



Solutions for environment and development
Soluciones para el ambiente y desarrollo

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

ESCUELA DE POSGRADO

Efecto de la sombra de Genízaro (*Albizia saman* Jacq.) y Coyote (*Platymiscium parviflorum* Benth.) sobre la productividad primaria neta aérea y la composición química de pastizales seminaturales en fincas ganaderas de Muy Muy, Nicaragua

por

Harold Andrés Gamboa Morillo

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

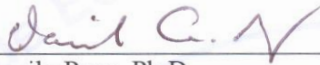
Magister Scientiae en Agroforestería Tropical

Turrialba, Costa Rica, 2009

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación 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:



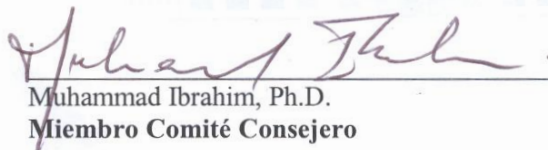
Danilo Pezo, Ph.D.

Consejero Principal



Fernando Casanoves, Ph.D.

Miembro Comité Consejero

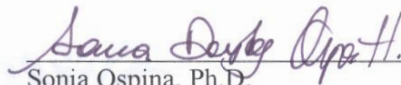


Muhammad Ibrahim, Ph.D.

Miembro Comité Consejero

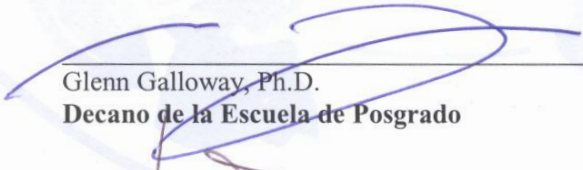
Graciela Rusch, Ph.D.

Miembro Comité Consejero



Sonia Ospina, Ph.D.

Miembro Comité Consejero



Glenn Galloway, Ph.D.

Decano de la Escuela de Posgrado



Harold Andrés Gamboa Morillo

Candidato

“Mira que te mando que te esfuerces y seas valiente; no temas ni desmayes, porque Jehová tu Dios estará contigo en donde quiera que vayas”

(Josué 1:9)

DEDICATORIA

A Dios todo poderoso, quien guía e ilumina cada paso en mi camino y ha cubierto mi vida de infinitas bendiciones.

A mi esposa Karen, el amor de mi vida, mi gran bendición, quien ha sido mi fuerza, mi energía y mi motor.

A mis amorosos padres Amparo y Jaime, mi apoyo y sustento incondicional. Siempre los llevo en lo más profundo de mi corazón.

A mis inigualables hermanos Mauricio y Diego, que nuestro amor y unión se fortalezcan cada día.

AGRADECIMIENTOS

Al doctor Muhammad Ibrahim por su incondicional apoyo, confianza depositada y por ser un actor clave en la realización de este sueño. Gracias por sus innumerables y sabios consejos que día a día enriquecieron y fortalecieron mi vida durante este proceso. De igual manera, agradezco sus valiosas contribuciones a este trabajo.

A Claudia Sepúlveda por su gran amistad, por ser la consejera en los momentos más importantes, gracias por ser una estrellita en el camino.

A mi profesor consejero el doctor Danilo Pezo, por su tiempo, dedicación, estricta disciplina y dirección para encaminar esta investigación. Gracias por sus consejos.

A Sonia Ospina por su paciencia, tiempo, orientación y apoyo a esta investigación. Gracias por compartir sus conocimientos.

Al doctor Fernando Casanoves, por su invaluable aporte durante todas las etapas de mi investigación. Gracias por su amistad, paciencia, amabilidad y colaboración. A la doctora Graciela Ruch por sus importantes contribuciones y apoyo durante el análisis de los resultados de este trabajo.

Al proyecto “Improving forage value of degraded pastures in Central America: local knowledge, grazing responses, and species and landscape diversity (PACA)” y al “Norwegian Institute for Nature Research” por la financiación de esta investigación.

