fenología arbórea así como la dinámica de los nutrientes y del agua que se mueve alrededor de ella.
- La humedad del suelo presenta una alta variabilidad espacial, por lo que se recomienda aumentar la intensidad de muestreo por unidad de área.
- En sistemas silvopastoriles la evaluación del efecto del árbol sobre el contenido de nutrientes en el suelo debe corresponder a un balance entre los aportes por fijación de nitrógeno (árboles leguminosos) y la devolución de nutrientes por la biomasa arbórea. En este análisis es importante considerar las tasas de mineralización (asociadas a la calidad de la hojarasca) la fertilidad del sitio, el aporte de nutrientes por la presencia animal y por la vegetación del sotobosque, teniendo en cuenta la proporción de leguminosas herbáceas.
- Ampliar información sobre la fijación de nitrógeno en carao y en especies de la subfamilia de las Caesalpinoidaceas, de la cual se menciona que la mayoría de las especies no fijan nitrógeno simbióticamente.

3.8 BIBLIOGRAFÍA

- Archer, S. Smeins, F.E. 1991. Ecosystem level processes. *En: Grazing management an ecological perspective*. Heitschmidt, R. Stuth, J.W. eds. 1991. Timber press. Hong-Kong. p 109.
- Barbier, S. Gosselin, F. Balandier, P. 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests *Forest Ecology and management*. vol 254, no 1, pp 1-15
- Basurto, X. Hadley, D. 2006. Ecosistemas de pastizales, especies en peligro y ganadería Sostenible en tierras fronterizas de México-Estados Unidos: Conferencia Transcripciones.
- Bellows, B. 2001. Nutrient cycling in pastures. ATTRA.
- Binder, U. 1997. Manual de leguminosas de Nicaragua. Programa para la Agricultura Sostenible en Laderas de América Central (PASOLAC), Estelí (Nicaragua). Escuela de Agricultura y Ganadería de Estelí.

- Bolívar, DM. 1998. Contribución de *Acacia mangium* al mejoramiento de la calidad forrajera de *Brachiaria humidicola* y la fertilidad de un suelo ácido del trópico húmedo. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE.
- Callaway, R.M. Walker, L. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78(7), p. 1958–196.
- Caro Jacome, O.L. 2006. Conocimiento local y estudio de la comunidad de aves como herramientas para la identificación de especies arbóreas nativas importantes para la conservación en sistemas ganaderos de los Llanos Orientales de Colombia (San Martín, Meta). Tesis (Mag. Sc.). CATIE, Turrialba (Costa Rica).
- CATIE. 2009. Guía de interpretación de análisis de suelos. Laboratorio de suelos. CATIE. Turrialba, CR.
- Delta-T Devices. 2008. ThetaProbe Soil Moisture Sensor - ML2x. Cambridge. Inglaterra.
- Di Rienzo, J.A. Casanoves, F. Balzarini M.G. González L. Tablada M. Robledo C.W. InfoStat versión 2009. Grupo InfoStat. FCA. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina
- Esquivel Mimenza, H. 2007. Tree resources in traditional silvopastoral systems and their impact on productivity and nutritive value of pastures in the dry tropics of Costa Rica. PhD. Thesis. Turrialba, CR. CATIE. 161 p.
- Esquivel, M.J. 2005. Regeneración natural de árboles y arbustos en potreros activos en Muy Muy, Matagalpa, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 142 p.
- FAO. 2002. Agricultura de conservación estudio de casos en América Latina y África. Roma, Italia. (En línea). Consultado 10 julio 2009. Disponible en: <ftp://ftp.fao.org/agl/agll/docs/sb78s.pdf>
- Ferrer, G.J. López, M. Toral, J.N. Ochoa, S. De Jong, B. 2008. Árboles y arbustos forrajeros de la Región Norte-Tzotzil de Chiapas, México.
- Gamboa, H. 2009. Efecto de la sombra de genízaro (*Albizia saman* Jacq.) y Coyote (*Platymiscium parviflorum* Benth.) sobre la productividad primaria neta aérea, la biomasa forrajera y los rasgos funcionales de pastizales naturales en fincas ganaderas de Muy Muy, Nicaragua. Candidatura a Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE.
- Google Earth. 2009. Coordenadas de ubicación de Muy Muy y Matiguás, Nicaragua.
- Guevara, E. 2006. Arquitectura vegetal. *En: Arquitectura vegetal e interceptación de la luz.* Guevara, E. Rodríguez, W. 2006. Editorial Universidad de Costa Rica. San jose, CR.
- Harmon, P. sin fecha. *Cassia grandis* L. f. (En línea). Consultado 15 julio 2009. Disponible en: <http://www.cds.ed.cr/teachers/harmon/page61.html>.
- Huxley, P. 1996. Biological factors affecting form and function. In tree crop interactions.

- INIFOM (Instituto Nicaragüense de Fomento Municipal). 2008. Ficha Municipal Muy Muy, Matagalpa. (en línea). Consultado 28 de octubre de 2008. Disponible en: http://www.inifom.gob.ni/municipios/documentos/MATAGALPA/muy_muy.pdf
- Keeney, D. R. 1982. Nitrogen. Availability indices. Pages 711-722 in ASA-SSSA, editor. *Methods of Soil Analysis, Part 2. Chemical and Microbial Properties*, Madison, USA.
- Kuo, S. 1996. Phosphorus. *En*: D. L. Sparks, A. L. Page, P. A. Helmke, R. H. Loeppert, P. N. Soltanpour, M. A. Tabatabai, C. T. Johnston, M. E. Sumner, J. M.
- Lax, A. Roig, A. Costa, F. 1986 A method for determining the cation-exchange capacity of organic materials. *Plant and Soil* 94: 349-355.
- Lemaire, G. 2001. Ecophysiology of grasslands: dynamic aspects of forage plant populations in grazed swards. XIX international grassland congress, Sao Pablo Brazil. pp. 29-37.
- Lemus, G. 2008. Análisis de productividad de pasturas en sistemas silvopastoriles en fincas ganaderas de doble propósito en Esparza, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 126 p.
- Marlats, R.M. Lanfranco, JW. Baridón, E. 1998. Distribución de la humedad edáfica en sistemas silvopastoriles con diferentes densidades arbóreas y una pradera testigo. *Quebracho* N° 7: (43-51).
- Mehlich, A. 1984. Mehlich 3 soil test extractant: A modification of Mehlich 2 extractant. *Comm. Soil Sci. Plant An.* 15: 1409-1416.
- Murphy, J. Riley, J.P. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta.* 27: 31-36.
- Olsen, S.R. Cole, C.V. Wantanabe, F.S. Dean, L.A. 1954. Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. USDA Circular 939. U.S. Government Printing Office, Whashington D.C.
- Pallardy, S. 2008. *Physiology of Woody Plants*. Tercera edición. Elsevier Inc. Estados Unidos.
- Pezo, D. Ibrahim, M. Beer, J. Camero, A. 1999. Oportunidades para el desarrollo de sistemas silvopastoriles en América central. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 46 p
- Quesada, F. Somarriba, E. 2007. ShadeMotion: software para simular la forma, posición y evolución temporal de las sombras que proyectan los árboles. Turrialba, CR, CATIE.
- Ramírez Sandoval, L.R. 2007. Contribución ecológica y cultural de los sistemas silvopastoriles para la conservación de la biodiversidad en Matiguás, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 195 p.

- Ranganathan, R. De Wit, C.T. 1996. Mixed cropping of annuals and woody perennials: an analytical approach to productivity and management. En: tree – crop interactions. 1996. Ong, C.K.; Huxley, P; eds. 386 p.
- Romero, J. 2010. El efecto de la presencia de árboles en pasturas activas sobre características del suelo en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE.
- Salas Estrada, J.B. 1993. Árboles de Nicaragua. IRENA. 390 p.
- Sánchez, D. Harvey, C. Grijalva, A. Medina, A. Vílchez, S. Hernández, B. 2005. Diversidad, composición y estructura de la vegetación en un agropaisaje ganadero en Matiguás, Nicaragua. (En línea). Consultado 8 de noviembre de 2008. Disponible en: <http://www.ots.ac.cr/tropiweb/attachments/volumes/vol53-3-4/09-SANCHEZ-Div.indd.pdf>
- Sandoval Arriola, I.E. 2006. Producción de hojarasca y reciclaje de nutrientes de dos especies arbóreas y dos gramíneas en pasturas de Muy Muy, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 160 p.
- Santana, M.O. Valencia, J.D. Díaz, C. 1999. Evaluación de tres sistemas silvopastoriles de Cañafistola (*Cassia grandis*) Guayaba (*Psidium guajava*) y Guayaba- Cañafistola con *Brachiaria humidicola* en el Bajo Cauca. Corpoica, Universidad Nacional de Colombia, Pronatta. Caucasia, Antioquia, Colombia.
- Santiago, L. sf. Isótopos Estables. Carbono y Nitrógeno. (En línea). Consultado 18 de octubre de 2009. Disponible en: http://74.125.113.132/search?q=cache:ErKeNi5k0SwJ:faculty.ucr.edu/~santiago/Iso_clase3.ppt
- Sauceda, M. 2010. Sin publicar. Impacto del arreglo espacial del componente arbóreo en sistemas silvopastoriles sobre el nivel de sombreado y la conectividad estructural de los agropaisajes de los municipios de Belén y Matiguás, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE.
- Schroth, G. Lehmann, J. Barrios, E. 2003. Soil Nutrient Availability and Acidity. En: Trees, Crops and Soil Fertility. G. Schroth, G. Sinclair, F. eds. 2003. CAB International
- Valles de la Mora, B. Cadisch, G. Aluja-Schunemann, A. 2002. Comparación de metodologías de isótopos para evaluar fijación de N atmosférico y su destino en suelos y plantas. <http://www.colpos.mx/agrocien/Bimestral/2003/mar-abr/art-2.pdf>.
- Van Straaten, P. 2007. Agroecology. Enviroquest Ltd. Ontario, Canada. 426 p.
- Velásquez Vélez, R.A. 2005. Selectividad animal de forrajes herbáceos y leñosos en pasturas naturalizadas en función de épocas, manejo y condición de paisaje en Muy Muy, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 77 p.

- Villanueva, C.Tobar, D. Ibrahim, M. Casasola, F. Barrantes, J. Arguedas, R. 2007. Árboles dispersos en potreros en fincas ganaderas del Pacífico Central de Costa Rica. Agroforestería en las Américas (CATIE). no. 45 p. 12-20.
- Waring, S. A. Bremner, J. M. 1964. Ammonium production in soil under waterlogged conditions as an index of nitrogen availability. Nature 201:951-952.
- Zelada, E. 1996. Tolerancia a la sombra de especies forrajeras herbáceas en la zona Atlántica de Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE.

4 ARTÍCULO 2. EFECTO DE ÁRBOLES AISLADOS DE CARAO, GUÁCIMO Y ROBLE SOBRE LA COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y PRODUCTIVIDAD PRIMARIA NETA AÉREA DE PASTURAS NATURALES

4.1 INTRODUCCIÓN

En América central la mayor parte de los 13.2 millones de hectáreas cubiertas de pastos son de origen antropogénico y dentro de estas, entre 50% y 80% se encuentran degradadas, dándose una composición florística compleja: gramíneas, leguminosas herbáceas, arbustivas y arbóreas, así como muchas otras especies de valor forrajero y otras que se pueden considerar malezas (Pezo 2009). Las especies presentes en estos pastizales naturales incluyen vegetación espontánea que aparece luego de la apertura del bosque y especies invasoras a las pasturas sembradas, como parte de un proceso de sucesión (Pezo 2009).

La composición florística de un pastizal está estrechamente relacionada con la productividad, debido al tipo de especies y sus características morfológicas y funcionales. La productividad primaria neta aérea (PPNA) es el producto de la fotosíntesis y se refiere a la cantidad de biomasa que se acumula en una planta después de satisfacer sus necesidades respiratorias durante un periodo determinado, y es lo potencialmente disponible para los heterótrofos (Odum y Sarmiento 1998). Entre los factores que determinan la composición y productividad de la pastura en los sistemas silvopastoriles está la disponibilidad de recursos (agua, luz, temperatura, nutrientes), metabolismo fotosintético de las plantas (C_3 - C_4), los disturbios a los que se ven sometidas las pasturas (inundaciones, quemas, chapias, aplicación de herbicidas), la herbivoría y la presencia arbórea que modifica la disponibilidad de recursos y el comportamiento animal generando efectos indirectos sobre el estrato herbáceo. En Muy Muy y Matiguás, Nicaragua el paisaje está dominado por sistemas de árboles dispersos asociados a pasturas naturales que constituyen la base alimenticia del ganado; Además, la zona presenta una estación seca que impone una limitación a la productividad de las pasturas y a la productividad animal. Por consiguiente, la relevancia de este trabajo consiste en estudiar el efecto que tienen tres especies arbóreas abundantes en Muy Muy y Matiguás (carao, roble, guácimo) sobre la composición florística y PPNA de pasturas naturales. Dentro de la

composición florística de las pasturas se buscó evaluar la diversidad, abundancia de especies y su importancia forrajera dentro del sistema. Además, la información se expresa en términos de grupos funcionales: gramíneas, leguminosas, ciperáceas y especies de hoja ancha, con el fin de entender el aporte de cada grupo dentro de la composición de la pastura. Adicionalmente, este estudio busca evaluar las relaciones que se presentan entre la composición florística y PPNA de la pastura con variables como la densidad de copa de las especies arbóreas, humedad del suelo y composición química del suelo.

4.2 Objetivos del estudio

4.2.1 Objetivo general

- Evaluar el efecto de árboles aislados de guácimo (*Guazuma ulmifolia*), carao (*Cassia grandis*) o roble (*Tabebuia rosea*) sobre la productividad primaria neta aérea (PPNA) y composición florística de pasturas naturales con manejo bovino en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua.

4.2.2 Objetivos específicos

- Comparar la composición florística y PPNA de una pastura seminatural en lo abierto y bajo árboles aislados de guácimo, carao o roble.
- Estudiar la relación entre la variación temporal de las lluvias, la humedad del suelo y la sombra que proyectan las especies arbóreas, con la composición florística y la PPNA de una pastura seminatural.
- Evaluar la composición florística y productividad de biomasa herbácea por grupos funcionales (gramíneas, leguminosas, ciperáceas y hoja ancha no leguminosa) bajo árboles aislados de guácimo, carao o roble y en la pastura abierta.

4.3 MATERIALES Y MÉTODOS

4.3.1 Evaluación de la composición florística del estrato herbáceo

El área de muestreo fue la misma que la descrita en la sección de métodos del capítulo 4. La evaluación de la composición florística de la pastura se hizo empleando el método de porcentaje de cobertura. Para esto, se realizaron observaciones cada 30 días en los puntos de muestreo de PPNA correspondientes a la medición final (jaula móvil) y se realizó antes de cortar el material para evaluar biomasa. En total se hicieron 4 mediciones durante el periodo de abril a julio de 2009. En cada medición se realizaron 40 muestras por especie arbórea (4 muestras x 2 posiciones x 5 individuos por especie arbórea). Para la evaluación en campo se utilizó un marco de 50 x 50 cm subdividido en 25 cuadrantes, cada uno con un área de 10 x 10 cm. Dentro de cada sub-cuadrante se evaluó el porcentaje de cobertura de cada especie y de suelo desnudo (Figura 7). Para efectos del presente trabajo la proporción de especies en la pastura se clasificó en gramíneas, ciperáceas, hoja ancha leguminosa, hoja ancha no leguminosa. La proporción de especies en la pastura también se expresó en especies consumidas, medianamente consumidas y no consumidas por los bovinos cuya clasificación responde a una revisión de trabajos de selectividad animal realizados en la zona de estudio (Pérez y Pineda 2006, Treminio y Orozco 2006, Velázquez 2005).

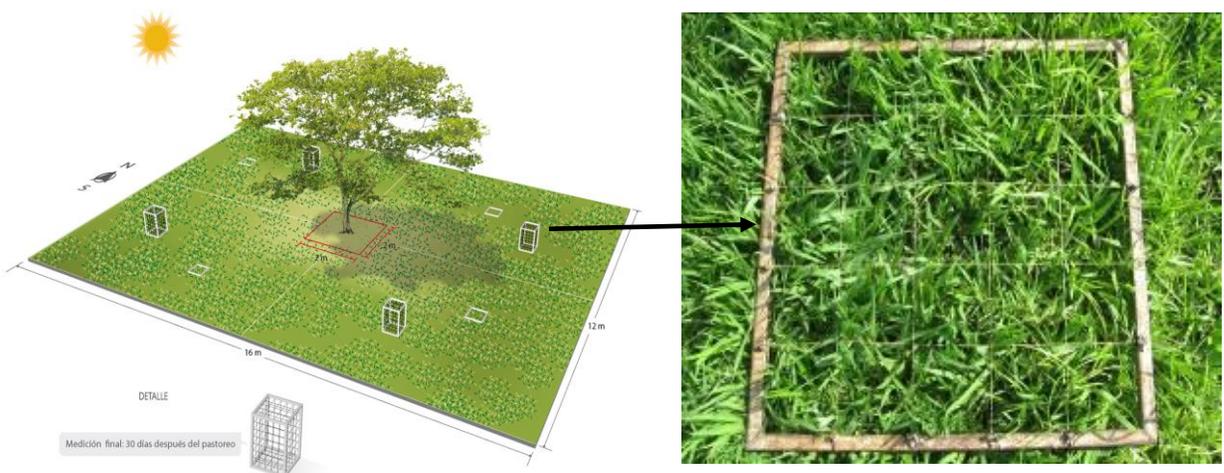


Figura 7. Método para evaluación de composición florística y suelo desnudo de pasturas naturales asociadas a árboles de roble, guácimo o carao

4.3.2 Evaluación de la PPNA del estrato herbáceo

El área de muestreo fue la misma que la descrita en la sección de métodos del capítulo 4. La evaluación de la PPNA de la pastura se hizo durante el periodo de abril a julio de 2009, donde se establecieron 4 ciclos de medición de 30 días cada uno. Se cosecharon muestras de biomasa verde y de material seco en pie. Cada ciclo estuvo conformado por una cosecha para establecer la cantidad de biomasa inicial en un periodo determinado, realizada con un cuadrante de 50 x 50 cm, un día después de que el ganado abandonara el potrero y una medición final 30 días después, en una muestra protegida durante este periodo por una jaula móvil (50 x 50 x 75 cm) (Figura 8). La entrada del ganado a cada potrero estuvo coordinada con cada productor según el calendario de mediciones. Para pre-definir la ubicación espacial de un primer punto de medición se hizo una aleatorización previa para cada cuadrante y cada ciclo de muestreo. La aleatorización se hizo sobre distancias fijas de 0.5 m cubriendo las distancias totales de cada cuadrante (8m x 6m). Para garantizar que el punto de muestreo del ciclo anterior no se repitiera en el siguiente ciclo, su ubicación no se incluyó en la nueva aleatorización. El segundo punto de medición se estableció en sitios donde la vegetación fuera similar tanto en biomasa como en composición. Posteriormente se hizo una segunda aleatorización para definir cuál de los dos puntos correspondió al muestreo inicial del periodo y al final (punto en donde se ubicó la jaula móvil). Antes de iniciar las mediciones de productividad (marzo) se homogenizó la altura de la pastura para todos los puntos de muestreo (2 cm aproximadamente) tanto bajo el árbol como en la pastura abierta. La altura a la cual se hizo la homogenización se determinó después de comparar todos los sitios de muestreo y de establecer cuál es la altura mínima en que se encontraban en ese momento las pasturas en los potreros seleccionados.

Para cada árbol y posición (bajo árbol y pastura abierta) se tomaron 4 muestras tanto para la medición inicial como para la final (1 por cada cuadrante) en cada ciclo. Esto implica un total de 40 muestras por especie arbórea tanto bajo el árbol como en la pastura abierta, por cada ciclo de muestreo (4 muestras x dos tiempos de medición (inicial y final) x 5 árboles/especie). Cuando la toma de una muestra coincidió con un sitio atípico (piedra, bostas) se estableció un nuevo punto de muestreo dejando una distancia de 0.5 m con respecto al

punto de muestreo rechazado. En cada punto de muestreo (inicial y final) el material vegetal fue cortado a 2 cm de la superficie del suelo. Cada componente (biomasa verde y seca en pie) se pesó en fresco y se depositó en bolsas de papel para secarse hasta alcanzar peso constante (72 horas). La estimación de la PPNA para cada posición se basó en el promedio de los 4 puntos de muestreo para la biomasa inicial y final, respectivamente. El cálculo de la PPNA se hace en base a las diferencias entre la medición final y la medición inicial para cada componente, expresadas en $gMs/m^2/día$, y se aplicó la corrección por senescencia de acuerdo a Sala y Austin (2000):

- Si las diferencias de biomasa verde en pie y biomasa seca en pie son positivas la PPNA es igual a la suma de las diferencias de los dos componentes.

PPNA= Diferencia biomasa verde + Diferencia biomasa seca, si: biomasa verde (medición final – medición inicial > 0) y biomasa seca (medición final – medición inicial > 0)

- Si la diferencia de biomasa verde en pie es positiva y la diferencia de biomasa seca en pie es negativa, la PPNA es igual al valor de biomasa verde (la diferencia negativa de la biomasa seca se asume como paso de biomasa seca a hojarasca).

PPNA= Diferencia biomasa verde, si: biomasa verde (medición final – medición inicial >0) y biomasa seca (medición final – medición inicial < 0)

- Cuando la diferencia de la biomasa verde en pie es negativa pero la diferencia de biomasa seca en pie es positiva la PPNA es igual a la diferencia de la biomasa seca menos la diferencia de la biomasa verde (se asume que hubo senescencia de la biomasa verde).

PPNA= Diferencia biomasa seca - Diferencia biomasa verde, si: biomasa verde (medición final – medición inicial < 0) y biomasa seca (medición final – medición inicial >0)

- Cuando las diferencias entre la medición final e inicial de los dos componentes en pie (verde y seco) son negativas se asume que no hubo incremento durante el periodo de medición, donde la biomasa verde que había senesció.