Al proyecto “Desarrollo Participativo de Alternativas de Uso Sostenible de la Tierra en Áreas de Pasturas Degradadas en América Central (CATIE-NORUEGA/PD)” en Muy Muy (Matagalpa) Nicaragua, por el apoyo logístico brindado durante la ejecución de la investigación. A los productores ganaderos de Muy Muy, quienes abrieron sus puertas incondicionalmente para realizar este trabajo.

A la familia Romero Burgos, mi nueva familia, gracias por su cariño y apoyo en todo momento.

A mis amigos Juan Carlos Suárez, gracias por sus consejos durante este trabajo; Magdiel, Eduardo, Aidé, Francisco, Sidaly por todos los gratos momentos vividos y a todos mis compañeros de promoción.

BIOGRAFÍA

El autor nació en la ciudad de San Juan de Pasto (Nariño), Colombia, el 15 de diciembre de 1979. Se graduó en la Universidad de Nariño (Facultad de Ciencias Agrícolas) como Ingeniero Agroforestal con el trabajo de investigación titulado “Estimación de necromasa y carbono posterior al sistema de roza, tumba y quema en barbechos de diferentes edades en fincas de Alto Beni, Bolivia”, bajo financiamiento del USDA/ARS-CATIE. Posteriormente, desempeñó actividades de investigación en la Universidad de Nariño bajo el marco del proyecto “Restauración y protección de agroecosistemas estratégicos en la captura de carbono”. En 2007 ingresó al programa de Maestría del CATIE donde obtuvo su título como *Magister Scientiae* en Agroforestería Tropical.

CONTENIDO

DEDICATORIA.....	IV
AGRADECIMIENTOS.....	V
BIOGRAFÍA.....	VII
CONTENIDO.....	VIII
RESUMEN.....	XI
SUMMARY.....	XIV
ÍNDICE DE CUADROS.....	XVI
ÍNDICE DE FIGURAS.....	XVII
LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS.....	XIX
1 INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Objetivos del estudio.....	3
1.1.1 <i>Objetivo general</i>	3
1.1.2 <i>Objetivos específicos</i>	4
1.2 Hipótesis del estudio.....	4
2 MARCO CONCEPTUAL.....	5
2.1 Arquitectura y radiación solar.....	5
2.2 Productividad primaria neta y su importancia como función de los ecosistemas.....	5
2.2.1 <i>Caída de la productividad primaria neta aérea durante la estación seca</i>	7
2.3 Efectos de la presencia de árboles sobre el estrato herbáceo.....	7
2.4 ¿Puede la sombra de los árboles mantener la productividad primaria neta aérea más estable?.....	10
3 MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
3.1 Área de estudio.....	12
3.1.1 <i>Geología de suelos</i>	14
3.1.2 <i>Actividades agropecuarias</i>	14
3.2 Selección de especies arbóreas.....	15
3.3 Selección de áreas experimentales.....	15
3.3.1 <i>Descripción general de los horizontes del suelo</i>	17
3.3.2 <i>Caracterización química de los suelos</i>	18