PPNA= 0, si: biomasa verde (medición final – medición inicial < 0) y biomasa seca (medición final – medición inicial < 0)

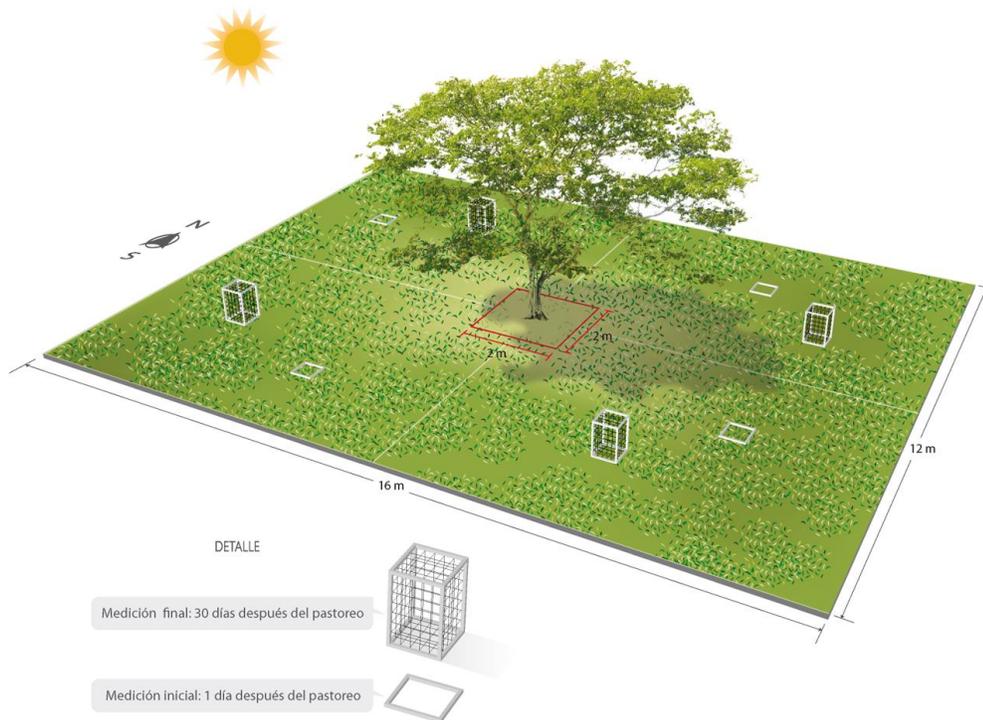


Figura 8. Parcela para el muestreo de biomasa y composición florística de pasturas bajo árboles de roble, guácimo y carao

4.3.3 Relación entre producción de frutos y PPNA de la pastura bajo árboles de guácimo

Se analizó la base de datos de producción de frutos de guácimo durante enero-noviembre de 2006, recolectada en 6 árboles por Sandoval (2006) en Muy Muy, Nicaragua. Para la recolección, Sandoval (2006) estableció 4 trampas (de 1 m² cada una) bajo la copa del

árbol y cuatro fuera de la copa, una en cada punto cardinal. Para el presente estudio se analizó la información bajo copa, pues fuera de ella prácticamente no se recolectaron frutos. Para el análisis entre producción de frutos y PPNA de la pastura, la información presentada de frutos corresponde a los meses de abril a julio de 2006, correspondiente al periodo de evaluación de la PPNA de la pastura en 2009.

4.3.4 Evaluación de biomasa herbácea por grupos funcionales

Para esta evaluación se tuvo en cuenta la biomasa correspondiente al punto de muestreo final de la PPNA de la pastura (jaula móvil). En cada muestra de biomasa se separó el material vegetal (biomasa verde y seca en pie) en los siguientes grupos: gramíneas y ciperáceas, leguminosas y hoja ancha no leguminosas, dentro de este último grupo se decidió separar la especie *Blechnum pyramidatum* por considerarla de interés forrajero, sobre todo en la época seca cuando es relativamente abundante (Pérez y Pineda 2006, Treminio y Orozco 2006). Cuando la biomasa en peso fresco de uno de estos grupos fue menor de 5 g no fue considerada. La cantidad de cada uno de estos grupos se expresó en gMs/m²/mes para cada posición (bajo el árbol y pastura abierta).

4.3.5 Evaluación de la precipitación en la zona de estudio

Se ubicó un pluviómetro casero en una finca representativa de cada zona de estudio (Guiligüas, Maizama, el Jobo, río Bulbul). Los pluviómetros se ubicaron en cercas evitando la presencia de cobertura arbórea u otros elementos que pudieran interceptar la lluvia. Se obtuvo un registro semanal durante 4 meses (abril-julio). Las mediciones se realizaron el mismo día en las 4 zonas de estudio, con el fin de que los resultados pudiesen ser comparables. El pluviómetro consistió en galones plásticos con un embudo de diámetro de 17 cm sellado en la boca. Las mediciones se hicieron a través de una buretra graduada en mm. Al final, los datos son la precipitación acumulada para cada mes.

4.3.6 Métodos estadísticos

Se realizaron análisis de varianza de efectos fijos usando modelos lineales generales y mixtos para analizar la composición florística de la pastura a través de las variables riqueza, la diversidad (índice de Shannon), la cobertura de gramíneas, de leguminosas, de ciperáceas y de

especies de hoja ancha no leguminosas. Los valores de cobertura por grupos funcionales fueron transformados a raíz cuadrada. En los casos en que se rechazó la hipótesis de igualdad de tratamientos se utilizó la prueba de comparación de medias LSD de Fisher a un nivel de significación de 0.05. Para evaluar el supuesto de homogeneidad de varianzas se modelaron los datos con varianzas homogéneas y heterogéneas y los modelos resultantes fueron comparados con la prueba del cociente de verosimilitud. Los datos fueron analizados mediante el programa estadístico InfoStat versión 2009 (Di Rienzo et ál. 2009).

Para comparar la cobertura de especies en la pastura bajo las tres especies arbóreas con respecto a la pastura abierta se hizo un análisis de similitud utilizando un análisis de conglomerados por el método de Ward y la distancia de Bray Curtis. Adicionalmente, se realizó un MANOVA para evaluar las diferencias entre grupos. En cuanto a las variables cobertura de gramíneas, leguminosas, ciperáceas y especies de hoja ancha se utilizó un modelo completamente aleatorizado en parcelas divididas, donde el factor principal fue el hábitat asociado a la especie arbórea (que incluye datos bajo el árbol y de pastura abierta) y en la subparcela estuvo la posición (bajo árbol o pastura abierta). Para el análisis de la abundancia de especies en la pastura y su relación con la densidad de copa de los árboles y el régimen de lluvias, se realizó un análisis de correspondencia múltiple con las 15 especies más abundantes en la pastura a partir del cual se obtuvo el gráfico biplot para determinar las relaciones entre las especies y las variables categóricas.

Para la variable PPNA se realizó un análisis de varianza de efectos fijos usando modelos lineales generales y mixtos donde se modelaron las varianzas por presentar problemas de heteroscedasticidad. En los casos en que se rechazó la hipótesis de igualdad de tratamientos se utilizó la prueba de comparación de medias DGC a un nivel de significación de 0.05. Se hizo un análisis de regresión para evaluar el efecto de la precipitación sobre la PPNA. Para el análisis de la biomasa herbácea de gramíneas, leguminosas, *Blechnum pyramidatum* y especies de hoja ancha se utilizó un ANDEVA. Para el análisis las leguminosas y *Blechnum pyramidatum* fueron transformadas a logaritmo 10 y las especies de hoja ancha fueron transformadas a rango. Para la riqueza, la diversidad (índice de Shannon), PPNA y biomasa herbácea de gramíneas, leguminosas, *Blechnum pyramidatum* y especies de hoja ancha no leguminosa se utilizó un modelo completamente aleatorizado en parcelas sub-

divididas, donde el factor principal fue el hábitat asociado a la especie arbórea, en la subparcela estuvo la posición y en la sub-subparcela el mes.

El modelo estadístico de análisis fue:

$$Y_{ijkl} = \mu + A_i + R_k (A_i) + P_j + A_i P_j + T_l + P_j T_l + A_i T_l + A_i P_j T_l + E_{ijkl}$$

donde:

Y_{ijkl} : Variable respuesta i en la replicación K en la posición J en la mes l

μ : Efecto de la media general

A_i : Efecto del hábitat asociado a la especie arbórea i

P_j : Efecto de la posición J (bajo el árbol o pastura abierta)

$A_i P_j$: Efecto de la interacción del hábitat asociado a la especie arbórea por posición

T_l : Efecto de la variable respuesta en la mes l

$P_j T_l$: Efecto de la interacción posición por mes

$A_i T_l$: Efecto de la interacción hábitat asociado a la especie arbórea por mes

$A_i P_j T_l$: Efecto de la interacción hábitat asociado a la especie arbórea x posición x mes

E_{ijkl} : Término de error independiente, supuestamente distribuido normal, con media cero y varianza constante.

4.4 RESULTADOS

4.4.1 Composición florística de pasturas naturales

4.4.1.1 Abundancia, riqueza y diversidad de especies herbáceas

Se registraron 58 especies en las pasturas evaluadas, 57 especies conocidas y una sin identificar (Anexo 11), distribuidas en 22 familias. La familia más común fueron las Poaceae con 12 especies, seguida por la familia de las Fabaceae con 9 especies, mientras que 14 familias estuvieron representadas por 1 especie (Anexo 12). La especie más común en todos los sitios de muestreo fue *Paspalum notatum* con un promedio de cobertura de 40.2%, seguida

por *Paspalum conjugatum* con 9.6% (Anexo 13). *Paspalum notatum* también fue más abundante bajo los árboles (34.2%) y en la pastura abierta (46.3%), seguida por *Paspalum conjugatum* cuya presencia fue mayor bajo los árboles (14%) que en la pastura abierta (10.6%) (Anexo 14). Solo *Paspalum notatum* tuvo una abundancia mayor a 10%, mientras que 10 especies tuvieron una abundancia entre 1 y 10 % y el restante (46 especies) tuvo una cobertura menor del 1%.

De las 57 especies encontradas 33 de ellas (57.9%) no son consumidas por el ganado y representan un 6.4% de la cobertura total evaluada; 9 especies (15.8%) son medianamente consumidas por el ganado y representan un 11.3% de la cobertura total, mientras que 15 especies (26.3%) son consumidas por el ganado y representan 82.2% de la cobertura total (Figura 9, Anexo 10 y 11). De las 15 especies presentes en las pasturas que son reportadas como consumidas por el ganado (Cuadro 6), 9 especies figuran dentro de las 15 más abundantes (*Blechum pyramidatum*, *Paspalum centrale*, *Paspalum conjugatum*, *Desmodium triflorum*, *Hyparrhenia rufa*, *Paspalum notatum*, *Panicum laxum*, *Panicum laxum*, *Cynodon dactylon*, *Ischaemum ciliare* (Anexo 15).

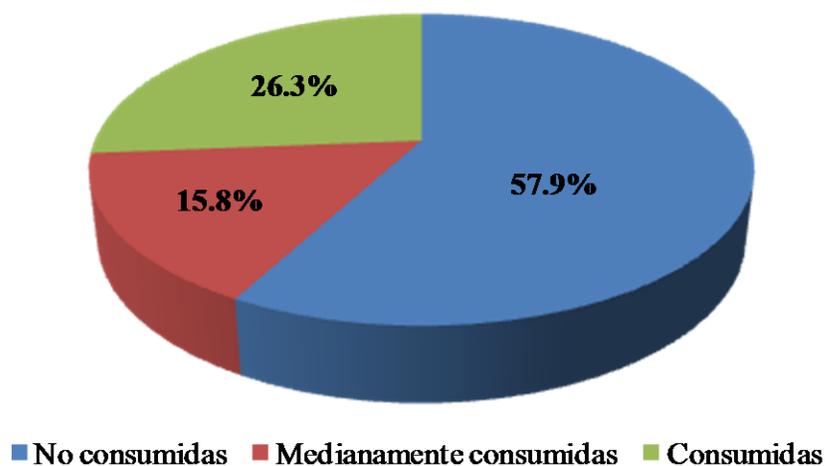


Figura 9. Distribución de especies según su consumo por bovinos en pasturas naturales asociadas a árboles de guácimo, roble y carao, en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

En cuanto a la riqueza y diversidad de especies herbáceas, en los meses lluviosos (mayo, junio, julio) se registró mayor riqueza ($f_{(3,72)}=20.71$; $p < 0.0001$) y diversidad de

especies ($f_{(3,72)}=7.73$; $p < 0.0002$) que en abril (mes seco). Mientras que la riqueza fue mayor bajo el árbol ($f_{(1,24)}=4.65$; $p = 0.04$) (independientemente de la especie arbórea) que en la pastura abierta (Cuadro 7). Sin embargo, durante el periodo evaluado no se registraron diferencias significativas en la riqueza y la diversidad de la pastura bajo árboles de carao, roble y guácimo con respecto a la pastura abierta (Anexo 16 y 17).

Cuadro 6. Especies herbáceas presentes en las pasturas evaluadas, reportadas como consumidas por bovinos en Muy Muy, Nicaragua (Velázquez 2005)

N.	Nombre común	Nombre científico
1	Angleton	<i>Dichanthium aristatum</i>
2	Batatilla	<i>Ipomoea hederifolia</i>
3	Blechum	<i>Blechum pyramidatum</i>
4	Calopogonium	<i>Calopogonium muconoides</i>
5	Cola de Burro	<i>Paspalum centrale</i>
6	Conjugatum	<i>Paspalum conjugatum</i>
7	Fructicosa	<i>Desmodium triflorum</i>
8	Jaragua	<i>Hyparrhenia rufa</i>
9	Marandú	<i>Brachiaria brizantha cv Marandú</i>
10	Notatum	<i>Paspalum notatum</i>
11	Oplismenium	<i>Oplismenus burmanii</i>
12	Panícula	<i>Panicum laxum</i>
13	Pasiflora	<i>Serjania atrolineata</i>
14	Pasto estrella	<i>Cynodon dactylon</i>
15	Retana	<i>Ischaemum ciliare</i>

Cuadro 7. Riqueza y diversidad de pasturas naturales (\pm DE). Letras distintas en la misma columna (por cada factor) indican diferencias significativas ($p < 0.05$)

Factor	Riqueza	Índice de Shannon
Mes		
Abril	6.8 \pm 1.97 b	0.89 \pm 0.6 b
Mayo	10.7 \pm 4.6 a	1.23 \pm 0.6 a
Junio	10.9 \pm 3.6 a	1.24 \pm 0.5 a
Julio	10.4 \pm 3.5 a	1.25 \pm 0.6 a
Posición		
Bajo árbol	10.7 \pm 4.1 a	1.32 \pm 0.6 a
Pastura abierta	8.6 \pm 3.3 b	0.99 \pm 0.6 a

4.4.1.2 Similitud en la cobertura de especies herbáceas en sitios de muestreo

El análisis de conglomerados divide la composición florística de la pastura en dos grupos. El grupo 2 muestra que la cobertura de especies es similar bajo árboles de roble, guácimo y en la pastura abierta; mientras que el grupo 1 está conformado por la cobertura de especies bajo árboles de carao (Figura 10). Las diferencias entre los grupos ($p < 0.0001$) se deben a la contribución diferencial de las siguientes especies: *Paspalum notatum*, *Cynodon dactylon* y *Dichromena ciliata* que se encuentran en una proporción de 23.1%, 1% y 13.9%, bajo árboles de carao; mientras que en el grupo de muestras 2, *Paspalum notatum* se encontró en una proporción de 43.7%, *Cynodon dactylon* 9.1% y *Dichromena ciliata* 6.4% (Anexo 18). La matriz de similitud (Cuadro 8) señala que las pasturas evaluadas presentan una similitud entre 68% y 85%, siendo la pastura abierta y bajo los árboles de guácimo y de roble los tratamientos más similares en cuanto a la composición con una similitud de 85%. Asimismo, las diferencias en la cobertura de especies de la pastura fueron más evidentes bajo árboles de carao con respecto a árboles de roble (similitud de 68%).

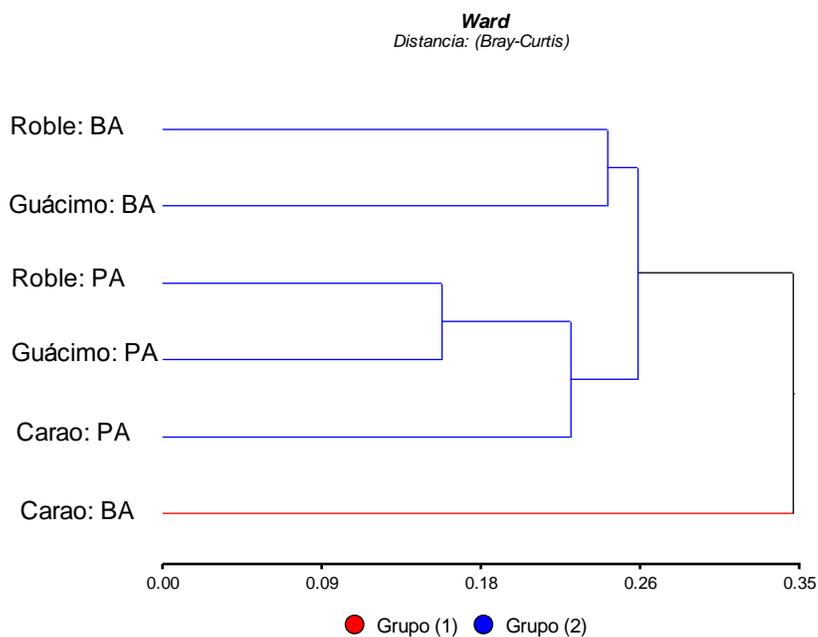


Figura 10. Dendrograma de similaridad de la cobertura de especies de la pastura en los diferentes tratamientos (BA: bajo árbol y PA: pastura abierta)

Cuadro 8. Matriz de índices de similitud de Bray curtis basados sobre la cobertura de especies de la pastura por posición de muestreo (BA: bajo árbol y PA: pastura abierta)

Tratamientos		Carao		Guácimo		Roble	
		BA	PA	BA	PA	BA	PA
Carao	BA	*	*	*	*	*	*
	PA	0.7	*	*	*	*	*
Guácimo	BA	0.73	0.75	*	*	*	*
	PA	0.72	0.83	0.79	*	*	*
Roble	BA	0.68	0.74	0.75	0.77	*	*
	PA	0.68	0.76	0.77	0.85	0.79	*

4.4.1.3 Relación entre especies herbáceas, hábitat de especies de árboles, sombra arbórea y condiciones de lluvia o sequía

Para el análisis se seleccionaron las 15 especies más abundantes en la pastura (Anexo 12). Entre estas, 3 especies pertenecen al grupo de hoja ancha no leguminosas (*Achyranthes aspera*, *Baltimora recta* y *Blechum pyramidatum*); 4 especies pertenecen al grupo de especies de hoja ancha leguminosas (*Mimosa pudica*, *Mimosa* sp, *Desmodium distortum*, *Desmodium triflorum*) y al grupo de las gramíneas pertenecen 7 especies (*Hyparrhenia rufa*, *Paspalum centrale*, *Cynodon dactylon*, *Ischaemum ciliare*, *Paspalum conjugatum*, *Paspalum notatum* y *Panicum laxum*), mientras que solo una Ciperácea (*Dichromena ciliata*) figura entre las especies más comunes.

Los resultados del análisis de correspondencia múltiple indican que existe una relación significativa entre la composición florística de la pastura, el hábitat de las especies de árboles el periodo evaluado y la posición de muestreo (bajo el árbol y pastura abierta) ($p < 0.001$). El eje 1 divide las especies más comunes en las pasturas de acuerdo al hábitat asociado a las especies de árboles, donde *Panicum laxum*, *Paspalum notatum*, *Paspalum centralum*, *Paspalum conjugatum* y *Achyranthes aspera* fueron más comunes en hábitats de roble, mientras que *Desmodium distortum*, *Mimosa pudica*, *Blechum pyramidatum*, *Dichromena ciliata*, *Hyparrhenia rufa*, *Ischaemum ciliare*, *Desmodium triflorum* son más comunes en hábitats asociados a carao y guácimo. El eje 2 divide las especies herbáceas de acuerdo a condiciones con y sin sombra y al tiempo de evaluación (sequía, lluvia). Durante abril (mes seco) las especies *Paspalum conjugatum*, *Achyranthes aspera*, *Blechum pyramidatum*,

Mimosa pudica, *Hyparrhenia rufa*, *Dichromena ciliata*, *Desmodium distortum*, *Baltimora recta*, *Mimosa* sp fueron más comunes bajo el árbol. Las especies *Desmodium triflorum*, *Paspalum centralum*, *Cynodon dactylon*, *Paspalum notatum*, *Panicum laxum* fueron más comunes en el periodo lluvioso a pastura abierta.

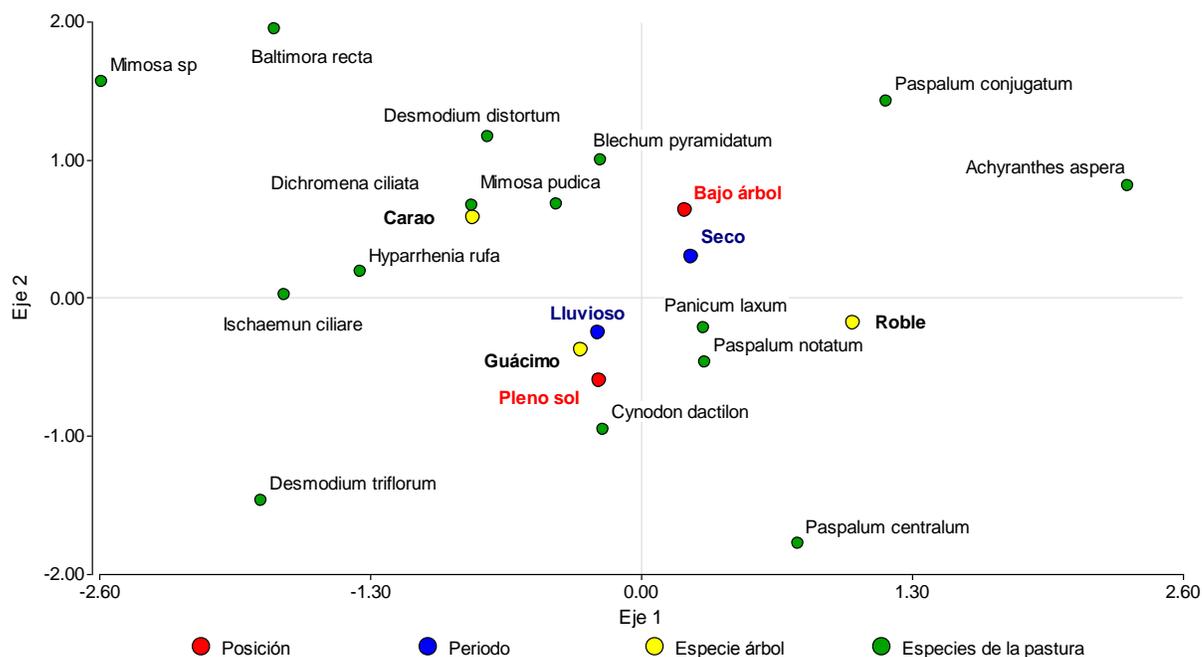


Figura 11. Biplot por correspondencia múltiple para la relación entre especies más frecuentes en la pastura con la sombra arbórea y un periodo lluvioso (mayo, junio, julio) y seco (abril) en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

4.4.1.4 Relación entre la composición florística y composición química del suelo

El análisis por componentes principales indica que el 67.5% de la variabilidad en la composición florística están explicadas por el análisis. En este sentido, *Hyparrhenia rufa*, *Blechum pyramidatum*, *Desmodium distortum* están asociadas a mayores contenidos de fósforo en el suelo. *Paspalum conjugatum* se encuentra asociado a suelos con mayores niveles de materia orgánica, magnesio y potasio. *Panicum laxum*, *Achyranthes aspera* se relacionan con suelos con más nitrógeno y calcio; mientras que *Desmodium triflorum*, *Ischaemum ciliare*, *Baltimora recta*, *Mimosa* sp, *Dichromena ciliata*, *Mimosa pudica* son especies asociadas con condiciones de menor fertilidad (Figura 12). En este estudio las leguminosas *Mimosa pudica*, *Mimosa* sp, *Desmodium distortum*, *Desmodium triflorum* están asociadas con niveles medios

de fósforo, bajos contenidos de potasio y de nitrógeno en comparación a las otras especies de la pastura. También se observa una tendencia donde la concentración de nutrientes es mayor bajo el árbol (Figura 12).