3.4	Métodos para la recolección de la información en campo.....	18
3.4.1	<i>Caracterización de la sombra de las especies leñosas seleccionadas</i>	18
3.4.1.1	Altura total y profundidad de la copa.....	18
3.4.1.2	Tamaño de copa.....	18
3.4.1.3	Porcentaje de sombra.....	19
3.4.2	<i>Determinación del área de muestreo bajo la influencia de la sombra de los árboles y áreas abiertas</i>	20
3.4.3	<i>Estimación de la composición florística en los pastizales bajo la sombra de los árboles</i> 23	
3.4.4	<i>Estimación de la productividad primaria neta aérea (PPNA), la biomasa total y la cobertura de la vegetación herbácea</i>	23
3.4.5	<i>Valor nutritivo y componentes de la pared celular de las especies herbáceas</i> ..	25
3.5	Diseño experimental y análisis de la información	26
3.5.1	<i>Diseño</i>	26
3.5.2	<i>Modelo y análisis de la información</i>	26
4	RESULTADOS Y DISCUSIÓN	29
4.1	Caracterización del área de estudio	29
4.1.1	<i>Descripción general de los horizontes del suelo</i>	29
4.1.2	<i>Composición química del suelo</i>	30
4.2	Caracterización de la sombra de Genízaro (<i>Albizia saman</i> Jack.) y Coyote (<i>Platymiscium parviflorum</i> Benth.)	34
4.2.1	<i>Altura total, profundidad y tamaño de la copa</i>	34
4.2.2	<i>Variación estacional de la sombra de las especies arbóreas durante el periodo de estudio</i>	35
4.3	Estimación de la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA).....	38
4.3.1	<i>Efecto de la época sobre la productividad primaria neta aérea total de la vegetación herbácea</i>	38
4.3.2	<i>Efecto de la sombra sobre la productividad primaria neta aérea (PPNA)</i>	40
4.3.3	<i>Cambios en la biomasa presente por compartimento (verde, seco en pie y horasca) en los diferentes ciclos de evaluación</i>	42
4.4	Composición florística de los pastizales en estudio.....	45

4.5	Relación entre la composición florística y los sitios de estudio	51
4.5.1	<i>Relación entre la PPNA y la composición botánica.....</i>	52
4.5.2	<i>Relación entre la PPNA y características químicas del suelo.....</i>	54
4.5.3	<i>Relación entre la composición botánica y las características químicas del suelo</i> <i>54</i>	
4.6	Valor nutritivo de las especies herbáceas	56
4.6.1	<i>Contenido de Calcio (Ca).....</i>	56
4.6.2	<i>Contenido de Fósforo (P).....</i>	58
4.6.3	<i>Contenido de Magnesio (Mg).....</i>	59
4.6.4	<i>Contenido de Potasio.....</i>	60
4.6.5	<i>Contenido de proteína cruda (PC).....</i>	60
4.7	Efecto de la sombra sobre el valor nutritivo de las pasturas.....	62
4.7.1	<i>Proteína cruda y componentes de la pared celular.....</i>	62
4.7.2	<i>Elementos minerales.....</i>	63
5	CONCLUSIONES	65
6	RECOMENDACIONES.....	66
7	BIBLIOGRAFÍA	67
	ANEXOS	75

Gamboa, H. A. 2009. Efecto de la sombra de Genízaro (*Albizia saman* Jacq.) y Coyote (*Platymiscium parviflorum* Benth.) sobre la productividad primaria neta aérea y la composición química de pastizales seminaturales en fincas ganaderas de Muy Muy, Nicaragua. Tesis M.Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 82 p.

Palabras Clave: Morfología de Árboles, *Albizia saman*, *Platymiscium parviflorum*, Sombra, Productividad Primaria Neta Aérea, Pastizales Seminaturales, Estacionalidad, Diversidad de Especies Herbáceas, Valor Nutritivo, Nicaragua, América Central

RESUMEN

Se evaluó el efecto de la sombra de dos especies comunes en sistemas silvopastoril en el trópico de Nicaragua, genízaro (*Albizia saman* Jacq.) y coyote (*Platymiscium parviflorum* Benth.) sobre la productividad primaria neta aérea, la composición botánica y la calidad de 14 especies forrajeras. Al evaluar la arquitectura de los árboles, se encontraron diferencias significativas en la altura total de las especies ($p = 0,0021$) y la profundidad de copa ($p = 0,0001$), presentando coyote los mayores valores. Para el diámetro de copa no se encontraron diferencias significativas entre las dos especies ($p = 0,3158$). Los niveles de permanencia del follaje en coyote fueron más estables durante las dos estaciones seca y lluviosa (57,8% de sombreadamiento), mientras que si bien el genízaro presentó un mayor porcentaje promedio de sombra durante las dos épocas (69,6%), la caída marcada de hojas durante el período seco –en especial en marzo– incidió en variaciones importantes en el nivel de sombra lo largo del año.