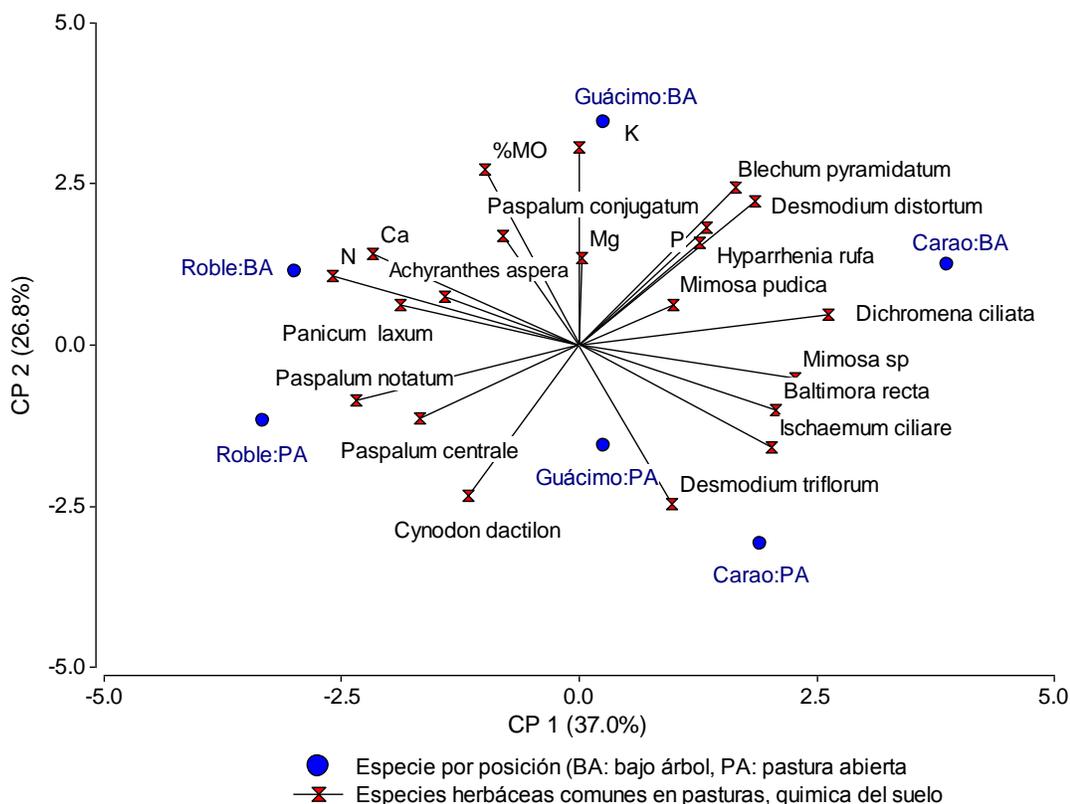


Figura 12. Biplot construido mediante análisis de componentes principales con las especies más abundantes de la pastura y composición química del suelo, bajo los tres tipos de árboles

4.4.1.5 Distribución de suelo descubierto y composición florística por grupos funcionales

La proporción de gramíneas fue significativamente mayor ($f_{(2,24)} = 5.4$; $p = 0.01$) en los lugares asociados al roble (80.9%) y menor en los hábitats asociados a carao (59.7%) (Figura 14). Para las especies hoja ancha no leguminosas, las de hoja ancha leguminosas y las ciperáceas no hubo diferencias significativas para ninguno de los factores evaluados (Anexo 19). Tampoco se detectaron diferencias significativas en la proporción de los grupos funcionales evaluados ni en el porcentaje de suelo desnudo bajo las tres especies arbóreas y en la pastura abierta (Cuadro 9).

Sin embargo, existe una tendencia de una mayor proporción de gramíneas en la pastura abierta (67.9 – 83.8%) que bajo árboles de guácimo (69.7%), roble (78%) y carao (51.5%). La proporción de leguminosas fue mayor bajo las 3 especies arbóreas que en la pastura abierta (Cuadro 10). También existe una clara dominancia de las gramíneas en las pasturas (70.9%) mientras que las leguminosas herbáceas están en menor proporción (4.5%) (Figura 13). Adicionalmente, los niveles de suelo desnudo son mayores bajo árboles de carao (13.9%) con respecto a árboles de guácimo (9.8%), roble (5.7%) y pastura abierta (8.7%), aunque estas diferencias no fueron significativas estadísticamente (Cuadro 10).

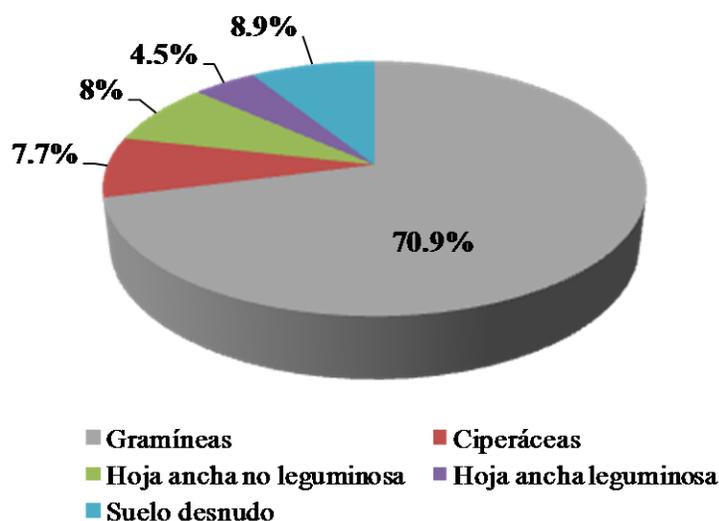


Figura 13. Cobertura de los componentes de la vegetación herbácea y de suelo desnudo en pasturas naturales en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

Cuadro 9. Valor *p* para grupos funcionales de la pastura y suelo desnudo en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

Variable	Factor		
	Hábitat por posición	Posición (bajo árbol o pastura abierta)	Hábitat asociado a especie arbórea
Hoja ancha no leguminosa	0.97	0.15	0.23
Hoja ancha leguminosa	0.87	0.53	0.51
Gramínea	0.58	0.09	0.01
Ciperáceas	0.53	0.64	0.08
Suelo desnudo	0.63	0.47	0.17

Diferencias significativas ($p < 0.05$)

Cuadro 10. Niveles de suelo desnudo y cobertura de grupos funcionales (%) (\pm DE) en pasturas naturales por posición de muestreo (BA: bajo el árbol, PA: pastura abierta)

Variable	Carao		Guácimo		Roble	
	BA	PA	BA	PA	BA	PA
Hoja ancha no leguminosa	13.3 \pm 10.6	10.11 \pm 11.3	8.8 \pm 13.3	4.1 \pm 2.9	7.7 \pm 4.4	3.81 \pm 2.2
Hoja ancha leguminosa	7.37 \pm 10.5	5.2 \pm 7.4	3.7 \pm 5.3	3.7 \pm 6.2	7.7 \pm 4.4	2.1 \pm 2
Gramínea	51.5 \pm 21	67.9 \pm 20.8	69.7 \pm 21.3	74.4 \pm 12.7	78 \pm 14.7	83.8 \pm 10.4
Ciperáceas	13.9 \pm 10.4	8.0 \pm 5.9	7.9 \pm 6.6	8.0 \pm 6.3	3.7 \pm 2.3	4.7 \pm 3.4
Suelo desnudo	13.9 \pm 17.8	8.7 \pm 14.6	9.8 \pm 15.1	9.7 \pm 12.3	5.7 \pm 11.4	5.6 \pm 10.4

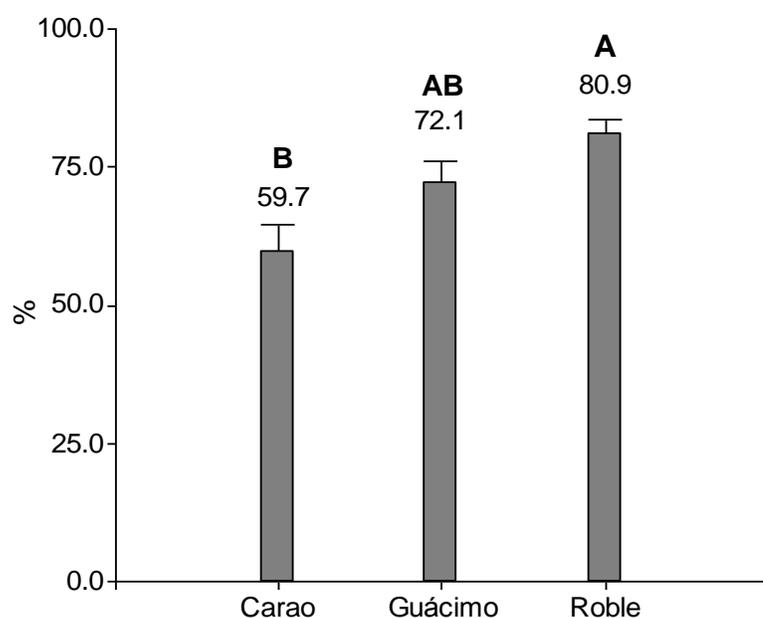


Figura 14. % de la proporción de gramíneas herbáceas en hábitats asociados a árboles de carao, guácimo y roble en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua ($p < 0.05$)

4.4.2 Productividad primaria neta aérea (PPNA) de pasturas naturales asociadas a árboles dispersos de roble, carao y guácimo

Se encontró un efecto significativo de la interacción hábitat de la especie de árbol con el periodo de PPNA evaluado ($f_{(6,72)} = 2.83$ $p = 0.0158$). La PPNA en junio en los hábitats

asociados al guácimo fue mayor que la de los lugares asociados al carao y al roble (Figura 15). En julio y mayo no hubo diferencias significativas en la PPNA de los sitios asociados a las 3 especies arbóreas, mientras que en abril la PPNA fue mayor en sitios asociados a roble con respecto a los de guácimo y de carao (Figura 15). Hubo también un efecto significativo de la presencia arbórea ($f_{(1,12)}=11.87$ $p=0.0048$) presentándose mayor productividad en la pastura abierta (2.21 gMs/m²/día) que bajo los árboles (independientemente de la especie) en donde la PPNA fue de 1.86 gMs/m²/día. Este valor equivale a una disminución promedio de la PPNA del 15.8% por la presencia arbórea. No hubo diferencias significativas de la interacción especie de árbol x posición (debajo del árbol y pastura abierta) en la PPNA (Anexo 20). Sin embargo, durante el periodo evaluado se observó una tendencia de mayor PPNA en la pastura abierta que bajo árboles de carao, roble y guácimo. El promedio de la PPNA de abril a julio indica que esta reducción es mayor bajo árboles de carao (31.8%) que en árboles de guácimo (12.5%) y roble (4.9%) (Cuadro 11).

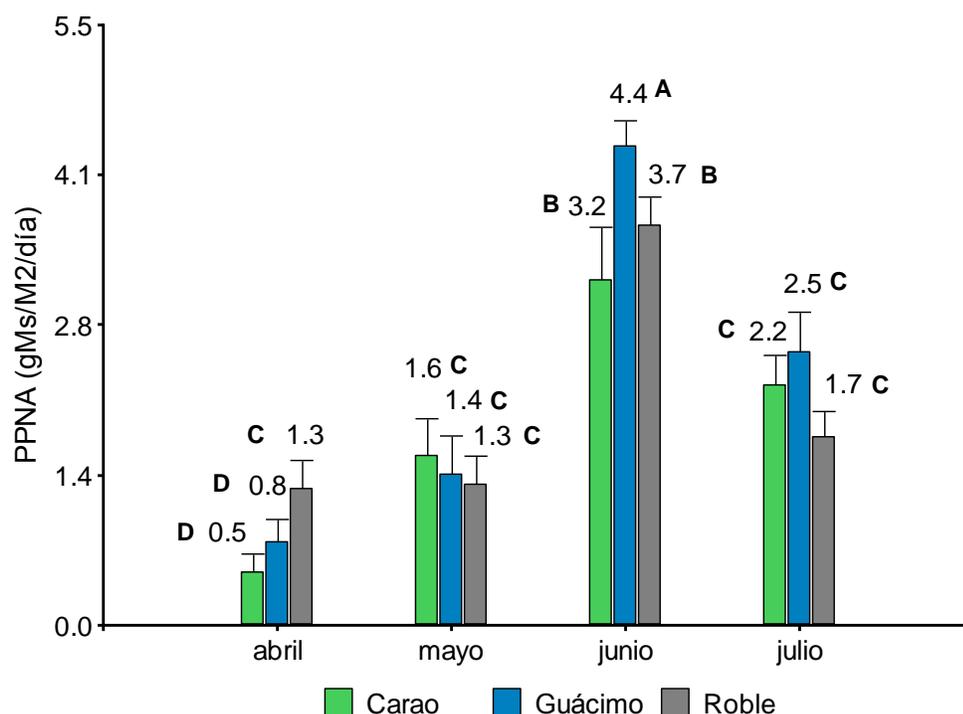


Figura 15. Comportamiento de la PPNA de pasturas naturales en hábitats de carao, roble o guácimo durante abril-julio de 2009 en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua ($p<0.05$)

Cuadro 11. PPNA ($\text{gMs/m}^2/\text{día}$) (\pm DE) por posición de muestreo (BA: bajo árbol, PA: pastura abierta)

Mes	Carao		Guácimo		Roble	
	BA	PA	BA	PA	BA	PA
Abril	0.4 \pm 0.5	0.6 \pm 0.6	0.8 \pm 0.7	0.7 \pm 0.6	1.2 \pm 0.7	1.3 \pm 1.0
Mayo	1.3 \pm 0.9	1.8 \pm 1.3	1.2 \pm 1.1	1.5 \pm 1.2	1.3 \pm 0.8	1.3 \pm 0.9
Junio	2.4 \pm 1.1	3.9 \pm 1.8	4.2 \pm 0.4	4.6 \pm 1.0	3.4 \pm 0.5	3.9 \pm 1.1
Julio	1.9 \pm 0.8	2.5 \pm 0.9	2.3 \pm 1.3	2.7 \pm 1.0	1.8 \pm 0.8	1.6 \pm 0.8
Promedio	1.5\pm1.1	2.2\pm1.7	2.1\pm1.6	2.4\pm1.7	1.9\pm1.1	2.0\pm1.4

4.4.2.1 Relación entre PPNA de la pastura y precipitación

Los registros de precipitación promedio en la zona de estudio indican que julio fue el mes donde se presentó la mayor precipitación, mientras que en abril se registró la menor precipitación (23 mm) (Cuadro 12). El análisis de regresión indica que la precipitación tiene una función (relación) cuadrática significativa con la PPNA ($T_1=5.89$, $p < 0.0001$; $T_c=-4.84$, $p < 0.0001$) donde la variabilidad explicada por la precipitación es del 26% (Figura 16). Relacionado a esto, la productividad de biomasa verde en pie de la pastura incrementa de abril (seco) a junio (lluvia), mientras que la biomasa seca en pie sigue un patrón contrario (Figura 17). Además, durante abril una porción de la productividad de biomasa verde y seca en pie es negativa, mientras que en mayo la productividad de biomasa seca es negativa ($1.42\text{gMs/m}^2/\text{día}$), lo que en estos casos indica senescencia y paso a hojarasca.

Cuadro 12. Niveles de precipitación (mm) en sitios de muestreo en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua (2009)

Zona de estudio	Mes seco		Periodo lluvioso		
	Abril	Mayo	Junio	Julio	Promedio
Zona del rio Bul Bul	32.9	186.4	201.7	331.1	179.8
El jobo	20.5	114.5	152.9	327.6	148.8
Guiligüas	24.2	174.8	99.5	230.8	126.3
Maizama	14.2	219.4	96.9	274.4	147.7
Promedio	23.0	173.8	137.8	291.0	150.6

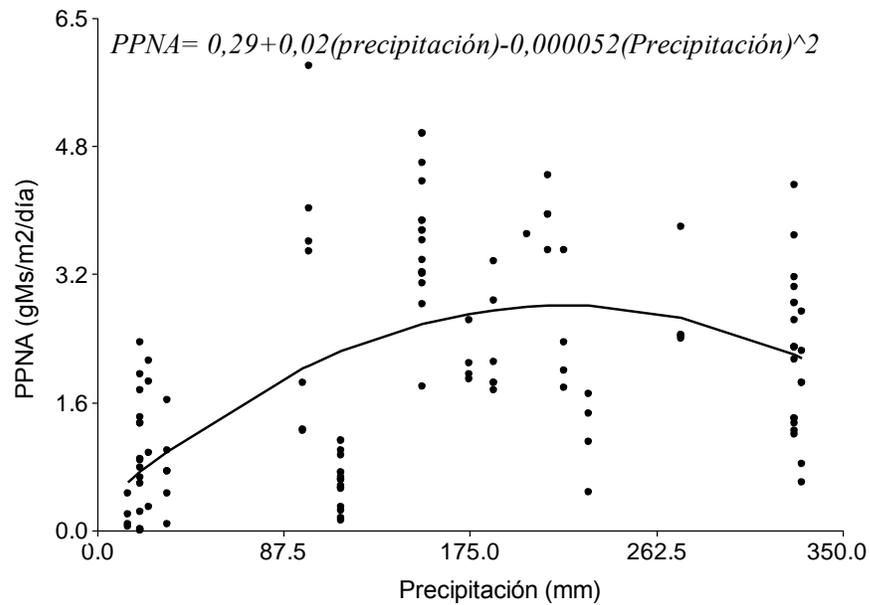


Figura 16. Relación entre PPNA (gMs/m²/día) de pasturas naturales y precipitación (mm)

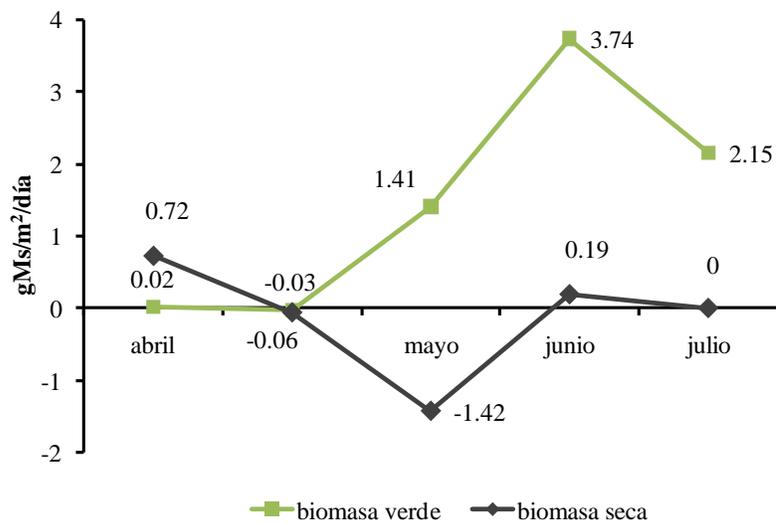


Figura 17. PPNA de biomasa verde y seca en pie (gMs/m²/día) en pasturas naturales de Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

4.4.2.2 Relación entre PPNA de la pastura y densidad de copa del árbol

La relación entre densidad de la copa y la PPNA de la pastura bajo el árbol no fue significativa ($p = 0.06$). Sin embargo, existe una tendencia que indica que menores niveles de PPNA de la pastura corresponden con mayores porcentajes de densidad de copa. Es así como

en abril y junio el carao registra los menores niveles de PPNA lo cual coincide con mayores niveles de densidad de copa durante estos meses (Figura 18). En julio el guácimo presenta la menor densidad de copa y la mayor PPNA con respecto a árboles de roble y carao, mientras que en mayo no se evidencia una relación entre la PPNA y la densidad de copa en las 3 especies arbóreas.

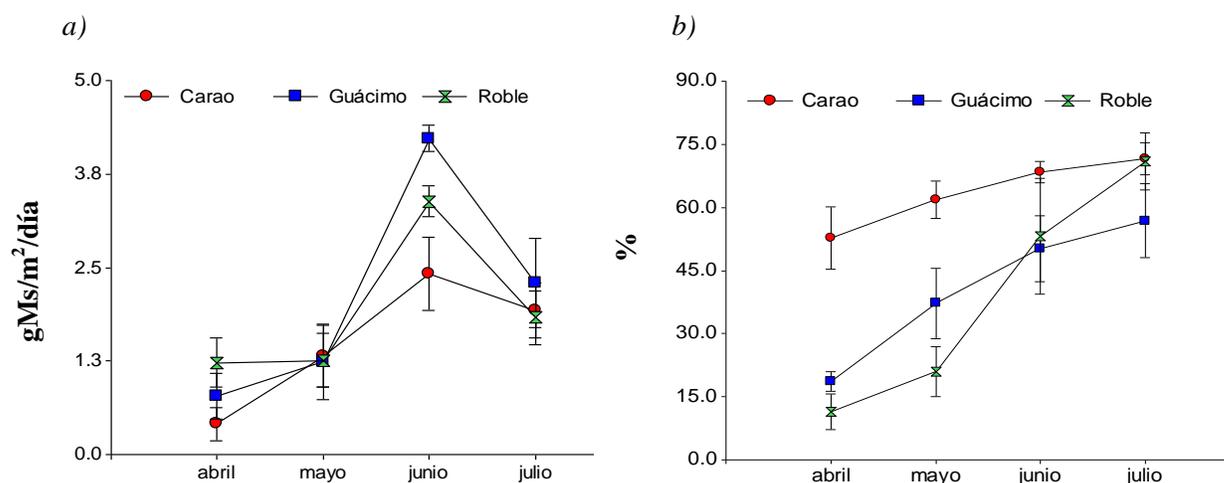


Figura 18. Comportamiento mensual de la PPNA de pasturas bajo el árbol (a) y densidad de copa (b) en árboles de carao, guácimo y roble (2009)

4.4.3 Biomasa herbácea de *Blechnum pyramidatum* y por grupos funcionales

La distribución de la biomasa herbácea en las pasturas evaluadas indica que las gramíneas y ciperáceas representan el 88% de la biomasa herbácea total, mientras que las leguminosas representan el 5.3%, las especies de hoja ancha el 3.8% y *Blechnum pyramidatum* el 2.9% (Figura 19). En cuanto a la biomasa de gramíneas y ciperáceas esta fue superior ($f_{(3,119)}=32.7$; $p < 0.0001$) en julio (177.4 gMs/m^2) y menor en mayo (56.2 gMs/m^2) (Cuadro 14). Además, la biomasa de gramíneas y ciperáceas fue superior ($f_{(2,119)}=3.7$; $p = 0.02$) en lugares asociados a roble (127.4 gMs/m^2) y guácimo (122.9 gMs/m^2) que a carao (98.4 gMs/m^2) y significativamente mayor ($f_{(1,119)}=5.13$; $p = 0.02$) en la pastura abierta (126.8 gMs/m^2) que bajo los árboles (105.7 gMs/m^2), independientemente de la especie arbórea. La biomasa de *Blechnum pyramidatum* fue mayor ($f_{(3,83)}=5.2$; $p = 0.002$) en abril (6.2 gMs/m^2) que en mayo (3.1 gMs/m^2) junio (3.5 gMs/m^2) y julio (2.7 gMs/m^2) (Cuadro 13); Finalmente, la biomasa de especies de hoja ancha fue superior ($f_{(3,119)}=11.5$; $p = 0.0001$) en junio (11.3 gMs/m^2) y menor

en mayo (3.4 gMs/m^2) mientras que en abril no se registró biomasa de este grupo de especies (Cuadro 13). Para las leguminosas herbáceas no se registraron diferencias significativas para ninguno de los factores evaluados.

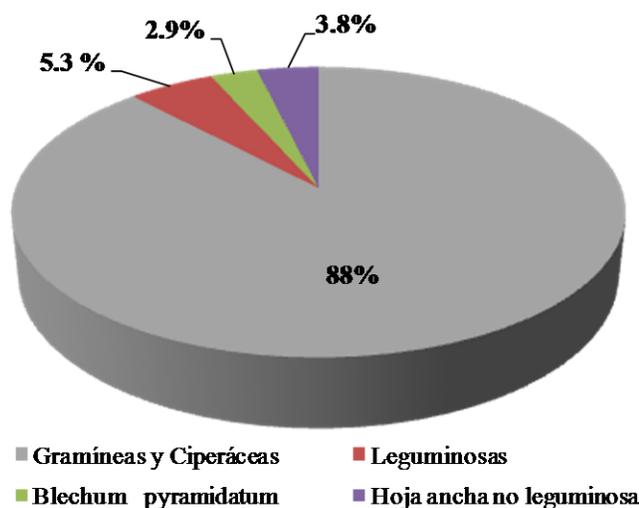


Figura 19. Distribución de la biomasa herbácea en pasturas naturales asociadas a árboles de roble, carao y guácimo en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

Cuadro 13. Biomasa herbácea (gMs/m^2) en pasturas naturales con un intervalo entre cortes de 30 días. Letras distintas en la misma fila indican diferencias significativas ($p < 0.05$)

Mes	Abril	Mayo	Junio	Julio
Gramíneas y ciperáceas	91.2 ± 67.5 c	56.3 ± 23.3 d	140.2 ± 37.2 b	177.5 ± 65.2 a
Leguminosas	3.0 ± 5.4 a	3.1 ± 4.7 a	9.5 ± 13.7 a	12.6 ± 21.3 a
<i>Blechum pyramidatum</i>	6.2 ± 4.9 a	3.1 ± 2.4 b	3.5 ± 4.9 b	2.7 ± 3.5 b
Hoja ancha no leguminosas	0.0 c	4.0 ± 6.7 b	11.3 ± 26.2 a	5.4 ± 8.1 ab

En cuanto a la biomasa de gramíneas y ciperáceas, de herbáceas de hoja ancha y de *Blechum pyramidatum* no se presentaron diferencias significativas bajo árboles de carao, roble y guácimo con respecto a la pastura abierta (Anexo 21). Sin embargo, existe una tendencia de la biomasa de gramíneas y ciperáceas a ser mayor en la pastura abierta que bajo los árboles (Figura 20). Estas diferencias son mayores bajo árboles de carao ($81.3 \text{ gMs/m}^2/\text{mes}$) mientras

que en la pastura abierta fue de 115.6 gMs/m²/mes (Figura 20). Bajo árboles de roble, carao y guácimo la biomasa de leguminosas fue mayor con respecto a la pastura abierta, siendo la diferencia mayor bajo árboles de roble (11.4 gMs/m²) con respecto a la pastura abierta (4.5 gMs/m²/mes) (Figura 20).

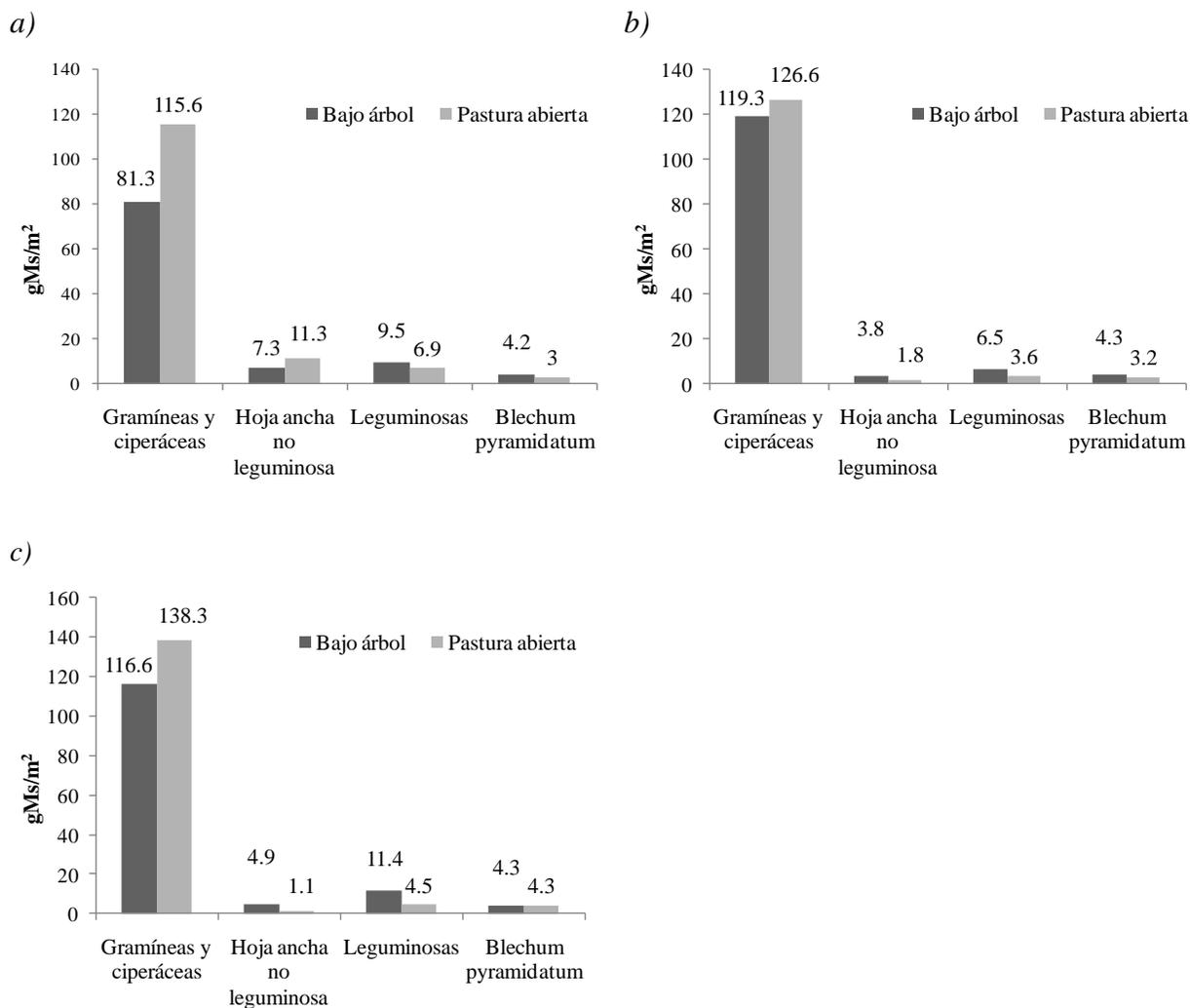


Figura 20. Distribución de la biomasa herbácea (gMs/m²/mes) bajo el árbol y en la pastura abierta. a) Carao, b) Guácimo, c) Roble

4.4.4 Importancia de frutos arbóreos: Relación entre producción de frutos y PPNA en árboles de guácimo

El análisis sobre producción de frutos de guácimo realizado con la información recopilada por Sandoval (2006) en Muy Muy, Nicaragua arrojó que en el periodo de febrero a abril (época seca) se da la máxima producción de frutos, siendo marzo el mes donde se registró la producción más alta ($30.6 \text{ g/m}^2/\text{mes}$); a partir de mayo se da un descenso en la productividad llegando a un valor mínimo en noviembre (0.01 g/m^2) (Figura 21). Durante el periodo evaluado (abril-julio) la relación entre la PPNA de la pastura y producción de frutos bajo árboles de guácimo expresa que abril es el mes de menor PPNA ($0.83 \text{ gMs/m}^2/\text{día}$) lo cual coincide con la mayor producción de frutos ($0.53 \text{ gMs/m}^2/\text{día}$) (Cuadro 14). Esto implica que la producción de frutos de árboles de guácimo equivale a 63.9% de la PPNA de la pastura durante abril, mes donde se presenta la menor productividad herbácea.

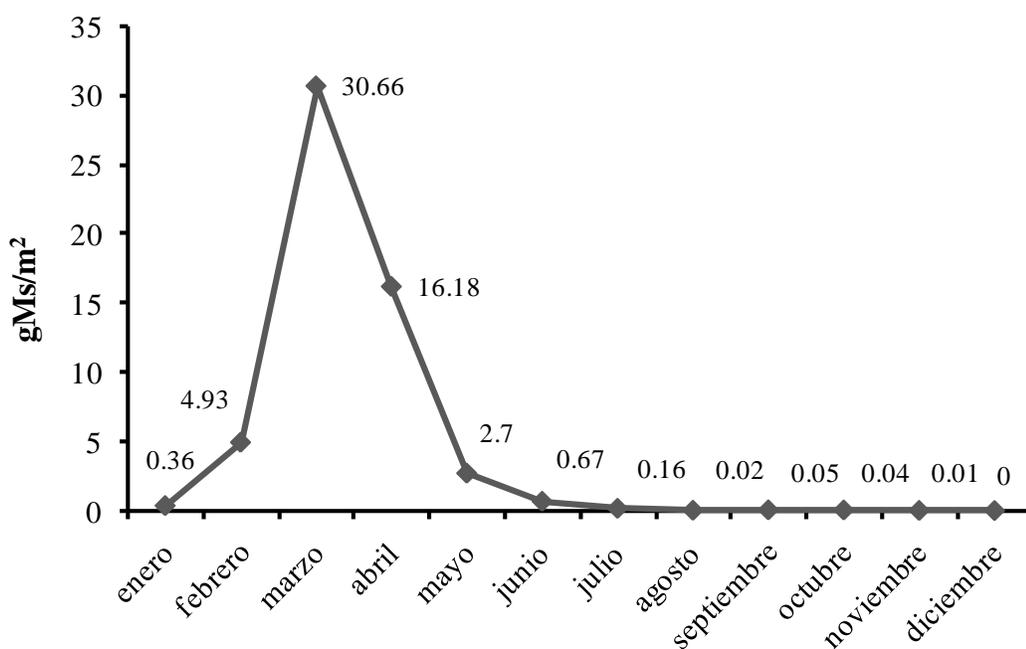


Figura 21. Producción mensual de frutos de guácimo año 2006, en Muy Muy, Nicaragua

Cuadro 14. Relación entre PPNA de la pastura (2009) y producción de frutos (2006) en árboles de guácimo

Mes	gMs/m ² /día	
	PPNA (año 2009)	Producción de frutos (año 2006)
Abril	0.83	0.53
Mayo	1.41	0.09
Junio	3.74	0.02
Julio	2.15	0.005

4.5 DISCUSIÓN

4.5.1 Abundancia, riqueza y diversidad de especies herbáceas en la pastura

La abundancia de las familias Poaceae y Fabaceae en las pasturas de Muy Muy, Nicaragua también ha sido documentada por Ospina (2005) y Gamboa (2009) quienes mencionan a estas familias como las más comunes en la zona de estudio. Asimismo, la mayor abundancia en los sitios evaluados de *Paspalum notatum* y *Paspalum conjugatum* ha sido documentada también por Ospina et ál. (2009) y por Gamboa (2009) quien menciona a estas dos especies como sobresalientes dentro del estrato herbáceo en las pasturas naturales de Muy Muy, Nicaragua. Ospina (en preparación) reporta para un pastizal de composición semejante al de este estudio, que *Paspalum notatum* y *Desmodium distortum* presentan la mayor profundidad de raíz (19.2 cm cada una) entre las especies dominantes en este estudio (Cuadro 16). Esto coincide con lo reportado en la literatura, indicando que *Paspalum notatum* presenta una alta resistencia a la sequía debido a un sistema de raíces profundas (Tropical forages 2005 a, Perdomo y Mondragón 2005). Adicionalmente, los productores de Matiguás, Nicaragua mencionan que las especies de pastos grama (*Paspalum* sp) presentan alta resistencia al pisoteo del ganado y que crecen bien en terrenos arcillosos (Martínez 2003) como los de la zona de estudio, condiciones que podrían explicar la abundancia de estas especies en los pastizales estudiados.

En un estudio similar realizado por Gamboa (2009) quien evaluó el efecto de otras 2 especies arbóreas sobre la PPNA y composición florística de pasturas naturales en Muy Muy, Nicaragua se registró una riqueza de especies (6.3-13) similar a la encontrada en el presente estudio (6.8-10.9) mientras que la diversidad según el índice de Shannon (0.89-1.25) es inferior a la reportada por Gamboa (2009) (0.96-2). Adicionalmente, la riqueza y diversidad de las pasturas en este estudio es inferior a lo reportado por Ospina (2005) en pasturas naturales sin la influencia arbórea en Muy Muy, Nicaragua, donde los valores de riqueza fueron de 15 a 24 y la diversidad según el índice de Shannon estuvo en un rango de 1.73 a 2.39. Estos resultados pueden ser explicados por el hecho de que en el presente estudio una especie domina el 40.2% de la composición florística de las pasturas, mientras que 46 especies tuvieron una cobertura menor del 1%. Estas diferencias entre estudios también pueden responder a la variabilidad ambiental y de manejo entre los sitios evaluados.

Adicionalmente, la estacionalidad de las lluvias en la zona se convierte en un factor determinante de la riqueza y diversidad de las pasturas, siendo mayor durante los meses lluviosos (mayo, junio y julio) que en abril (mes seco). Esto se relaciona a lo encontrado por Adler y Levine (2007) para pasturas en Norteamérica donde la riqueza de especies en pasturas aumentó en los años lluviosos que siguieron años secos. Referente a esto, Hayes y Holl (2003) mencionan que la cantidad de precipitación figura entre los factores importantes que determinan la respuesta de un ecosistema al pastoreo. La mayor riqueza de la pastura bajo los árboles que en la pastura abierta es posible se deba a la presencia de animales por efecto de la sombra del árbol que pueda acumular más heces y orina (deposición de semillas y nutrientes) haciendo que las semillas presentes en el suelo, al llegar las lluvias, encuentren las condiciones necesarias para su desarrollo. Plantureux et ál. (2005) mencionan que importantes cantidades de estiércol pueden influir en la composición de las especies de pastizales.

4.5.2 Similitud en la cobertura de especies herbáceas de la pastura

La similitud entre las pasturas evaluadas (68% - 85%) responde al hecho de que la selección de las áreas de muestreo se basó en escoger sitios homogéneos en la vegetación herbácea con el fin de que la PPNA de las pasturas fuera comparable entre sí. De esto se deriva que *Paspalum notatum* y *Paspalum conjugatum* dominan la cobertura herbácea con

40.2% y 9.6% de la cobertura total, mientras que 46 especies presentaron una cobertura menor al 1%. Sin embargo, la diferencia en la cobertura de las especies herbáceas bajo los árboles de carao con respecto a la de los árboles de guácimo, de roble y de la pastura abierta se puede asociar a una mayor reducción en la disponibilidad de luz para el estrato herbáceo ya que los árboles de carao no perdieron las hojas durante el periodo de muestreo haciendo que la densidad de copa fuera mayor (57.4%) que la de los árboles de guácimo (35.4%) y de roble (33.9%). También, el área de sombreado del carao es mayor debido a una mayor área de proyección de la copa (231.3 m²) con respecto a la de los árboles de guácimo (116.2 m²) y de roble (129.1 m²). Por consiguiente, la mayor densidad de copa de árboles de carao, y el grado de tolerancia de las especies herbáceas podría estar generando las diferencias en la composición florística entre los sitios de muestreo. Es así como la cobertura de *Paspalum notatum* y *Cynodon dactylon* disminuyó significativamente bajo árboles de carao (47.2 % y 89.2%, respectivamente) con respecto a las demás áreas de muestreo, lo cual evidencia una menor tolerancia de estas especies a la sombra del árbol. Por el contrario, la presencia de *Dichromena ciliata* se incrementó bajo árboles de carao en un 54% lo que podría ser un indicador de mayor tolerancia de esta especie a la sombra arborea. Estos resultados están relacionados con el análisis de correspondencia múltiple (Figura 11) que señaló que especies gramíneas como *Paspalum notatum*, *Paspalum centralum*, *Paspalum conjugatum* están asociadas a hábitats de roble mientras que especies leguminosas herbáceas como *Desmodium distortum*, *Mimosa pudica* y *Desmodium triflorum* están asociadas a hábitats de carao y guácimo.

4.5.3 Relación entre las especies más abundantes en la pastura con la sombra arborea, el régimen de lluvias y los elementos químicos del suelo

Algunos informes de la literatura coinciden con lo encontrado en el presente estudio sobre las especies resistentes a la sequía, ej. *Blechnum pyramidatum* (Ospina 2005), *Desmodium distortum* y *Mimosa pudica* (Binder 1997). En un estudio realizado por Ospina (en preparación) incluyendo algunos rasgos funcionales de 10 de las 15 especies más abundantes encontradas en el presente estudio; las especies que figuran con mayor profundidad de raíz son *Desmodium distortum* (19.2 cm), *Paspalum notatum* (19.2 cm) y *Mimosa pudica* (18 cm) (Cuadro 15); lo cual puede explicar la abundancia de estas especies en las pasturas evaluadas,

así como la mayor frecuencia de las dos leguminosas durante abril (mes seco), pues probablemente la mayor profundidad de raíz les confiere una ventaja competitiva que les permite explorar estratos más profundos del suelo en busca de agua y de nutrientes.

También se reporta la tolerancia a la sombra de *Paspalum conjugatum* (t'Mannetje. s.f), *Blechum pyramidatum* (Velásquez 2005), *Desmodium distortum* y *Mimosa pudica* (Binder 1997) así como la menor resistencia de *Cynodon dactylon* a condiciones de sombra (Tropical forages 2005 b, FAO s.f a). Sin embargo, algunos de los resultados presentados aquí son contradictorios con lo reportado en trabajos anteriores. Por ejemplo, se reporta la resistencia a la sequía de *Cynodon dactylon* (Tropical forages 2005 b), *Desmodium triflorum* (FAO s.f b, Binder 1997) e *Hyparrhenia rufa* (Martínez 2003), cuya cobertura en este estudio fue mayor durante el periodo lluvioso (junio, julio, agosto) que en el seco (abril). Estas diferencias pueden estar asociadas con aspectos como: el tipo de suelo, la intensidad del pastoreo, la aplicación de herbicidas, las chapias, que pueden afectar la persistencia de estas especies de diferentes maneras. Por lo tanto, es necesario ahondar más sobre la adaptación de estas especies a la sequía y sombra arbórea, dejando explícito las condiciones de manejo a la que son sometidas y evaluando todo el periodo seco, ya que en el presente estudio solo se evaluó el mes de abril.

En cuanto a la relación de especies en la pastura con la composición química del suelo las leguminosas *Mimosa pudica*, *Mimosa* sp, *Desmodium distortum* y *Desmodium triflorum* están relacionados con contenidos medios de fósforo y bajos de potasio y de nitrógeno. Generalmente el requerimiento de nitrógeno de las leguminosas es bajo, debido a que gran parte de este elemento lo reciben de bacterias fijadoras simbióticas (Binder 1997). Sin embargo, Ospina (en preparación) encontró que de las 10 especies más abundantes en este estudio, *Mimosa pudica* presenta los niveles de nitrógeno foliar más altos (31.2 mg/g) y *Desmodium distortum* medios (20.8 mg/g), lo cual indicaría que en estas especies leguminosas una buena parte del nitrógeno proviene de la fijación y no del suelo. Sin embargo, no existe mucha información sobre los requerimientos nutricionales o la asociación de estas especies con diferentes grados de fertilidad, por lo que se debe seguir trabajando en esta línea con el fin de entender el comportamiento y funcionamiento de estas especies dentro de los sistemas ganaderos.