La PPNA total promedio de la vegetación herbácea asociada a genízaro ($5,05 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), fue un 16% mayor que la productividad encontrada para las herbáceas asociadas a coyote ($4,24 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$). También se presentó una variación estacional significativa ($p = 0,0001$) en la PPNA, que respondió en buena medida al patrón de precipitación a lo largo del período de evaluación. Los mayores valores de PPNA se presentaron durante el primer y cuarto ciclo de medición, comprendidos entre la segunda semana del mes de abril hasta la segunda semana de mayo y entre la segunda semana de julio hasta la cuarta semana de agosto, respectivamente. El valor de la PPNA total promedio estimada para la vegetación asociada a genízaro durante la época seca en la región fue de $5,70 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ y $5,37 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ durante las

lluvias. Para las pasturas asociadas a coyote, la PPNA total promedio fue igual a $4,4 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ y $3,1 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ durante el periodo seco y lluvioso respectivamente.

La productividad de la vegetación herbácea estuvo afectada por la sombra, independientemente de la especie ($p = 0,0159$). Sin embargo, no se encontró una interacción significativa entre la especie y la ubicación ($p = 0,9864$). La PPNA total bajo la influencia de la sombra de genízaro fue en promedio igual a $5,18 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, mientras que bajo coyote, la productividad presentó un valor igual a $3,3 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$. Durante la época seca, la cantidad de biomasa producida en las áreas a plena exposición solar y bajo la sombra (ubicaciones empleadas en los muestreos), no mostraron diferencias significativas entre sí ($p = 0,9864$). De igual manera, no se presentaron interacciones entre la ubicación y el ciclo ($p = 0,3702$) y entre la especie, la ubicación y el ciclo ($p = 0,8402$).

Se encontró una mayor riqueza (r) de especies herbáceas en los sitios asociados a genízaro. Las familias más abundantes en la composición de las pasturas fueron Poaceae, Cyperaceae y Fabaceae. Las coberturas de las especies de gramíneas nativas (*P. conjugatum* y *P. notatum*), así como del *P. maximum* fueron menos afectadas por la sombra que en el caso de otras especies de gramíneas y de las leguminosas. En cambio las especies del género *Blechnum* y *Dyschoriste* se vieron favorecidas por la sombra.

En cuanto a la calidad de las pasturas, las gramíneas mostraron en promedio contenidos de Ca por debajo de los requerimientos de ganado de carne y de leche (NRC 1978 y NRC 1976) en los sitios asociados a genízaro y coyote independientemente de la ubicación (abierto y sombra). En cambio en promedio las muestras colectadas para las familias Acanthaceae y Fabaceae superaron esos umbrales. Con relación al contenido de P en las especies analizadas, el 21,4% superaron el nivel mínimo requerido por vacas lactantes que producen hasta $11 \text{ kg de leche día}^{-1}$ (NRC 1978); por otro lado el 14,3% mostraron concentraciones menores de las establecidas para ganado de carne en crecimiento (NRC 1976). Los valores encontrados para el contenido de Mg muestran que prácticamente todas las especies se encuentran sobre el rango establecido por el NRC (1976) como requerimiento para el ganado de carne. Dentro de las familias evaluadas, se presentaron diferencias significativas en el contenido de K. Las mayores concentraciones estuvieron presentes en las Fabáceas, seguidos por las Acantáceas. A nivel de especies individuales, el *D. quadrangularis*, *B.*

pyramidatum y *P. maximun*, presentaron los mayores valores. La menor concentración se encontró en el *P. conjugatum*.