4.5.4 Valor forrajero de especies más abundantes en pasturas naturales asociadas a árboles de roble, guácimo y carao

Los resultados en el presente estudio revelan que 15 especies (26.3%) del total de las especies presentes en las pasturas son consumidas por el ganado y representan 82.2% de la cobertura total (Anexo 8 y 13) lo cual es un indicador de que la composición florística de la pastura está dominada por especies que son consumidas por el ganado. De estas especies dominantes se reporta que *Desmodium triflorum* es muy palatable para el ganado bovino (Binder 1997). Otros estudios realizados en Muy Muy, Nicaragua sobre selectividad señalan que *Paspalum notatum*, *Paspalum conjugatum*, *Cynodon dactylon*, *Hyparrhenia rufa* y *Paspalum centrale* son especies con un grado de selectividad por bovinos de mediano a alto; mientras que *Baltimora recta*, *Mimosa pudica*, *Mimosa* sp, *Panicum laxum* y *Desmodium distortum* se reportan como rechazadas (Treminio y Orozco 2006, Pérez y Pineda 2006, Velásquez 2005). Sin embargo, Binder (1997) reporta que *Desmodium distortum* presenta alta palatabilidad y que las hojas contienen entre 22-24% de proteína cruda. Asimismo, *Dichromena ciliata* y *Blechum pyramidatum* son reportadas como neutras y rechazadas por vacas de leche y ganado horro (Velásquez 2005), mientras que Treminio y Orozco (2006) encontraron que son altamente preferidas por el ganado. Estas contradicciones pueden ser explicadas por el hecho de que el grado de selectividad del ganado por ciertas especies está relacionada con la composición florística de la pastura y dentro de ésta, con la disponibilidad de especies palatables, que determina la oportunidad que tiene el animal para escoger entre una u otra especie.

Además del grado en que son consumidas por el ganado, el contenido nutricional es otro factor importante que define el valor forrajero de las especies dentro de la pastura. Ospina (en preparación) destaca a *Dichromena ciliata* por el contenido alto de potasio (27.7 mg/g) mientras que las gramíneas *Paspalum notatum* y *Paspalum conjugatum* tuvieron los niveles de nitrógeno más bajos (14.4 mg/g y 15.6 mg/g, respectivamente). También se reporta el alto contenido de calcio (39.4 mg/g) y magnesio (7.7 mg/g) de *Blechum pyramidatum* con respecto a las 9 especies restantes (Cuadro 15). Asimismo, Gamboa (2009) encontró en *Blechum pyramidatum* niveles de calcio de 3.68% y de 0.69% para magnesio. Dentro de las especies

reportadas anteriormente con baja o nula selectividad, *Mimosa pudica* tiene el contenido más alto de nitrógeno (31.2 mg/g), seguido por *Baltimora recta* (26.5 mg/g) que también presentó el nivel de fósforo más alto (3 mg/g) (Ospina en preparación) con respecto a 9 de las especies más comunes en el presente estudio. Por lo tanto, estas especies que no son consumidas por el ganado pueden cumplir un papel importante en el reciclaje de nitrógeno y fósforo en estos sistemas, lo cual resulta relevante si se tiene en cuenta que estas pasturas son deficientes en fósforo (Cuadro 5) y que no existe reposición externa de nutrientes pues no hay fertilización.

Cuadro 15. Rasgos funcionales de 10 especies con mayor abundancia en pasturas naturales en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

Especie	Cm		mg/g				
	Altura de la planta	Profundidad de raíz	P	N	Ca	K	Mg
<i>Paspalum notatum</i>	22.7	19.2	2	14.4	2.1	17.2	2.2
<i>Paspalum conjugatum</i>	21.2	13.9	1.4	15.6	1.9	17.1	1.8
<i>Dichromena ciliata</i>	22.2	7.0	2	19	4.5	27.7	1.3
<i>Panicum laxum</i>	27.6	9.7	1.5	18.3	1.4	18.9	1.3
<i>Blechnum pyramidatum</i>	25.5	11.9	2	23.1	39.4	16.7	7.7
<i>Hyparrhenia rufa</i>	25.5	9.0	2.2	18.7	3.9	15.9	1.6
<i>Baltimora recta</i>	40.3	8.9	3	26.5	16.6	25.1	2.7
<i>Desmodium distortum</i>	20.8	19.2	1.4	20.8	8.3	10.8	1.6
<i>Mimosa pudica</i>	14.2	18.0	2.2	31.2	9.3	11	2.4
<i>Paspalum centrale</i>	29.0	10.8	2.2	13.9	3.5	23.4	1.8

Fuente: Ospina (en preparación)

4.5.5 Variación temporal de la PPNA de pasturas naturales

La precipitación fue un factor que influyó parcialmente en la diferencia temporal en la PPNA de la pastura (26%). La menor PPNA durante el mes de abril coincide con los menores niveles de precipitación (23 mm); mientras que la mayor PPNA durante mayo, junio y julio responde a un aumento significativo en las lluvias (Cuadro 12). Adicionalmente, el hecho de que en julio y mayo no se presentaran diferencias significativas en la PPNA entre los hábitats asociados a las 3 especies de árboles, podría responder a que en estos meses se registraron los niveles de precipitación más altos, por lo que el agua no fue una limitante importante para la PPNA en ninguno de los sitios de estudio. Sin embargo, en abril (mes seco) cuando el agua es

limitante para la PPNA, las diferencias de precipitación o de retención de humedad entre los hábitats asociados a las especies arbóreas pueden haber resultado en las diferencias en la PPNA. Por ejemplo, los árboles de roble parecieran desarrollarse en sitios con niveles de humedad del suelo más altos (33.3%) que los de los árboles de guácimo (31.5%) y de carao (26.4%). Por consiguiente, el estrés hídrico es uno de los factores ambientales que limitan a la productividad de las plantas en todo el mundo y puede ser causada por déficit de agua en el suelo y en la atmósfera (Ghannoum 2009, Huxman et ál. 2004, Maraschin 2001), siendo la variabilidad de las precipitaciones la principal causa de las diferencias en la producción de forraje para un sitio dado (Barker y Caradus 2001, Berretta 2001). Al no registrarse diferencias significativas ($p > 0.05$) en la composición química del suelo (0-10 cm) entre los hábitats donde se desarrollan las especies arbóreas se asume que este factor tendría menor influencia sobre las diferencias en PPNA observadas o que la composición química del suelo podría estar variando a una profundidad mayor a 10 cm.

En un estudio realizado en Muy Muy, Nicaragua Gamboa (2009) evaluó la PPNA de pasturas naturales durante abril a agosto de 2008 donde encontró que las pasturas asociadas a coyote (*Platimiscium parviflorum*) presentaron un pico de producción al iniciar la época lluviosa (mayo y junio), comportamiento que está asociado a la precipitación pues las estaciones meteorológicas reportaron un valor de precipitación promedio de 186.8 mm durante ese periodo; mientras que en pasturas asociadas a genízaro (*Albizia saman*) la mayor PPNA se registró en el ciclo 1 (abril-mayo).

La menor productividad de biomasa verde en pie durante abril (mes seco) frente a los meses lluviosos se explica porque el déficit hídrico puede generar muerte radicular o reducir la absorción de agua por las raíces trayendo como consecuencia la deshidratación de las hojas y el cierre estomático, y debido a esto, una limitada oferta de dióxido de carbono para la fotosíntesis limitando el crecimiento y procesos como la respiración el metabolismo de carbohidratos y la síntesis de proteínas (Pallardy 2008, Catriona et ál. 1999, Plaut 1994). La mayor productividad de biomasa seca en pie durante abril posiblemente se deba a que las condiciones de sequedad prolongadas inhiben la producción de clorofila, causando un amarillamiento de las hojas o una coloración otoñal prematura al final del verano (Smith y Smith 2001). La productividad negativa de biomasa seca en pie durante abril y mayo (inicio

del periodo lluvioso) indica senescencia causada por el estrés hídrico que parece acelerar este proceso en las plantas, generando pérdida de tejidos fotosintéticos y la movilización de alimento para tejidos reproductivos (frutos semillas) como un mecanismo de supervivencia de las especies (Grabau 1994). Por lo tanto, en hábitats sub-húmedos y áridos el agua se constituye en la limitación más importante para el crecimiento de las plantas, más que la limitación por luz, determinando la productividad, la estructura de la vegetación y la posibilidad de regeneración de los pastizales (Oliva et ál. 2001, Callaway y Walker 1997).

Sin embargo, otros factores como el manejo del pastoreo podrían haber incidido en la variación temporal de la PPNA entre los hábitats de las especies arbóreas en este estudio. Es así como la baja PPNA de la pastura en el periodo seco (abril) puede ser exacerbada por el manejo de un pastoreo continuo, que podría generar una mayor presión sobre los recursos herbáceos. El sobrepastoreo continuo puede causar reducción en la productividad primaria de las plantas al reducir la infiltración del agua en los suelos desnudos y afectar su vigor, especialmente durante el período seco. De esta forma, las especies perennes preferidas por el ganado son eliminadas, dejando el espacio y la oportunidad para los arbustos o herbáceas anuales (Deregibus et ál. 2001, Maraschin 2001).

La menor PPNA de la pastura en los hábitats de las tres especies arbóreas en julio con respecto a junio, se asocia con un paso importante a hojarasca de la biomasa seca en pie en mayo, que sumado al inicio de las lluvias pudo desencadenar la rápida descomposición de este material y una mayor disponibilidad de nutrientes en las pasturas, generando un incremento en la PPNA durante junio (Figura 16). Además, los productores al inicio de las lluvias (mayo-junio) acostumbran dejar descansar los potreros (un mes aproximadamente), tiempo después del cual se da la estabilización del pastoreo rotacional con periodos de ocupación hasta de 8 días, incrementándose la presencia animal en dichos sistemas. Esto sumado a un aumento en las lluvias y suelos que evidencian una baja capacidad de infiltración (Figura 22) podría estar generando el daño mecánico de las pasturas y por ende, una menor PPNA en julio con respecto a junio. En este sentido, se menciona que la degradación estructural del suelo debido al tráfico de animales, en particular bajo las condiciones de la tierra húmeda, también puede resultar en la impedancia mecánica para el crecimiento de las raíces (Catriona et ál. 1999). Asimismo, Osechas (2006) menciona que un efecto negativo de los animales que pastorean es

que pueden dañar directamente la planta forrajera por alteración de las condiciones físicas del suelo, como también debido a la presión de las pezuñas.



Figura 22. Encharcamiento de pasturas naturales durante el comienzo de la época lluviosa en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

4.5.6 Efecto de la presencia arbórea sobre la PPNA de pasturas naturales

La reducción en la productividad bajo el árbol con respecto a la pastura abierta (15.8%) es similar a lo presentado por Gamboa (2009) donde la PPNA bajo los árboles durante un periodo de 21 días fue de 23.45 gMs/m² frente a 28.24 gMs/m² en la pastura abierta, lo que indica una reducción de 17% en la PPNA de la pastura por la presencia arbórea. Referente a esto, Barbier et ál. (2008) mencionan que entre los factores que determinan la reducción de la productividad bajo el árbol están las modificaciones en la disponibilidad de recursos (luz, agua y nutrientes) y otros efectos, como las características físicas de la capa de hojarasca. En este estudio, se registraron contenidos más altos de potasio bajo el árbol que en la pastura abierta (0-10 cm); pero no hubo diferencias en el contenido de fósforo, nitrógeno, calcio y magnesio (Anexo 10) ni en la humedad del suelo (0-5 cm) (Anexo 6). Por consiguiente, se considera que la reducción de luz ejercida por la presencia arbórea es el factor que más influyó en la reducción de la PPNA bajo el árbol con respecto a la pastura a pastura abierta o probablemente las interacciones árbol-pastura en el suelo podrían estar ocurriendo a una profundidad mayor a los 10 cm.

Además, la mayor reducción en la PPNA de la pastura bajo árboles de carao que en los árboles de guácimo y de roble con respecto a la pastura abierta está relacionada con los niveles de densidad de copa (carao 57.3%, guácimo 35.4% y roble 33.9%). También hubo una tendencia que relaciona la variación temporal de la densidad de copa y la PPNA de la pastura bajo las 3 especies arbóreas. En este sentido, la variación en el régimen de lluvias desencadena un efecto sobre el comportamiento fenológico de ciertas especies arbóreas haciendo que estas pierdan total o parcialmente sus hojas en respuesta a la sequía, lo cual disminuye la densidad de copa de los árboles y parece influir positivamente en la PPNA de la pastura; es así como en abril los árboles de roble y guácimo presentaron un comportamiento caducifolio, registrándose un ligero aumento en la PPNA de la pastura frente a árboles de carao que presentaron la mayor densidad de copa en este mes. Durante julio los árboles de roble recuperaron su follaje y se presentó una densidad de copa y PPNA bajo el árbol similar al carao, siendo menor con respecto a la PPNA bajo árboles de guácimo que presentaron menores niveles de sombra en julio.

Muchos estudios han considerado la biomasa verde en pie como una variable sustituta de la productividad y contribuyen a reforzar la afirmación de que la presencia de árboles impone una limitación a la productividad del estrato herbáceo. Por ejemplo, Esquivel (2007) en Cañas, Costa Rica encontró que en promedio la biomasa a pastura abierta fue significativamente mayor (29 a 34%) con respecto a la encontrada bajo árboles de guácimo, guanacaste, coyol, laurel y roble. Lemus (2008) en Esparza, Costa Rica encontró que en guácimo hubo mayor biomasa en la pastura abierta (168.7 gMs/m²) que bajo árboles de guácimo (86.7 gMs/m²). En otro estudio, Ruíz (2002) encontró que los pastos nativos a pastura abierta tuvieron un 70% más de biomasa (5.5 tn/ha) que estos mismos cuando se asocian con árboles (3.1 tn/ha). Díaz (2003) en un bosque de *Prosopis flexuosa* luego del control de arbustos, registró que bajo un nivel de 52% de cobertura arbórea la oferta forrajera disminuyó significativamente. Además, Esquivel (2007) menciona que en pasturas de *Brachiaria brizantha* con coberturas arbóreas mayores a 25% disminuyen la biomasa en pie y las especies de hoja ancha se vuelven dominantes. Finalmente, Rivers (2009) en Matiguás, encontró que la productividad de pasto bajo las tres especies de estudio, *Albizia saman*, *Enterolobium cyclocarpum* y *Guazuma ulmifolia*, no difiere sustancialmente del pasto en praderas abiertas durante la estación seca.

Además, la mayor presencia animal bajo el árbol puede alterar las condiciones físicas del suelo, producir daños físicos directos sobre el estrato herbáceo, aumentar la superficie de suelo desnudo y consecuentemente disminuir la productividad de la pastura. En este sentido, los niveles de suelo desnudo bajo árboles de carao fueron superiores a los registrados bajo árboles de guácimo y roble los cuales coinciden con una menor PPNA de la pastura bajo árboles de carao. Esta disminución en la PPNA de la pastura también se refleja en términos de unidad de área ya que los árboles de carao presentaron un área de copa superior (231.3 m^2) con respecto a árboles de roble (129.1 m^2) y guácimo (116.2 m^2). Relacionado a esto, Esquivel (2007) menciona que el suelo desnudo es más evidente bajo guanacaste, guácimo y genízaro que bajo las especies con copas más pequeñas y con mayor penetración de la luz.

Por consiguiente, la información aquí presentada señala que la presencia de árboles de copas grandes y densas, como el carao, son un componente importante dentro de los sistemas ganaderos por la sombra que prestan a los animales en momentos donde la temperatura ambiental es muy alta; sin embargo, estas especies estarían ejerciendo una mayor reducción en la PPNA de la pastura producto de una menor disponibilidad de luz y posiblemente de un aumento de la presencia animal bajo el árbol, que genera el daño mecánico de la pastura e incrementa los niveles de suelo desnudo. Debido a esto, las decisiones sobre el tipo de especies y densidad arbórea en los potreros debe considerar no solo el efecto del árbol sobre la pastura, sino también el papel global que desempeña cada especie dentro del sistema como fuente de sombra, alimento para el ganado, conservación de la humedad del suelo, entre otros.

4.5.7 Composición florística y biomasa herbácea por grupos funcionales

En la composición florística de las pasturas evaluadas existe una clara dominancia de las gramíneas frente a leguminosas y especies de hoja ancha. En este sentido, algunos estudios en el trópico han reportado resultados similares (Ascencio 2008, Espinoza y Díaz 2004, Ruíz 2002); a su vez, los mayores niveles de biomasa de las gramíneas y ciperáceas pueden explicarse porque son el principal grupo dentro de la composición florística. La dominancia de las gramíneas en los pastizales evaluados, se relaciona con el tipo de fotosíntesis de estos grupos de plantas que les confiere cierto grado de adaptación a la sequía y condiciones

calurosas. En este sentido, las gramíneas por ser especies C₄ son más eficientes que las C₃ en el uso del agua (Pallardy 2008) ya que en condiciones de altas temperaturas las plantas C₃ cierran sus estomas en un esfuerzo por reducir la pérdida de agua de la hoja, dando lugar a concentraciones más bajas de CO₂ y aumento en la fotorrespiración que genera menores tasas de fotosíntesis neta y de acumulación de biomasa durante condiciones calurosas y secas frente a especies C₄ (Tippie y Pagani 2007, Gliessman 2002).

La mayor proporción de las gramíneas también podría deberse a una mayor persistencia al pastoreo de las especies más abundantes en la pastura (*Paspalum notatum* y *Paspalum conjugatum*) debido a su alta resistencia al pisoteo, tolerancia a suelos arcillosos (Martínez 2003) y profundidad de raíz superior a la de otras especies dominantes en este estudio (Ospina en preparación) lo cual le confiere una ventaja competitiva que le permitiría explorar estratos más profundos del suelo en busca de agua, nutrientes. Referente a las leguminosas, Binder (1997) reporta que la mayoría de estas especies en suelos pesados, de textura arcillosa como los de la zona de estudio, no prosperan por la falta de oxígeno y alta humedad, lo que también explicaría la baja proporción de este grupo de especies en los pastizales evaluados.

En cuanto a la composición florística asociada a la presencia arbórea, Esquivel (2007) encontró que una pastura mejorada bajo especies con copas menos densas como coyol (*Acrocomia vinifera*), laurel (*Cordia alliodora*) y roble (*Tabebuia rosea*) estaba dominado por *Brachiaria brizantha*, la cual representó más del 90% de la superficie. En contraste, el área bajo la copa de árboles con copas densas como guanacaste (*Enterolobium cyclocarpum*) estuvo dominada por suelo desnudo (más de 90%). Estos resultados están asociados a los registrados en el presente estudio donde bajo árboles de carao la cobertura de gramíneas fue menor con respecto a árboles de guácimo y de roble que presentan copas menos densas. Sin embargo, los cambios en la pastura bajo la copa no son solo efecto del árbol si no que se deben también a la interacción árbol - ganado que origina el depósito de heces y orina, diseminación de semillas de especies herbáceas en heces, pisoteo y compactación del suelo.

Adicionalmente, la menor biomasa de gramíneas bajo el árbol con respecto a la pastura abierta también está reflejada por una reducción en la proporción de estas especies bajo el

árbol (Cuadro 10), lo cual confirma una menor tolerancia de las gramíneas a la sombra. Referente a esto, Zelada (1996) a 50% de luz encontró que la producción de materia seca de *Brachiaria Brizantha*, *Panicum maximun* y *Axonopus compressus* se reduce en un 39.4%, 34.3% y 20% con respecto a la producción a pastura abierta. Por el contrario, la mayor biomasa de leguminosas encontrada bajo árboles de roble, carao y guácimo con respecto a la pastura abierta (Figura 20) refleja una mayor tolerancia de estas especies a condiciones de sombra. Referente a esto, es posible que la mayor presencia de leguminosas y especies hoja ancha bajo el árbol no solo sea una consecuencia de una mayor adaptación de estas especies a condiciones de sombra, sino también de una disminución en la proporción de gramíneas bajo el árbol y por lo tanto, de una menor competencia con este grupo de especies.

Asimismo, la mayor biomasa de gramíneas y especies de hoja ancha en los meses lluviosos con respecto a abril (mes seco) refleja una menor eficiencia de estas especies bajo condiciones de estrés hídrico. Por el contrario, la mayor biomasa de *Blechnum pyramidatum* en abril con respecto a los meses lluviosos (mayo, junio, julio) evidencia una mayor adaptación de esta especie a condiciones de sequía, lo cual sumado a su consumo por el ganado (Pérez y Pineda 2006, Tremino y Orozco 2006) y contenidos altos de nitrógeno (23.1 mg/g) y calcio (39.4 mg/g) (Ospina en preparación) con respecto a otras especies presentes en los pastizales de la zona, la convierten en un elemento importante dentro de estos sistemas ganaderos, por su aporte a la alimentación animal en épocas donde la disponibilidad de forraje es una limitante.

4.5.8 Importancia de frutos arbóreos en la ganadería: relación entre producción de frutos y PPNA de la pastura en árboles de guácimo

La producción de frutos de guácimo en abril (mes seco) representa 63.8% de la PPNA de las pastura bajo el árbol, convirtiéndose en un aporte importante a la alimentación del ganado en épocas donde la productividad herbácea se ve reducida. Sin embargo, se debe tener en cuenta que los datos de producción de frutos y PPNA de la pastura que aquí se presentan fueron tomados en años y árboles diferentes, lo que hace que esta información sea un esfuerzo por interpretar el potencial real que podría tener la producción de frutos de guácimo durante la época seca, cuando la productividad de la pastura disminuye. Adicionalmente, el nivel de compensación por la producción de frutos de guácimo podría ser mayor si en la PPNA de la

pastura se diferenciara entre especies consumidas y no consumidas por el ganado, caso que no ocurre en el presente estudio.

En cuanto a la producción mensual de frutos de guácimo, Esquivel (2007) durante enero a mayo de 2003 en Cañas, Costa Rica encontró que la máxima producción de frutos de guácimo se da en febrero (13.3 Kg Ms/árbol equivalente a 78.2 g/m²) y marzo (8 Kg de Ms/árbol equivalente a 47 g/m²), resultados que son superiores a los obtenidos en Muy Muy por Sandoval (2006). Sin embargo, no se cuenta con información sobre PPNA de la pastura bajo árboles de guácimo en marzo, para establecer cuál sería el nivel de compensación por la producción de frutos. Es importante mencionar que las diferencias en cuanto a producción de frutos entre los estudios realizados por Sandoval (2006) y Esquivel (2007) pueden estar relacionadas a condiciones de sitio, edad de los individuos evaluados o a que las evaluaciones se hicieron en años diferentes.

Aunque el potencial de los frutos arbóreos en la alimentación de ganado es bien conocido, pocos productores los manejan en forma sistemática para la alimentación de sus animales. Esto se atribuye a la falta de tradición en su utilización y por la escasa información sobre el manejo y valor nutritivo de los frutos producidos por las leñosas de uso múltiple (Zamora et ál. 2001). Por consiguiente, en el diseño e implementación de sistemas silvopastoriles es necesario avanzar en el estudio de las especies arbóreas que producen frutos y forraje palatables, sobre todo en épocas donde la disponibilidad de forraje herbáceo es limitante. De particular relevancia esta el estudio de la fenología arbórea de estas especies, especialmente lo concerniente a la época de máxima producción de frutos y conservación de follaje. Adicionalmente, se debe estudiar la relación entre fenología arbórea (producción de frutos, conservación de hojas de los árboles) y PPNA de las pasturas con el fin de entender de una manera global el papel que cumplen estas especies dentro de los sistemas ganaderos actuales.

Finalmente, los árboles de guácimo son un elemento importante en el diseño e implementación de sistemas silvopastoriles ya que la reducción en la PPNA de la pastura es baja (12.5%) comparada con especies de copas más densas como el carao (31.8%) y a que produce frutos durante la época seca que son consumidos por el ganado y de valor nutricional

aceptable (7.5% de proteína y una digestibilidad in vitro de la materia seca de 63.3%) (Esquivel 2007, Zamora et ál. 2001).

4.6 CONCLUSIONES

- La distribución de las lluvias en la zona de estudio se convierte en un factor determinante de la PPNA, riqueza y diversidad de especies en las pasturas.
- Los árboles de carao generan cambios significativos en la cobertura de especies herbáceas y una mayor reducción de la PPNA de la pastura con respecto a árboles de roble y guácimo, que presentan copas más pequeñas y menos densas.
- Al no registrarse un efecto significativo de las tres especies de árboles sobre el contenido de nutrientes (0-10 cm) y humedad en el suelo (0-5 cm) con respecto a la pastura abierta se considera que la variación espacial de la PPNA de la pastura parece estar más influenciada por los niveles de densidad de copa registrados por las especies arbóreas (reducción de luz) o que las interacciones árbol pastura en el suelo podrían estar ocurriendo a una profundidad mayor a 0-10 cm.
- La densidad de copa de las especies arbóreas condiciona la composición y productividad de la pastura por dos vías: reducción de la luz disponible para el estrato herbáceo y posiblemente por el aumento de la presencia animal bajo el árbol (efecto de la sombra), que genera daño mecánico de la pastura, aumento de suelo descubierto y deposición de semillas y nutrientes en heces y orina.
- La mayor cobertura y generación de biomasa de gramíneas en las pasturas está relacionada con su metabolismo fotosintético (C₄) que las hace más eficientes bajo condiciones de altas temperaturas y de sequia, así como por la persistencia al pastoreo de *Paspalum notatum* y *Paspalum conjugatum*, especies más abundantes en las pasturas evaluadas.

- *Paspalum notatum* se constituye en una especie clave debido a su abundancia en las pasturas y a que se ha documentado su consumo por el ganado, resistencia al pisoteo y a la sequia.
- El guácimo se convierte en una especie clave dentro de los sistemas silvopastoriles evaluados, debido a la producción de frutos y conservación de follaje palatable durante la época seca y al menor impacto sobre la PPNA de la pastura con respecto a especies de copa grande y densa como el carao.

4.7 RECOMENDACIONES GENERALES

- Ampliar la información sobre el aprovechamiento sostenible de especies arbóreas que producen forraje y frutos palatables durante la época seca, cuando la productividad de la pastura disminuye.
- El análisis de la composición y diversidad de pasturas debe ir acompañado de un estudio sobre las características morfológicas y funcionales de las especies más abundantes, para de esta manera poder determinar la importancia de estas en los sistemas ganaderos.
- Dentro de una estrategia de adaptación al cambio climático para la zona de estudio se debe tener en cuenta la preservación e inclusión de especies como *Paspalum notatum*, *Blechnum pyramidatum*, *Paspalum conjugatum*, *Desmodium distortum* de las cuales se ha documentado su consumo por el ganado y su resistencia a condiciones de sequia y sombra.
- Teniendo en cuenta que las gramíneas dominan las pasturas evaluadas, la inclusión de leguminosas herbáceas de valor forrajero que presenten adaptación a condiciones de sequia, sombra, suelos arcillosos y persistencia al pastoreo, podría ser una medida de manejo que contribuya al aprovechamiento eficiente de las condiciones que ofrece el medio, con los consecuentes efectos positivos sobre la productividad de dichos sistemas ganaderos.

- Realizar trabajos en la zona de estudio donde se contraste la oferta forrajera con el consumo del ganado para fijar una carga animal óptima que se ajuste a la productividad del sistema durante cada época, seca y lluviosa.

4.8 OBSERVACIONES METODOLÓGICAS

- En estudios de investigación que involucran mediciones a largo plazo es importante consultar al productor cuáles son sus planes actuales y a futuro con la finca, pues puede darse el caso que tenga pensado venderla o cambiar de actividad en el área de muestreo que se ha seleccionado.
- Cuando se trabaja a nivel de potrero y la carga animal es una variable importante, no asumir que esta corresponde al número total de animales en la finca; es importante consultar el manejo del potrero seleccionado, ya que es frecuente que los animales se dividan de acuerdo a su estado productivo o reproductivo y se les asignen ciertos potreros dentro de la finca.
- En este estudio la fuente de variación más grande y difícil de controlar fue el manejo del pastoreo, pues existe variación entre épocas y productores en cuanto a la carga animal y frecuencia de pastoreo. Además, a veces resulta difícil coordinar con los productores la entrada de los animales al potrero para poder dar inicio los ciclos de muestreo. Por lo tanto, si lo que se quiere es probar el efecto del árbol sobre la productividad y composición de la pastura lo mejor sería aislar los sitios de muestreo de la presencia animal y con ello también aislar esta fuente de variación.
- Para evaluar el efecto de varias especies arbóreas sobre la productividad y composición de las pasturas un aspecto importante a considerar es cual va a ser el tamaño de la parcela de muestreo. En cuanto a esto, hay que definir si el factor de referencia va ser el tamaño de la copa de las especies arbóreas o el área de influencia de la sombra arbórea.

- En investigaciones en finca que implican muchas mediciones en el tiempo y el transporte constante de materiales, uno de los criterios importantes al momento de seleccionar los sitios es el fácil acceso y cercanía entre sitios de muestreo.

4.9 BIBLIOGRAFÍA

- Adler, P. Levine, J. 2007. Contrasting relationships between precipitation and species richness in space and time. *Oikos* 116: 221_232
- Ascencio, L. 2008. Caracterización de especies leñosas en sistemas ganaderos, de los Municipios de Tlapacoyan, Misantla y Martínez de la Torre, Veracruz, México. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 119 p
- Barbier, S. Gosselin, F. Balandier, P. 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests *Forest Ecology and management*. vol 254, no 1, pp 1-15
- Barker, D.J. Caradus, J.R. 2001. Adaptation of forage species to drought. *En: Proceedings of the XIX International Grassland Congress*. 241-246.
- Berretta, E.J. 2001. Ecophysiology and management response of the subtropical grasslands of Southern South America. *En: International Grassland Congress, 19th, 11-21 February 2001, Sao Pedro, Sao Paulo, Brasil. Proceedings*. p. 939-946.
- Binder, U. 1997. Manual de leguminosas de Nicaragua. Programa para la Agricultura Sostenible en Laderas de América Central (PASOLAC), Estelí, Nicaragua.
- Callaway, R.M. Walker, L. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78(7), p. 1958–196.
- Catriona, M.K. Gardner K.B. Unger, P.W. 1999. Soil physical constraints to plant growth and crop production. FAO. Roma, Italia.
- Deregibus, V.A. Jacobo, E. Ansin, O.E. 2001. Grassland use and plant diversity in grazed ecosystems. (En línea). Consultado 5 julio de 2009. Disponible en: http://www.internationalgrasslands.org/publications/pdfs/tema23_1.pdf
- Díaz, R.O. 2003. Effects of different levels of tree cover on the accumulated production, digestibility and botanic composition of the Arid Chaco natural grassland. Argentina. *Agriscientia XX*: 61 – 68.
- Di Rienzo, J.A. Casanoves F. Balzarini M.G. González L. Tablada M. Robledo C.W. InfoStat versión 2009. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

- Espinoza, F. Díaz, Y. Gil, J. 2004. Efecto de la carga animal sobre la composición botánica y valor nutritivo de pasturas fertilizadas. XII Congreso Venezolano de Producción e Industria Animal.
- Esquivel Mimenza, H. 2007. Tree resources in traditional silvopastoral systems and their impact on productivity and nutritive value of pastures in the dry tropics of Costa Rica. PhD. Thesis. Turrialba, CR. CATIE. 161 p.
- FAO. s.f. a. *Cynodon dactylon*. (En línea). Consultado 10 noviembre 2009. Disponible en: <http://www.fao.org/ag/AGP/agpc/doc/Gbase/DATA/Pf000208.HTM>
- FAO s.f. b. *Desmodium triflorum*. (En línea). Consultado 10 noviembre 2009. Disponible en: <http://www.fao.org/ag/AGP/agpc/doc/Gbase/data/pf000029.htm>
- Gamboa, H. 2009. Efecto de la sombra de genízaro (*Albizia saman* Jacq.) y Coyote (*Platymiscium parviflorum* Benth.) sobre la productividad primaria neta aérea, la biomasa forrajera y los rasgos funcionales de pastizales naturales en fincas ganaderas de Muy Muy, Nicaragua. Candidatura a Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE
- Ghannoum, O. 2009. C₄ fotosíntesis y estrés hídrico. *Annals of Botany* 103: 635–644
- Gliessman, S.R. 2002. Agroecología: procesos ecológicos en agricultura sostenible. CATIE. Turrialba, CR. 359 p.
- Grabau, L. 1994. Physiological mechanisms of plant senescence. En: handbook of plant and crop physiology. Pessarakly M. eds. 1994. Marcel Dekker, Inc. Estados Unidos. 1094 p.
- Hayes, G. Holl, K. 2003. Cattle grazing impacts on annual forbs and vegetation composition of Mesic Grasslands in California. *Conservation biology*. Pag 1694-1702 (En línea). Consultado 8 junio 2009. Disponible en: <http://people.ucsc.edu/~kholl/largescale.pdf>
- Huxman, T.E. Smith, M. Fay, P. Knapp, A. Shaw, M.R. Loik, M.E. Smith, S.D. Tissue, D.T. Zak, J.C. Weltzin, J.F. Pockman, W.T. Sala, O. Haddad, B.M. Harte, J. Koch, G.W. Schwinning, S. Eric, E. Small, E.E. David, G. Williams, D.G. 2004. Convergence across biomes to a common rain-use efficiency. *Nature* vol 429. (En línea). Disponible en: <http://www.ars.usda.gov/SP2UserFiles/person/38279/pdfs/Huxman%20et%20al%2004%20nature.pdf>
- Lemus, G. 2008. Análisis de productividad de pasturas en sistemas silvopastoriles en fincas ganaderas de doble propósito en Esparza, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 126 p
- Maraschin, G. E. 2001. Production potential of South American grasslands. *En: XIX International Grassland Congress, Brazil, Proceedings*, p.5-15.

- Martínez Rayo, J.L. 2003. Conocimiento local de productores ganaderos sobre cobertura arbórea en la parte baja de la cuenca del río Bul Bul en Matiguás, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 158 p.
- Odum, E.P. Sarmiento, F.O. 1998. Ecología el puente entre ciencia y sociedad. McGraw – Hill Interamericana editores. México. 343 p.
- Oliva, G. Noy-Meir, I. Cibils, A. 2001. Capítulo 3. Fundamentos de ecología de pastizales. En ganadería sustentable en la Patagonia Austral.
<http://www.inta.gov.ar/Santacruz/info/documentos/recnat/Libro%20TME/TME%203.pdf>
- Osechas, D. 2006. La relación Suelo–Planta–Animal dentro del ecosistema pastizal. Mundo Pecuario, Vol. II, N° 3, 63-68. (en línea). Consultado 20 de julio de 2009. Disponible en: <http://www.saber.ula.ve/bitstream/123456789/21964/2/articulo4.pdf>
- Ospina Hernández, S.D. 2005. Rasgos funcionales de las plantas herbáceas y arbustivas y su relación con el régimen de pastoreo y la fertilidad edáfica en Muy Muy, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 88 p
- Ospina, S. Rusch G.M. Ibrahim, M. Finegan B. & Casanoves F. (2009). Composición y diversidad florística de los pastizales en el sistema silvopastoril de Muy Muy, Nicaragua. Agroforestería en las Américas 47.
- Ospina, S. Functional variation in relation to different plant growth conditions along an annual scale in seminatural grasslands of Central Nicaragua (In preparation). PhD. Thesis. CATIE – UWB. Turrialba, CR.
- Pallardy, S. 2008. Physiology of Woody Plants. Tercera edición. Elsevier Inc. Estados Unidos.
- Perdomo, F. Mondragón, J. 2005. *Paspalum notatum* Flügge. (En línea). Consultado 25 octubre 2009. Disponible en:
<http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/poaceae/paspalum-notatum/fichas/ficha.htm>
- Pérez, E.R. Pineda, NR. 2006. Evaluación de selectividad animal de plantas herbáceas y leñosas forrajeras durante dos épocas en la zona alta del municipio de Muy Muy. Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua
- Pezo, D. 2009. Los pastizales naturales de América Central Un recurso forrajero poco estudiado. Agroforestería en las Américas N 47.
- Plantureux, S. Peeters, A. McCracken, D. 2005. Biodiversity in intensive grasslands: Effect of management, improvement and challenges. Agronomy Research 3(2), 153-164. (En línea). Consultado 12 agosto 2009. Disponible en:
<http://www.eau.ee/~agronomy/vol032/p3203.pdf>

- Plaut, Z. (1994). Photosynthesis in plant/crops under water and salt stress. In: handbook of plant and crop physiology. Pessarakly M. eds. (1994). Marcel Dekker, Inc. Estados Unidos. 1094 p.
- Rivers, A. 2009. Conservation and pasture value of remnant trees in a tropical agroecosystem. Tesis Mag. Sc. San José State University.
- Ruíz García, A. 2002. Fijación y almacenamiento de carbono en sistemas silvopastoriles y competitividad económica en Matiguás, Nicaragua. Tesis Mag. Sc.. Turrialba (Costa Rica). 106 p
- Sala, O.E. Austin, A.T. 2000. Methods of estimating aboveground net primary productivity. Methods in ecosystem science. Sala O.E., Jackson R.B., Mooney H.A. & Howarth R.W., Springer-Verlag, pp. 31-43.
- Sandoval Arriola, I.E. 2006. Producción de hojarasca y reciclaje de nutrientes de dos especies arbóreas y dos gramíneas en pasturas de Muy Muy, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 160 p
- Smith, R.L. Smith, T.M. 2001. Ecología. Madrid (España). Pearson Addison Wesley. 4 ed. 642 p
- ˆt Mannelje. s.f. FAO. *Paspalum conjugatum*. (En línea). Consultado 5 noviembre 2009. Disponible en: <http://www.fao.org/ag/AGP/AGPC/doc/Gbase/DATA/Pf000492.HTM>
- Tipple, B.J. Pagani, M. 2007. The early origins of terrestrial C4 photosynthesis. Annu. Rev. Earth Planet. 35:435–61. en línea). Consultado 5 noviembre 2009. Disponible en: <http://earth.geology.yale.edu/~mp364/data/2007%20Tipple%20and%20Pagani.pdf>
- Treminio, T.M. Orozco, G.A. 2006. Efecto de cobertura arbórea sobre el comportamiento y selectividad de bovinos en pasturas naturalizadas en Muy Muy Nicaragua. Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua.
- Tropical forages. 2005 a. *Paspalum notatum*. (En línea). Consultado 11 noviembre 2009. Disponible en: http://www.tropicalforages.info/key/Forages/Media/Html/Paspalum_notatum.htm
- Tropical forages. 2005 b. *Cynodon dactylon*. (En línea). Consultado 11 noviembre 2009. Disponible en: http://www.tropicalforages.info/key/Forages/Media/Html/Cynodon_dactylon.htm
- Velásquez Vélez, R.A. 2005. Selectividad animal de forrajes herbáceos y leñosos en pasturas naturalizadas en función de épocas, manejo y condición de paisaje en Muy Muy, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 77 p
- Zamora, S. García, J. Bonilla, G. Aguilar, H. Harvey, C. Ibrahim, M. 2001. ¿Cómo utilizar los frutos de guanacaste (*Enterolobium cyclocarpum*), guácimo (*Guazuma ulmifolia*),

genízaro (*Pithecellobium saman*) y jícaro (*Crescentia alata*) en alimentación animal?.
Agroforestería en las Américas Vol. 8 (31)

Zelada, E. 1996. Tolerancia a la sombra de especies forrajeras herbáceas en la zona Atlántica de Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE.

ANEXOS

Anexo 1. Registro de humedad del suelo bajo árbol y en pastura abierta en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua (1-5 carao), (6-10 guácimo), (11-15 roble)

Árbol	Posición	Mes seco (abril)			Periodo lluvioso				
		06	14	22	22-junio	29-junio	06-julio	20-julio	27-julio
1	bajo árbol	2.8	5	1.9	24.4	22	33.1	34.1	33.8
2	bajo árbol	4.7	3.9	4.2	34.4	31.9	44.7	42.4	43.5
3	bajo árbol	7.8	4.9	11	39.6	44.2	48.2	48.4	59.1
4	bajo árbol	7.7	6.4	7.6	33.9	36.9	43.5	42.9	45
5	bajo árbol	6.4	5.9	7.8	33.2	51.5	41.6	54.8	62.2
6	bajo árbol	10.7	8.2	5.4	36.9	51.4	45.4	50.6	59.8
7	bajo árbol	8.3	7.3	5.2	35.7	51.1	46.5	53.4	61.4
8	bajo árbol	10.3	6.8	6.3	37.4	40.4	40.3	42	57.5
9	bajo árbol	12	9.3	6.6	35.1	54.8	42.5	47	53.3
10	bajo árbol	9.4	7.9	7.8	31	37.5	41.5	40.6	42.5
11	bajo árbol	10.5	9.3	8.4	32.5	48.7	42.5	48.5	58
12	bajo árbol	8.7	5.7	5.5	35.4	53.8	47.3	57.1	62.6
13	bajo árbol	12	8.2	8.5	39.8	51.8	48.5	57.6	71.7
14	bajo árbol	8.9	11.5	10.4	42.3	36.8	53.8	56.1	51.4
15	bajo árbol	6.9	6.2	6.4	37.2	35.4	49.4	55.6	62.9
1	pastura abierta	5.1	7	6.7	17.7	17.4	33.2	32.7	38.4
2	pastura abierta	1.5	3	2.6	22.4	20.2	36.1	37.7	37.5
3	pastura abierta	10.9	7.7	8.6	39.6	53.4	39.3	51	52.4
4	pastura abierta	7.9	7.7	6.9	28.7	38	41.8	47.6	43.2
5	pastura abierta	5.5	6.7	7.3	33.9	57.5	39	49.5	51.5
6	pastura abierta	9.6	7.2	7.7	39.2	49.1	43.2	52.5	60.7
7	pastura abierta	9.6	5.1	6.3	35.5	59.2	49.5	61.1	58.6
8	pastura abierta	12	8.5	7.5	34.4	37.6	38.2	43.8	52.9
9	pastura abierta	5.5	6.7	7.3	33.9	57.5	39	49.5	51.5
10	pastura abierta	7.9	7.7	6.9	28.7	38	41.8	47.6	43.2
11	pastura abierta	10.9	7.7	8.6	39.6	53.4	39.3	51	52.4
12	pastura abierta	9.6	5.1	6.3	35.5	59.2	49.5	61.1	58.6
13	pastura abierta	15	11.6	9.6	28.9	48.4	41	44	56.4
14	pastura abierta	6.9	6.3	6.9	44.4	44	60.4	60	43.4
15	pastura abierta	5.3	7.8	5.8	34.2	34.8	41.6	40	58.7

Anexo 2. Descripción general de fincas evaluadas ganaderas con pasturas nativas asociadas a árboles dispersos de roble, carao o guácimo, en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

Nombre de la finca	área de la finca (Ha)	N. de potreros	Sistema	Manejo de malezas		otras especies animales		
				N. de chapias/año	manejo químico de malezas	caballos	Cabras	ovejas
San Martin	44.9	23	doble propósito	2	potreron (2 veces al año)	5	5	2
Los bonetes	33.8	12	doble propósito	2	potreron (2 veces al año)	3	No	No
El diamante	51.1	6	doble propósito	2	No	8	No	No
Santo tomas	57.3	12	doble propósito	2	No	6	No	No
Las miradas	18.6	6	doble propósito	2	No	2	No	No
San José 1	24.2	4	doble propósito	4	2-4D thordon	7	No	6
San Martin2	53.8	9	Leche	4	2-4D	7	No	No
El refugio	35.2	10	Leche	3	No	2	0	0

Anexo 3. Manejo del pastoreo en las fincas ganaderas con pasturas nativas asociadas a árboles dispersos de roble, carao o guácimo, en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

Nombre de la finca	área de la finca	Invierno (días)		Cantidad de ganado en febrero	UA ^{***}	Carga ^{****} animal/febrero	Cantidad de ganado julio	UA	Carga animal /julio
		PD*	PO**						
San Martin	44.9	15	5	31 vacas paridas, 31 terneros	62.0	1.4	24 vacas paridas	24.0	0.5
Los bonetes	33.8	30	3	17 paridas, 5 terneros, 2 toros	19.6	0.6	16 vacas paridas	16.0	0.5
El diamante	51.1	16	8	18 paridas, 12 horras, 15 novillas, 18 terneros, 2 toros	45.7	0.9	10 paridas, 1 horra, 1 toro	12.0	0.2
Santo Tomás	57.3	12	4	24 paridas, 10 horras, 21 terneros, 15 novillas	48.0	0.8	25 paridas, 2 bueyes, 1 toro	28.0	0.5
Las miradas	18.6	15	3	15 vacas paridas, 15 terneros, 33 novillos	42.3	2.3	13 vacas paridas	13.0	0.7
San jose 1	24.2	15	2	10 vacas paridas, 73 vacas horras	83.0	3.4	23 vacas paridas	23.0	1.0
San Martin	53.8	9	1	68 vacas paridas, 80 terneros	148.0	2.8	96 vacas paridas, 77 terneros	104.6	1.9
El refugio	35.2	27	3	24 paridas, 5 horras, 24 terneros, 1 novilla, 2 toros	34.4	1.0	2 yuntas de bueyes, 2 toros	6.0	0.2

*PD: periodo de descanso; ** PO: periodo de ocupación; *** UA: Unidad animal, equivalente a 450 kg (animal adulto 450 kg, novillos 350 kg, terneros 50 kg); ****Carga animal: UA/ha

Anexo 4. Caracterización arbórea de potreros con pasturas nativas asociadas a árboles dispersos de roble, guácimo o carao en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