Los contenidos de nitrógeno (N) y de proteína cruda en todos los grupos de especies estudiados estuvieron por encima del nivel mínimo requerido para que exista una eficiente actividad microbial en el rumen. Los contenidos de constituyentes de pared celular o fibra detergente neutro (FDN) y de lignocelulosa o fibra detergente ácido (FDA) fueron más altos en las gramíneas, y mucho más bajos en las Acantáceas, mientras que las leguminosas presentaron valores intermedios. Las concentraciones de N fueron mayores en condiciones sombreadas únicamente bajo la influencia de genízaro, situación que no se presentó bajo la sombra de coyote.

Gamboa, H. A. 2009. The effect of the shade of Raintree (*Albizia saman* Jacq.) and Coyote (*Platymiscium parviflorum* Benth.) on the aerial net primary productivity and chemical composition of seminatural grasslands in livestock farms of Muy Muy, Nicaragua. M.Sc. Thesis. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 82 p.

Keywords: Trees Architecture, *Albizia saman*, *Platymiscium parviflorum*, Shade, Aerial Net Primary Productivity, Seminatural Grasslands, Seasonality, Diversity of Herbaceous Species, Nutritive Value, Nicaragua, Central America.

SUMMARY

The effect of the shade provided by two species commonly found in silvopastoral systems in Nicaragua, Raintree (*Albizia saman* Jacq.) and Coyote (*Platymiscium parviflorum* Benth.) on the aerial net primary productivity, botanical composition and the nutritive value of 14 species was evaluated in this study. Both tree species differ in morphology, significant differences were detected in height ($p = 0,0021$) and coppice depth ($p = 0,0001$), with higher values found for Coyote. No differences between species for coppice diameter were found ($p = 0,3158$). Foliage retention in Coyote was more stable during the dry and rainy seasons (57,8% shading, in average); whereas, even though Raintree showed a higher percentage of shade in average for the two seasons (69,6%), there was a strong falling of leaves during the dry season –specially in March-, resulting in important variations in shading along the year.

The average total ANPP of the herbaceous vegetation grown under Raintree ($5,05 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$) was 16% higher than the one obtained under Coyote ($4,24 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$). There was also a significant seasonal variation ($p = 0,0001$) in ANPP along the evaluation period, responding to rainfall distribution. The highest ANPP values were observed in the 1st and 4th evaluation cycles, that occurred between the 2nd week of April and the 2nd week of May, and between the 2nd week of July and the 4th week of August, respectively. The total ANPP values for the herbaceous vegetation grown under Raintree were $5,70$ and $5,37 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ for the dry and rainy seasons; whereas the corresponding values for Coyote were $4,4$ and $3,1 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$, respectively.

Regardless of tree species, shade affected the productivity of the under-story herbaceous vegetation ($p = 0,0159$); however, there was no significant interaction between tree species and the location under the shade ($p = 0,9864$). The total ANPP under the shade of Raintree was in average $5,18 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$, whilst under Coyote the average was $3,3 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$. During the dry season, no differences were detected in ANPP under the shade or under full sun exposure ($p = 0,9864$). Also there were no significant differences attributable to the interactions of location x cycle ($p = 0,3702$) and species x location x cycle ($p = 0,8402$).

There was a greater richness (r) for herbaceous species in the sites associated to Raintree. The most abundant families were Poaceae, Cyperaceae and Fabaceae. The coverage of native grasses (*P. conjugatum* and *P. notatum*), as well as of *P. maximum* were less affected by shade than other grass species and legumes. In contrast, species of *Blechnum* and *Dyschoriste* genus were favored by shade.

In terms of pastures nutritive value, the grasses showed a Ca content below the NRC requirements for beef (NRC 1976) and dairy cattle (NRC 1978), regardless of growing under the shade of both tree species or full sun. In contrast, the samples of species of the Acanthaceae and Fabaceae were over those thresholds. Regarding the P content, 21.4% of the species analyzed were over the minimum requirement for dairy cows producing 11 kg of milk day^{-1} (NRC 1978); whereas 14.3% were below the minimum requirements for growing beef cattle (NRC 1976). Potassium content varied among families analyzed, with the highest values for the Fabaceae, followed by Acanthaceae. Among individual species, *D. quadrangularis*, *B. pyramidatum* and *P. maximum* showed the highest K contents. The lowest content was obtained for *P. conjugatum*.