N.	Familia	Nombre científico	Nombre común	Total individuos
1	Caesalpiniaceae	<i>Cassia grandis</i>	Carao	99
2	Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i>	Cedro	18
3	Bombacaceae	<i>Ceiba pentandra</i>	Ceiba	2
4	Moraceae	<i>Ficus insípida</i>	Chilamate	3
5	Rubiaceae	<i>Genipa americana</i>	Jagua	10
6	Bignoniaceae	<i>Tabebuia chrysantha</i>	Cortez	1
7	Fabaceae	<i>Platymiscium pleiostachyum</i>	Coyote	10
8	Meliaceae	<i>Swietenia macrophylla</i>	Caoba	1
9	Solanaceae	<i>Solanum erianthum</i>	Lavaplato	5
10	Fabaceae	<i>Erythrina berteroana</i>	Helequeme	6
11	Mimosaceae	<i>Pithecellobium saman</i>	Genizaro	32
12	Fabaceae	<i>Diphysa robinoides</i>	Guachipelin	18
13	Sterculiaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i>	Guácimo	93
14	Mimosaceae	<i>Inga oerstediana</i>	Guajiniquil	1
15	Mimosaceae	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Guanacaste	26
16	Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i>	Guayaba	2
17	Burseraceae	<i>Bursera simarouba</i>	Jiñocuabo	1
18	Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i>	Jobo	8
19	Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i>	laurel	3
20	Moraceae	<i>Ficus retusa</i>	laurel de india	1
21	Hamamelidaceae	<i>Liquidambar styraciflua</i>	liquidambar	1
22	Fabaceae	<i>Gliricidia sepium</i>	madero negro	2
23	Rubiaceae	<i>Calycophyllum candidissimum</i>	Madroño	4
24	Caesalpiniaceae	<i>Delonix regia</i>	Malinche	3
25	Moraceae	<i>Ficus obtusifolia</i>	Matapalo	13
26	Boraginaceae	<i>Cordia bicolor</i>	Muñeco	24
27	Moraceae	<i>Chorophora tinctoria</i>	Mora	5
28	Sapinodaceae	<i>Sapindus saponaria</i>	Patacón	1
29	Fabaceae	<i>Pithecellobium oblongum</i>	Phitecellobium	1
30	Sapindaceae	<i>Cupania guatemalensis</i>	Piojo	6
31	Bombacaceae	<i>Bombacopsis quinata</i>	Pochote	12
32	Bignoniaceae	<i>Tabebuia rosea</i>	Roble	116
33	Vochysiaceae	<i>Vochysia ferruginea</i>	Zopilote	5
34	Sapotaceae	<i>Pouteria sapota</i>	Zapote	3
Total				536

Anexo 5. Análisis estadístico para la variable densidad de copa (%)

Modelos lineales generales y mixtos

Medidas de ajuste del modelo

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Sigma</u>	<u>R2_0</u>	<u>R2_1</u>
75	548.59	592.58	-253.30	8.41	0.73	0.80

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis secuenciales

	<u>numDF</u>	<u>denDF</u>	<u>F-value</u>	<u>p-value</u>
(Intercept)	1	41	387.01	<0.0001
especie árbol	2	41	35.05	<0.0001
mes	4	41	22.68	<0.0001
especie:mes	8	41	2.56	0.0229

Medias ajustadas y errores estándares para especie

LSD Fisher (alfa=0.05)

Procedimiento de correccion de p-valores: Benjamini & Hochberg

<u>Especie árbol</u>	<u>Medias</u>	<u>E.E.</u>	
carao	57.36	2.97	A
guácimo	35.44	2.97	B
roble	33.92	2.97	B

Letras distintas indican diferencias significativas(p<= 0.05)

Medias ajustadas y errores estándares para medicion

LSD Fisher (alfa=0.05)

Procedimiento de correccion de p-valores: Benjamini & Hochberg

<u>mes</u>	<u>Medias</u>	<u>E.E.</u>	
julio	66.47	4.45	A
junio	57.27	5.40	A
mayo	40.00	3.90	B
abril	27.60	3.89	C
marzo	19.87	3.31	C

Letras distintas indican diferencias significativas(p<= 0.05)

Medias ajustadas y errores estándares para especie*mes

LSD Fisher (alfa=0.05)

Procedimiento de correccion de p-valores: Benjamini & Hochberg

Espece árbol	mes	Medias	E.E.					
carao	julio	71.60	6.84	A				
roble	julio	71.00	6.84	A				
carao	junio	68.40	8.66	A				
carao	mayo	61.80	5.75	A				
guácimo	julio	56.80	6.84	A				
roble	junio	53.20	8.66	A	B			
carao	abril	52.80	5.74	A	B			
guácimo	junio	50.20	8.66	A	B	C		
guácimo	mayo	37.20	5.75		B	C		
carao	marzo	32.20	4.52			C	D	
roble	marzo	21.00	5.75				D	E
guácimo	abril	18.60	5.74				D	E
guácimo	marzo	14.40	4.52					E
roble	marzo	13.00	4.52					E
roble	abril	11.40	5.74					E

Letras distintas indican diferencias significativas(p<= 0.05)

Anexo 6. Análisis estadístico para la variable humedad del suelo

Pruebas de hipótesis secuenciales

	numDF	denDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	148	2397.07	<0.0001
mes	2	72	1214.74	<0.0001
espece (hábitat)	2	72	12.68	<0.0001
posición	1	72	0.62	0.4354
mes: especie	4	72	4.12	0.0046
mes: posición	2	72	0.99	0.3778
espece: posición	2	72	0.06	0.9390
mes:espece:posicion	4	72	1.10	0.3650

Medias ajustadas y errores estándares para mes

LSD Fisher (alfa=0,05)

Procedimiento de corrección de p-valores: No

mes	Medias	E.E.	
julio	48.29	0.83	A
junio	38.10	1.20	B
abril	7.45	0.35	C

Letras distintas indican diferencias significativas(p<= 0,05)

Medias ajustadas y errores estándares para especie

LSD Fisher (alfa=0,05)

Procedimiento de corrección de p-valores: No

especie	Medias	E.E.	
roble	34.28	0.86	A
guácimo	32.57	0.86	A
carao	26.99	0.89	B

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$)

Medias ajustadas y errores estándares para mes*especie

LSD Fisher (alfa=0,05)

Procedimiento de corrección de p-valores: No

mes	especie	Medias	E.E.				
julio	roble	52.68	1.44	A			
julio	guácimo	48.58	1.44		B		
julio	carao	43.61	1.44			C	
junio	roble	41.81	2.04			C	
junio	guácimo	41.22	2.04			C	
junio	carao	31.26	2.16				D
abril	roble	8.35	0.61				E
abril	guácimo	7.90	0.61				E
abril	carao	6.10	0.61				E

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$)

Anexo 7. Perfiles de suelo bajo árboles de carao, roble, guácimo en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

N. árbol ³	Horizontes	Profundidad "cm"	Color	Manchas de color	Textura
4	A	0-30	café oscuro	No	Franca
	B	30-50	café amarilloso	No	Franca
10	A	0-40	café amarilloso	No	Franca
8	A	0-20	Café	No	Franca
	B	20-80	café grisáceo	No	Franca
	C	80-110	gris con tonalidades amarillas	No	Franca
14	A	0-20	Chocolate	No	Franca – arcilloso
	B/A	20-40	gris-chocolate	No	Arcilloso
	B	40-100	Gris	No	Arcilloso
15	A	0-60	café – claro	No	Franca
	B/A	60-90	Chocolate	No	Franco – arcilloso
	B	90-110	Negro	No	Arcilloso
1	A	0-30	Chocolate	No	Franco -arcilloso
	B	30-60	Negro	No	Arcilloso
2	A	0-40	Chocolate	No	Franco
	C/A	40-70	café amarilloso	No	Franco arcillosa
	C	70-90	Amarillo	No	Franco arcillosa
6	A	0-30	negro-chocolate	No	Franco -arcilloso
	C/A	30-50	negro-chocolate	No	Arcilloso
	C	50-100	café – amarillo	No	Arcilloso
3	A	0-40	negro-chocolate	No	Franco - arcilloso
	A/C	40-60	Chocolate	No	Franco-arcilloso
	C	60-100	café oscuro	No	Arcilloso
11	A	0-30	Negro	No	Franco -arcilloso
	B	30-90	negro-grisáceo	No	Arcilloso
12	A	0-30	negro claro	No	Arcillosa
	B	30-80	negro oscuro	no	Arcillosa
	B/C	80-100	negro –café	no	Arcillosa
	C	100-160	negro amarilloso con tintes rojos	no	Arcillosa
7	A	0-60	café oscuro	No	Franco arcillosa
	B	60-100	Negro	No	Arcillosa

³ 1-5: carao, 6-10: guácimo, 11-15: roble

Anexo 7. Continuación

N. árbol	Horizontes	Profundidad "cm"	Color	Manchas de color	Textura
5	A	0-30	Negro	No	Arcilloso
	B	30-80	Negro	No	Arcilloso
	B/C	80-130	Gris	No	Arcilloso
9	A	0-30	café oscuro	No	Franco - arcilloso
	B	30-70	Negro	No	Arcilloso
	C	70-100	gris oscuro	No	Arcilloso
13	A	0-20	Negro	No	Arcilloso
	B	20-80	negro carbón	No	Arcilloso
	C	80-90	negro-grisáceo	No	Arcilloso

Anexo 8. Perfiles de suelo para pastura abierta de árboles de carao, roble, guácimo en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

N. árbol	Horizontes	Profundidad "cm"	Color	Manchas de color	Textura
4 y 10	A	0-40	café oscuro	No	Franca
8	A	0-40	Café	No	Franca
	C/A	40-80	café grisáceo	No	Franca
	C	80-100	gris tonalidades amarillas	No	Franca
14	A	0-20	café oscuro	No	franco - arcilloso
	B	20-70	negro grisáceo	No	Arcilloso
	C	70-90	Rosado	No	Arcilloso
15	A	0-50	café – claro	No	Franca
	B/A	50-80	café – grisáceo	No	franco-arcilloso
	B	80-100	Gris	No	Arcilloso
1	A	0-40	Chocolate	No	franco-arcilloso
	B	40-90	Negro	No	negro con pintas rojizas
2	A	0-40	café oscuro	No	Franca
	C/A	40-80	café oscuro con pintas amarillas	No	Franca
6	A	0-30	negro-chocolate	No	Franco-arcilloso
	B	30-80	negro con pintas rojizas	No	Arcilloso
11 y 3	A	0-40	Negro	No	Franco-arcilloso
	B	40-110	Negro	No	Arcilloso
7 y 12	A	100-120	Café	No	Franco- arcilloso
	B	0-50	negro-grisáceo	No	Franco- arcilloso
	B/C	50-90	Negro	No	Franco- arcilloso
5	A	0-30	Negro	No	Arcilloso
	B	30-80	Negro	No	Arcilloso
	B/C	80-130	Gris	No	Arcilloso
9	A	0-30	café oscuro	No	Franco - arcilloso
	B	30-70	Negro	No	Arcilloso
	C	70-100	gris oscuro	No	Arcilloso
5 y 9	A	0-20	café oscuro	No	Franco - arcilloso
	B	20-50	Negro	No	Franco - arcilloso
	C/B	50-110	café rojizo	No	Arcilloso
13	A	0-20	Negro	No	Arcilloso
	B	20-50	negro oscuro	No	Arcilloso
	C	50-110	Gris	No	Arcilloso

Anexo 9. Resultados análisis químicos de suelos bajo el árbol y en pastura abierta de carao, roble y guácimo asociados a pasturas nativas en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

N.	Posición	pH	%	%	(ug/g soil)		meq/100 gr						C ₁₃	N ₁₅
					NPM	P	Al	Ca	K	Na	Mg	Saturación bases		
1	Bajo árbol	6.3	3.7	6.2	54.0	5.8	0.004	16.5	0.2	0.5	3.9	21.1	-23.4	3.9
2	Bajo árbol	6.2	4.7	8.0	56.5	5.8	0.000	28.1	0.6	0.4	5.8	35.0	-20.6	4.8
3	Bajo árbol	6.3	5.8	9.9	51.1	11.0	0.031	34.7	0.8	0.5	8.0	43.9	-20.7	5.4
4	Bajo árbol	6.1	4.1	6.9	24.2	3.0	0.004	16.2	0.2	0.6	6.4	23.4	-21.9	4.5
5	Bajo árbol	6.1	5.0	8.5	76.0	4.3	0.013	29.3	0.3	0.7	11.1	41.5	-21.3	4.6
6	Bajo árbol	6.4	5.6	9.5	60.4	10.1	0.004	42.5	1.9	0.6	11.8	56.8	-19.8	5.2
7	Bajo árbol	6.2	5.5	9.3	139.2	6.9	0.000	26.4	0.6	0.4	9.3	36.7	-20.2	5.5
8	Bajo árbol	6.4	4.2	7.2	29.6	3.8	0.000	17.9	0.1	0.5	6.8	25.4	-24.5	5.5
9	Bajo árbol	6.3	6.4	10.9	85.1	9.7	0.004	32.2	0.9	0.5	12.3	45.9	-19.7	4.8
10	Bajo árbol	6.2	4.3	7.4	26.1	3.6	0.004	18.7	0.4	0.7	7.0	26.7	-22.2	5.3
11	Bajo árbol	6.1	4.7	8.0	32.1	3.8	0.000	34.1	0.6	0.6	9.2	44.6	-17.3	4.3
12	Bajo árbol	6.0	5.4	9.2	124.2	6.1	0.000	27.8	0.7	0.9	10.7	40.0	-19.9	5.0
13	Bajo árbol	6.2	6.9	11.7	80.1	7.9	0.000	38.8	0.4	0.6	10.0	49.8	-19.0	4.7
14	Bajo árbol	6.0	4.1	6.9	115.7	6.0	0.018	19.5	0.4	0.4	3.6	23.9	-18.2	5.1
15	Bajo árbol	6.1	3.6	6.1	52.0	4.6	0.004	16.4	0.2	0.5	3.6	20.6	-18.5	5.0
1	Pastura abierta	6.3	4.0	6.9	62.5	3.2	0.009	20.1	0.2	0.5	4.0	24.9	-22.7	4.5
2	Pastura abierta	6.2	4.0	6.8	52.9	3.3	0.009	14.6	0.3	0.6	4.1	19.5	-21.8	4.4
3	Pastura abierta	6.4	4.6	7.9	57.6	4.9	0.004	32.6	0.4	0.4	10.1	43.5	-17.4	3.6
4	Pastura abierta	6.3	4.4	7.5	7.2	9.4	0.004	13.7	0.0	0.5	4.9	19.1	-18.6	4.5
5	Pastura abierta	6.3	5.6	9.6	87.9	7.3	0.004	34.8	0.2	0.6	12.7	48.3	-18.0	4.1
6	Pastura abierta	6.4	5.0	8.5	65.2	6.0	0.000	30.8	0.6	0.9	13.2	45.6	-17.7	4.3
7	Pastura abierta	6.1	4.4	7.4	121.0	6.0	0.040	26.8	0.5	0.3	8.8	36.5	-18.3	5.3
8	Pastura abierta	6.4	4.4	7.4	16.8	2.8	0.022	18.7	0.0	0.5	5.4	24.6	-21.6	5.0
9	Pastura abierta	6.3	5.6	9.6	87.9	7.3	0.004	34.8	0.2	0.6	12.7	48.3	-18.0	4.1
10	Pastura abierta	6.3	4.4	7.5	7.2	9.4	0.004	13.7	0.0	0.5	4.9	19.1	-18.6	4.5
11	Pastura abierta	6.2	5.0	8.4	45.8	3.8	0.004	36.0	0.5	0.4	10.4	47.1	-16.7	4.5
12	Pastura abierta	6.1	4.4	7.4	121.0	6.0	0.040	26.8	0.5	0.3	8.8	36.5	-18.3	5.3
13	Pastura abierta	6.4	5.1	8.7	115.7	5.1	0.027	51.5	0.2	0.3	8.1	60.1	-17.9	4.8
14	Pastura abierta	6.2	4.4	7.6	73.2	5.1	0.022	14.6	0.2	0.5	2.9	18.2	-16.7	4.5
15	Pastura abierta	6.2	4.9	8.3	16.9	3.6	0.018	18.6	0.2	0.5	5.0	24.4	-17.3	5.5

Anexo 10. Análisis de varianza para composición química del suelo

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
pH	30	0.43	0.31	1.58

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	0.18	5	0.04	3.63	0.0138
Especie (hábitat)	0.10	2	0.05	5.01	0.0152
Posición	0.05	1	0.05	4.84	0.0376
hábitat*Posición	0.03	2	0.02	1.64	0.2145
Error	0.23	24	0.01		
Total	0.41	29			

Test:LSD Fisher Alfa=0.05 DMS=0.09113

Error: 0.0097 gl: 24

Especie	Medias	n	
Roble	6.15	10	A
Carao	6.25	10	B
Guácimo	6.29	10	B

Letras distintas indican diferencias significativas(p<= 0.05)

Test:LSD Fisher Alfa=0.05 DMS=0.07441

Error: 0.0097 gl: 24

Ubicación	Medias	n	
Bajo árbol	6.19	15	A
Pastura abierta	6.27	15	B

Letras distintas indican diferencias significativas(p<= 0.05)

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
% C orga	30	0.08	0.00	17.22

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	1.42	5	0.28	0.41	0.8346
Especie (hábitat)	0.75	2	0.38	0.55	0.5850
Posición	0.48	1	0.48	0.70	0.4112
hábitat*Posición	0.19	2	0.09	0.14	0.8735
Error	16.43	24	0.68		
Total	17.84	29			

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
%MO	30	0.08	0.00	17.22

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	4.06	5	0.81	0.41	0.8368
Especie (hábitat)	2.15	2	1.08	0.54	0.5870
Posición	1.37	1	1.37	0.69	0.4135
hábitat*Posición	0.53	2	0.27	0.14	0.8743
Error	47.47	24	1.98		
Total	51.52	29			

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
NPM (ug/g soil)	30	0.08	0.00	60.49

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	3340.68	5	668.14	0.43	0.8202
Especie (hábitat)	3058.22	2	1529.11	0.99	0.3849
Posición	151.47	1	151.47	0.10	0.7564
hábitat*Posición	130.98	2	65.49	0.04	0.9584
Error	36928.1724	1538.67			
Total	40268.8429				

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
P inorg (ug/g soil)	30	0.08	0.00	41.42

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	12.66	5	2.53	0.43	0.8230
Especie (hábitat)	9.45	2	4.73	0.80	0.4596
Posición	2.79	1	2.79	0.47	0.4977
Hábitat* Posición	0.42	2	0.21	0.04	0.9654
Error	141.26	24	5.89		
Total	153.91	29			

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Ca mq 100g	30	0.05	0.00	39.77

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	131.07	5	26.21	0.24	0.9405
Especie (Hábitat)	94.66	2	47.33	0.43	0.6527
Posición	4.03	1	4.03	0.04	0.8491
Hábitat* Posición	32.38	2	16.19	0.15	0.8627
Error	2615.36	24	108.97		
Total	2746.43	29			

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
K mq 100g	30	0.27	0.12	84.49

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	1.05	5	0.21	1.79	0.1533
Especie (Hábitat)	0.28	2	0.14	1.18	0.3238
Posición	0.58	1	0.58	4.93	0.0360
Hábitat* Posición	0.19	2	0.10	0.82	0.4514
Error	2.82	24	0.12		
Total	3.87	29			

Test:LSD Fisher Alfa=0.05 DMS=0.25832

Error: 0.1175 gl: 24

Ubicación Medias n

Pastura abierta	0.27	15	A
Bajo árbol	0.54	15	B

Letras distintas indican diferencias significativas($p \leq 0.05$)

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Mg mq 100g	30	0.10	0.00	42.38

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	28.97	5	5.79	0.52	0.7565
Especie (hábitat)	28.10	2	14.05	1.27	0.2996
Posición	0.42	1	0.42	0.04	0.8481
Hábitat* Posición	0.46	2	0.23	0.02	0.9795
Error	265.93	24	11.08		
Total	294.90	29			

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
d13C	30	0.52	0.42	8.11

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	66.33	5	13.27	5.27	0.0021
hábitat (especie)	39.01	2	19.50	7.75	0.0025
Posición	25.37	1	25.37	10.09	0.0041
hábitat* Posición	1.95	2	0.98	0.39	0.6827
Error	60.37	24	2.52		
Total	126.71	29			

Test:LSD Fisher Alfa=0.05 DMS=1.46394

Error: 2.5156 gl: 24

Sitio Medias n

Carao	-20.63	10	A
Guácimo	-20.06	10	A
Roble	-17.98	10	B

Letras distintas indican diferencias significativas($p \leq 0.05$)

Test:LSD Fisher Alfa=0.05 DMS=1.19530

Error: 2.5156 gl: 24

Posición Medias n

Bajo árbol	-20.48	15	A
Pastura abierta	-18.64	15	B

Letras distintas indican diferencias significativas($p \leq 0.05$)

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
d15N	30	0.40	0.27	9.12

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	3.01	5	0.60	3.19	0.0238
Especie (Hábitat)	1.67	2	0.83	4.42	0.0233
Posición	0.65	1	0.65	3.47	0.0750
Hábitat*Posición	0.69	2	0.35	1.83	0.1818
Error	4.53	24	0.19		
Total	7.54	29			

Test:LSD Fisher Alfa=0.05 DMS=0.40103*Error: 0.1888 gl: 24*

Sitio	Medias	n	
Carao	4.43	10	A
Roble	4.89	10	B
Guácimo	4.97	10	B

Letras distintas indican diferencias significativas(p<= 0.05)

Anexo 11. Composición florística de pasturas nativas asociadas a árboles dispersos de roble, carao o guácimo, en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

N.	Nombre común	Nombre científico	Familia	Consumo por bovinos
1	Aguijoncita	<i>Loeselia ciliata</i>	Polemoniaceae	No
2	Amor Seco	<i>Bidens pilosa</i>	Asteraceae	No
3	Angleton	<i>Dichanthium aristatum</i>	Poaceae	Si
4	Aromo	<i>Phytocelobium oblongum</i>	Mimosaceae	No
5	Aserrada	<i>Caperonia palustris</i>	Euphorbiaceae	No
6	Batatilla	<i>Ipomoea hederifolia</i>	Convulvulaceae	Si
7	Bejuco	<i>Cissus sicyoides</i>	Vitaceae	No
8	Bifoliada	<i>Mimosa sp</i>	Mimosaceae	No
9	Blechum1	<i>Blechum pyramidatum</i>	Acanthaceae	Si
10	Blechum2	<i>Desconocido</i>	Acanthaceae	Medio
11	Blechum3	<i>Dyschoriste quadrangularis</i>	Acanthaceae	Medio
12	Bola Blanca	<i>Hyptis capitata</i>	Lamiaceae	No
13	Calopogonium	<i>Calopogonium muconoides</i>	Fabaceae	Si
14	Canum	<i>Desmodium distortum</i>	Fabaceae	Medio
15	Centrocema	<i>Centrocema pubescens</i>	Fabaceae	Medio
16	Chaguiton	<i>Maranta arundinacea</i>	Marantaceae	No
17	Cola de Burro	<i>Paspalum centrale</i>	Poaceae	Si
18	Commelina	<i>Commelina diffusa</i>	Commelinaceae	No
19	Conjugatum	<i>Paspalum conjugatum</i>	Poaceae	Si
20	Cornizuelo	<i>Acacia cornígera</i>	Fabaceae	No
21	Cyperus ferax	<i>Cyperus Ferax</i>	Cyperaceae	No
22	Cyperus rotundus	<i>Cyperus Rotundus</i>	Cyperaceae	No
23	Desmodium1	<i>Desmodium procumbens</i>	Fabaceae	Medio
24	Escoba de San Antonio	<i>Elephantopus spicatus</i>	Asteraceae	No
25	Escoba lisa	<i>Sida acuta</i>	Malvaceae	No
26	Escoba3	<i>Sida jussieana</i>	Malvaceae	No
27	Estrellita	<i>Dichromena ciliata</i>	Cyperaceae	Medio
28	Flor Amarilla	<i>Baltimora recta</i>	Asteraceae	No
29	Flor Azul	<i>Ageratum conyzoides</i>	Asteraceae	No
30	Fructicosa	<i>Desmodium triflorum</i>	Fabaceae	Si
31	Guanacaste	<i>Enterolobium Cyclocarpum</i>	Fabaceae	No
32	Gusanito	<i>Alcalypha alopecuroides</i>	Euphorbiaceae	No
33	Hoja ancha	<i>Desconocida</i>	desconocida	Desconocido
34	Jaragua	<i>Hyparrhenia rufa</i>	Poaceae	Si
35	Marandú	<i>Brachiaria brizantha cv Marandú</i>	Poaceae	Si
36	Mimosa pudica	<i>Mimosa pudica</i>	Mimosaceae	No

Anexo 11. Continuación

N.	Nombre común	Nombre científico	Familia	Consumo por bovinos
37	Morupo	<i>Calea urticifolia</i>	Asteraceae	No
38	Navajuela	<i>Scleria melaleuca</i>	Cyperaceae	No
39	Notatum	<i>Paspalum notatum</i>	Poaceae	Si
40	Oplismenium	<i>Oplismenus burmanii</i>	Poaceae	Si
41	Panícula	<i>Panicum laxum</i>	Poaceae	Si
42	Papa Miel	<i>Combretum fruticosum</i>	Combretaceae	Medio
43	Pasiflora1	<i>Serjania atrolineata</i>	Sapindaceae	Si
44	Pasto estrella	<i>Cynodon dactylon</i>	Poaceae	Si
45	Pasto Peludo	<i>Setaria parviflora</i>	Poaceae	Medio
46	Peludo	<i>Malachra alceifolia</i>	Malvaceae	No
47	Phisalis	<i>Physalis angulata</i>	Solanaceae	No
48	Picha de gato	<i>Achyranthes aspera</i>	Amaranthaceae	No
49	Pico de pájaro	<i>Senna obtusifolia</i>	Fabaceae	No
50	Polilla	<i>Jussiaea decurrens</i>	Onagraceae	No
51	Retana	<i>Ischaemum ciliare</i>	Poaceae	Si
52	Roble	<i>Tabebuia rosea</i>	Bignoniaceae	No
53	Rojita	<i>Desconocida</i>	Rubiaceae	No
54	Rosetón	<i>Chamaesyce hirta</i>	Euphorbiaceae	No
55	Tamarindo Montero	<i>Phyllanthus amarus</i>	Euphorbiaceae	No
56	Umanda	<i>Senna esquineri</i>	Fabaceae	No
57	Verrugosa	<i>Cordia bullata</i>	Boraginaceae	No
58	Zacatón	<i>Paspalum virgatum</i>	Poaceae	Medio

Anexo 12. Abundancia por familia de especies en pasturas nativas asociadas a árboles dispersos de roble, carao o guácimo, en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

Familia	Número de especies
Acanthaceae	3
Amaranthaceae	1
Asteraceae	5
Bignoniaceae	1
Boraginaceae	1
Combretaceae	1
Commelinaceae	1
Convulvulaceae	1
Cyperaceae	4
Euphorbiaceae	4
Fabaceae	9
Mimosaceae	3
Lamiaceae	1
Malvaceae	3
Marantaceae	1
Onagraceae	1
Poaceae	12
Polemoniaceae	1
Rubiaceae	1
Sapindaceae	1
Solanaceae	1
Vitaceae	1
Total	57

Anexo 13. Presencia en pasturas (%) de especies herbáceas más comunes asociadas a árboles dispersos de roble, carao o guácimo, en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

N.	Especie	Frecuencia total (%)
1	<i>Paspalum notatum</i>	40.27
2	<i>Paspalum conjugatum</i>	9.64
3	<i>Cynodon dactylon</i>	7.80
4	<i>Dichromena ciliata</i>	7.62
5	<i>Panicum laxum</i>	4.65
6	<i>Ischaemum ciliare</i>	4.14
7	<i>Blechum pyramidatum</i>	3.60
8	<i>Hyparrhenia rufa</i>	2.69
9	<i>Baltimora recta</i>	1.93
10	<i>Desmodium distortum</i>	1.50
11	<i>Desmodium triflorum</i>	1.14
12	<i>Mimosa pudica</i>	0.79
13	<i>Paspalum centrale</i>	0.74
14	<i>Achyranthes aspera</i>	0.57
15	<i>Mimosa sp</i>	0.40

Anexo 14. Frecuencia total de 15 especies más abundantes en pasturas nativas dentro y fuera del árbol, Muy Muy y Matiguás, Nicaragua

N.	Especie	Bajo árbol (%)	Especie	Pastura abierta (%)
1	<i>Paspalum notatum</i>	34.25	<i>Paspalum notatum</i>	46.29
2	<i>Paspalum conjugatum</i>	14.00	<i>Cynodon dactylon</i>	10.63
3	<i>Dichromena ciliata</i>	8.44	<i>Dichromena ciliata</i>	6.80
4	<i>P. laxum</i>	5.20	<i>Ischaemum ciliare</i>	5.57
5	<i>Cynodon dactylon</i>	4.97	<i>Paspalum conjugatum</i>	5.27
6	<i>Blechum pyramidatum</i>	4.69	<i>Panicum laxum</i>	4.10
7	<i>Hyparrhenia rufa</i>	3.41	<i>Blechum pyramidatum</i>	2.50
8	<i>Ischaemum ciliare</i>	2.72	<i>Hyparrhenia rufa</i>	1.98
9	<i>Desmodium distortum</i>	2.15	<i>Baltimora recta</i>	1.87
10	<i>Baltimora recta</i>	1.99	<i>Desmodium triflorum</i>	1.80
11	<i>Mimosa pudica</i>	1.02	<i>Paspalum centrale</i>	1.17
12	<i>Achyranthes aspera</i>	1.00	<i>Desmodium distortum</i>	0.85
13	<i>Ageratum conyzoides</i>	0.55	<i>Mimosa púdica</i>	0.56
14	<i>Mimosa sp</i>	0.48	<i>Sida acuta</i>	0.39
15	<i>Desmodium triflorum</i>	0.48		

Anexo 15. Distribución de la abundancia de especies en pasturas nativas de acuerdo al consumo por el ganado

Grupo	Consumo	Especies	
		Número	Equivalente en %
ciperácea	Medio	1	1.8
	No	3	5.3
gramínea	Si	10	17.5
	Medio	2	3.5
Hoja ancha leguminosa	No	5	8.8
	Medio	3	5.3
	Si	2	3.5
Hoja ancha no leguminosa	Medio	3	5.3
	No	24	42.1
	Si	3	5.3
Arbórea	No	1	1.8
Total		57	100.0

Anexo 16. Riqueza de especies en pasturas naturales

Modelos lineales generales y mixtos

Medidas de ajuste del modelo

N	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1
120	564.84	631.52	-256.42	2.30	0.38	0.78

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis secuenciales

	numDF	denDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	72	371.81	<0.0001
Especie (hábitat)	2	24	1.63	0.2164
Posición	1	24	4.65	0.0412
Mes	3	72	20.71	<0.0001
Hábitat: posición	2	24	0.45	0.6452
Hábitat: mes	6	72	0.84	0.5435
Posición:mes	3	72	2.01	0.1202
hábitat:posición:mes	6	72	0.53	0.7831

Medias ajustadas y errores estándares para posicion

LSD Fisher (alfa=0.05)

Procedimiento de correccion de p-valores: No

Posición	Medias	E.E.	
bajo árbol	10.77	0.71	A
pastura abierta	8.60	0.71	B

Letras distintas indican diferencias significativas($p \leq 0.05$)

Medias ajustadas y errores estándares para medicion

LSD Fisher (alfa=0.05)

Procedimiento de corrección de p-valores: No

mes	Medias	E.E.	
junio	10.87	0.62	A
mayo	10.67	0.62	A
julio	10.37	0.62	A
abril	6.83	0.62	B

Letras distintas indican diferencias significativas($p \leq 0.05$)

Anexo 17. Diversidad según Shannon

Modelos lineales generales y mixtos

Medidas de ajuste del modelo

N	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1
120	208.07	274.74	-78.03	0.35	0.27	0.79

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis secuenciales

	numDF	denDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	72	177.53	<0.0001
Especie (hábitat)	2	24	1.97	0.1617
Posición	1	24	3.73	0.0653
mes	3	72	7.73	0.0002
Hábitat: posición	2	24	0.40	0.6751
Hábitat: mes	6	72	0.39	0.8860
Posicion:mes	3	72	0.46	0.7122
Hábitat:posicion:mes	6	72	0.72	0.6384

Medias ajustadas y errores estándares para medicion

LSD Fisher (alfa=0.05)

Procedimiento de correccion de p-valores: No

mes	Medias	E.E.	
julio	1.25	0.10	A
junio	1.24	0.10	A
mayo	1.23	0.10	A
abril	0.89	0.10	B

Letras distintas indican diferencias significativas($p \leq 0.05$)

Anexo 18. Análisis de varianza multivariado para conglomerado (Prueba Hotelling Alfa=0,05
Error: Matriz de covarianzas común gl: 118)

Conglomerados	1	2
<i>Loeselia ciliata</i>	0.03	0
<i>Dichanthium aristatum</i>	0.3	0.24
<i>Phytocelobium oblongum</i>	0.03	0
<i>Ipomoea hederifolia</i>	0	0.05
<i>Bidens Pilosa</i>	0.07	0.01
<i>Cissus sicyoides</i>	0.04	0.01
<i>Desmodium distortum</i>	3.1	1.18
<i>Calopogonium muconoides</i>	0.07	0.04
<i>Blechnum pyramidatum</i>	5.8	3.12
<i>Desconocido</i>	0.38	0.28
<i>Mimosa sp</i>	1.36	0.22
<i>Hyptis capitata</i>	0	0.02
<i>Centrocema pubecens</i>	0.09	0.02
<i>Paspalum conjugatum</i>	13.46	8.98
<i>Paspalum centrale</i>	0.18	0.86
<i>Commelina diffusa</i>	0.03	0.01
<i>Cyperus Ferax</i>	0	0.02
<i>Acacia cornígera</i>	0	0.01
<i>Cyperus Rotundus</i>	0.02	0.03
<i>Maranta arundinacea</i>	0	0.01
<i>Sida acuta</i>	0.48	0.39
<i>Elephantopus spicatus</i>	0.02	0.05
<i>Dyschoriste quadrangularis</i>	0.99	0.14
<i>Baltimora recta</i>	4.74	1.27
<i>Dichromena ciliata</i>	13.89	6.4
<i>Sida jussieana</i>	0.1	0.01
<i>Desmodium procumbens</i>	0.02	0
<i>Brachiaria brizantha cv Marandú</i>	0.53	0.05
<i>Hyparhenia rufa</i>	2.52	2.72
<i>Hoja ancha</i>	0.07	0.23
<i>Alcalypha alopecuroides</i>	0.02	0.01
<i>Desmodium triflorum</i>	0.65	1.26
<i>Calea urticifolia</i>	0.04	0.08
<i>Mimosa pudica</i>	1.57	0.65
<i>Scleria melaleuca</i>	0.03	0.07

Anexo 18. Continuación

<i>Paspalum notatum</i>	23.05	43.72
<i>Oplismenus burmanii</i>	0.75	0.05
<i>Panicum laxum</i>	3.35	5.04
<i>Combretum fruticosum</i>	0.02	0
<i>Serjania atrolineata</i>	0.02	0.01
<i>Ageratum conyzoides</i>	0.14	0.4
<i>Cynodon dactylon</i>	0.98	9.06
<i>Caperonia palustris</i>	0.15	0.24
<i>Setaria parviflora</i>	0.58	0.04
<i>Physalis angulata</i>	0.02	0.06
<i>Senna obtusifolia</i>	0.37	0.61
<i>Achyranthes aspera</i>	0	0.01
<i>Malachra alceifolia</i>	0.07	0.03
<i>Chamaesyce hirta</i>	0	0.07
<i>phyllanthus amarus</i>	0.05	0.08
<i>Senna esquineri</i>	0.19	0.01
<i>Ischaemum ciliare</i>	4.97	3.98
<i>Cordia bullata</i>	0	0.01
<i>Jussiaea decurrens</i>	0.19	0.34
<i>Desconocido</i>	0.97	0.14
<i>Paspalum virgatum</i>	20	100
	A	
		B

Anexo 19. Cobertura de grupos de especies (gramíneas, leguminosas, ciperáceas, hoja ancha) en pasturas naturales

Modelos lineales generales y mixtos

Hoja ancha leguminosa

Resultados para el modelo: modelo012_RAIZ_Hoja.ancha.Legu_REML

Variable dependiente:RAIZ_Hoja.ancha.Legu

Medidas de ajuste del modelo

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Sigma</u>	<u>R2_0</u>	<u>R2_1</u>
60	214.93	230.84	-99.46	1.13	0.05	0.63

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis secuenciales

	<u>numDF</u>	<u>denDF</u>	<u>F-value</u>	<u>p-value</u>
(Intercept)	1	30	56.90	<0.0001
Posición	1	24	0.40	0.5348
Especie (sitio)	2	24	0.68	0.5137
posición: especie	2	24	0.13	0.8771

Gramíneas

Resultados para el modelo: modelo013_RAIZ_Graminea_REML

Variable dependiente:RAIZ_Graminea

Medidas de ajuste del modelo

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Sigma</u>	<u>R2_0</u>	<u>R2_1</u>
60	193.01	208.92	-88.50	0.93	0.28	0.66

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis secuenciales

	<u>numDF</u>	<u>denDF</u>	<u>F-value</u>	<u>p-value</u>
(Intercept)	1	30	2303.75	<0.0001
Posición	1	24	2.98	0.0972
Especie (sitio)	2	24	5.37	0.0118
posición:especie	2	24	0.54	0.5870

Letras distintas indican diferencias significativas(p<= 0,05)

Medias ajustadas y errores estándares para especie

LSD Fisher ($\alpha=0,05$)

Procedimiento de corrección de p-valores: No

especie	Medias	E.E.		
Roble	8.96	0.30	A	
Guácimo	8.43	0.30	A	B
carao	7.58	0.30		B

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$)

Ciperáceas

Resultados para el modelo: modelo014_RAIZ_Cyperaceae_REML

Variable dependiente:RAIZ_Cyperaceae

Medidas de ajuste del modelo

N	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1
60	178.78	194.69	-81.39	0.66	0.19	0.84

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis secuenciales

	numDF	denDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	30	162.46	<0.0001
Posición	1	24	0.22	0.6454
Sp (sitio)	2	24	2.68	0.0891
Posición: especie	2	24	0.64	0.5354

Hoja ancha no leguminosa

Modelos lineales generales y mixtos

Resultados para el modelo: modelo020_RAIZ_hoja.ancha.no.l_REML

Variable dependiente:RAIZ_hoja.ancha.no.l

Medidas de ajuste del modelo

N	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1
60	195.04	214.93	-87.52	0.98	0.15	0.81

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis secuenciales

	numDF	denDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	30	135.55	<0.0001
Posición	1	24	2.20	0.1510
Especie (sitio)	2	24	1.54	0.2347
Posición:especie	2	24	0.04	0.9622

Anexo 20. PPNA de pasturas naturales asociadas a árboles de carao, roble y guácimo

Modelos lineales generales y mixtos

Medidas de ajuste del modelo

N	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2 0	R2 1	R2 2
120	380,61	508,83	-140,31	0,50	0,65	0,65	0,65

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis secuenciales

	numDF	denDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	72	930,64	<0,0001
Sp árbol(sitio)	2	12	44,42	<0,0001
Posición	1	12	11,87	0,0048
mes	3	72	94,31	<0,0001
Sp: Posición	2	12	0,71	0,5130
Especie: mes	6	72	2,83	0,0158
Posición: mes	3	72	0,73	0,5372
Sp: Posicion:mes	6	72	0,22	0,9678

Medias ajustadas y errores estándares para Posición

DGC (alfa=0.05)

Posición	Medias	E.E.	
Pastura abierta	2,21	0,14	A
Bajo árbol	1,86	0,11	B

Letras distintas indican diferencias significativas($p <= 0,05$)

Medias ajustadas y errores estándares para Especie (hábitat)*mes

DGC (alfa=0.05)

Hábitat	mes	Medias	E.E.	
guácimo	junio	4,39	0,24	A
roble	junio	3,67	0,26	B
carao	junio	3,17	0,48	B
guácimo	julio	2,51	0,37	C
carao	julio	2,20	0,28	C
roble	julio	1,73	0,24	C
carao	mayo	1,55	0,35	C
guácimo	mayo	1,38	0,36	C
roble	mayo	1,29	0,27	C
roble	abril	1,25	0,27	C
guácimo	abril	0,77	0,21	D
carao	abril	0,49	0,17	D

Letras distintas indican diferencias significativas($p <= 0,05$)

Anexo 21. Biomasa herbácea por grupos de especies

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Gramínea	120	0.56	0.45	43.94

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	316838.35	23	13775.58	5.28	<0.0001
Sp árbol (Hábitat)	19432.74	2	9716.37	3.72	0.0277
Posición	13392.19	1	13392.19	5.13	0.0257
Mes	256296.64	3	85432.21	32.73	<0.0001
Hábitat*Posición	3652.86	2	1826.43	0.70	0.4992
Hábitat *Mes	20992.89	6	3498.82	1.34	0.2468
Posición*Mes	1900.50	3	633.50	0.24	0.8663
Hábitat *Posición*Mes	1170.52	6	195.09	0.07	0.9983
Error	250563.49	96	2610.04		
Total	567401.84	119			

Test:LSD Fisher Alfa=0.05 DMS=22.67594

Error: 2610.0364 gl: 96

Sp árbol (sitio)	Medias	n	
carao	98.47	40	A
guácimo	122.94	40	B
roble	127.43	40	B

Letras distintas indican diferencias significativas($p \leq 0.05$)

Test:LSD Fisher Alfa=0.05 DMS=18.51482

Error: 2610.0364 gl: 96

Posición	Medias	n	
Bajo árbol	105.72	60	A
Pastura abierta	126.84	60	B

Letras distintas indican diferencias significativas($p \leq 0.05$)

Test:LSD Fisher Alfa=0.05 DMS=26.18392

Error: 2610.0364 gl: 96

Mes	Medias	n	
mayo	56.28	30	A
abril	91.19	30	B
junio	140.19	30	C
julio	177.46	30	D

Letras distintas indican diferencias significativas($p \leq 0.05$)

Leguminosas ANAVA transformada a log10

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
LOG10 leguminosa	72	0.36	0.06	65.36

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	6.89	23	0.30	1.19	0.3016
Sp árbol (Hábitat)	0.06	2	0.03	0.13	0.8825
Posición	0.86	1	0.86	3.40	0.0715
Mes	2.03	3	0.68	2.68	0.0575
Hábitat *Posición	0.03	2	0.01	0.05	0.9495
Hábitat *Mes	1.08	6	0.18	0.71	0.6417
Posición*Mes	1.53	3	0.51	2.03	0.1228
Hábitat *Posición*Mes	1.39	6	0.23	0.92	0.4919
Error	12.12	48	0.25		
Total	19.01	71			

Blechum (anava variable transformada a log10)

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
LOG10 Blechum	84	0.32	0.06	52.69

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	3.01	23	0.13	1.21	0.2721
Sp árbol (Hábitat)	0.14	2	0.07	0.62	0.5390
Posición	4.1E-03	1	4.1E-03	0.04	0.8465
Mes	1.72	3	0.57	5.29	0.0026
Hábitat *Posición	0.11	2	0.06	0.51	0.6028
Hábitat *Mes	0.68	6	0.11	1.04	0.4085
Posición*Mes	0.16	3	0.05	0.49	0.6937
Hábitat *Posición*Mes	0.31	6	0.05	0.47	0.8252
Error	6.49	60	0.11		
Total	9.50	83			

Test:LSD Fisher Alfa=0.05 DMS=0.20423

Error: 0.1082 gl: 60

Mes	Medias	n	
mayo	0.48	25	A
julio	0.58	17	A
junio	0.64	19	A
abril	0.85	23	B

Letras distintas indican diferencias significativas($p \leq 0.05$)

HA (transformada a rango)ANAVA

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
RANG HA	120	0.33	0.16	46.79

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	37221.10	23	1618.31	2.02	0.0096
Sp árbol (Hábitat)	1842.84	2	921.42	1.15	0.3211
Posición	1267.50	1	1267.50	1.58	0.2116
Mes	27730.87	3	9243.62	11.53	<0.0001
Hábitat *Posición	1819.96	2	909.98	1.14	0.3256
Hábitat *Mes	2247.45	6	374.57	0.47	0.8309
Posición*Mes	566.70	3	188.90	0.24	0.8713
Hábitat*Posición*Mes	1745.79	6	290.96	0.36	0.9006
Error	76939.40	96	801.45		
Total	114160.50	119			

Test:LSD Fisher Alfa=0.05 DMS=14.50942

Error: 801.4521 gl: 96

Mes	Medias	n			
abril	36.00	30	A		
mayo	60.37	30		B	
julio	69.60	30		B	C
junio	76.03	30			C

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$)