Nitrogen and crude protein contents for all groups of species analyzed were over the minimum required for an efficient rumen microbial activity. The contents of well wall constituents or neutral detergent fiber (NDF) and lignocellulose or acid detergent fiber (ADF) were higher in the case of grasses and much lower for the Acanthaceae, whereas legumes showed intermediate values. N concentration under the shade was higher than in the full sun in the case of Raintree, but not in the case of Coyote.

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Localización, descripción y densidad de árboles de genízaro y coyote en los potreros en estudio.....	16
Cuadro 2. Especies herbáceas seleccionadas para caracterización química.....	25
Cuadro 3. Características físicas del suelo en los sitios de estudio asociados a genízaro.	29
Cuadro 4. Características físicas del suelo en los sitios de estudio asociados a coyote.	30
Cuadro 5. Composición química del suelo en los potreros asociados a genízaro y coyote.....	34
Cuadro 6. Coeficientes y probabilidades a partir del análisis de correlación entre la PPNA y los índices de riqueza	52
Cuadro 7. Coeficientes de correlación entre la PPNA y las características químicas del suelo	54
Cuadro 8. Comparación del valor nutritivo de las especies desarrolladas bajo la sombra de coyote y genízaro, así como en áreas abiertas	63
Cuadro 9. Concentración de elementos minerales de las especies desarrolladas en bajos niveles de luminosidad y en áreas abiertas, en áreas con presencia de coyote y genízaro	64

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Mapa de ubicación de la zona de estudio. **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 2. Distribución de la precipitación media mensual en el municipio de Muy Muy durante el año 2008..... **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 3. Extracción de suelo utilizando barreno **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 4. Estimación del diámetro promedio de la copa para las especies arbóreas **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 5. Distribución de los puntos de muestreo para la estimación del porcentaje de oclusión de la copa utilizando el densiómetro. **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 6. Área de muestreo bajo la influencia de la sombra de (a). genízaro y (b). coyote durante el periodo de estudio..... **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 7. Área de muestreo bajo la sombra de las especies arbóreas en estudio..... **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 8. Jaula metálica utilizada para excluir el pastoreo durante el periodo de medición. **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 9. Niveles de pH (a) Entre especies; (b) Entre ubicación en los sitios asociados a genízaro y coyote..... **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 10. Representación gráfica de la asociación entre las variables químicas del suelo y los sitios en estudio. **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 11. Niveles de P (a) y K (b) edáficos en los sitios asociados con coyote y genízaro. **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 12. Contrastes arquitecturales para las especies en estudio (a) Altura total (b) Profundidad de copa. **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 13. Variación estacional de la cobertura del dosel para las especies genízaro y coyote durante el periodo de estudio..... **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 14. Precipitación diaria mensual en tres estaciones meteorológicas ubicadas en la zona de estudio..... **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 15. PPNA bajo sombra y en áreas abiertas en cada uno de los ciclos de muestreo (a.) coyote (b.) genízaro. **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 16. Efecto del área de proyección vertical de la copa sobre PPNA. .. **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 17. Comportamiento de la PPNA por componente en las especies herbáceas asociadas a genízaro durante los cuatro ciclos de medición. **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 18. PPNA por compartimiento de las especies herbáceas asociadas a coyote durante los cuatro ciclos de medición. **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 19. Comportamiento de la composición florística de los pastizales durante el periodo de estudio..... **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 20. Índices de riqueza (a) riqueza-r, (b) Chao y (c) Shannon Weber a partir de la composición florística de los pastizales durante los cuatro ciclos de medición. **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 21. Especies herbáceas de mayor aporte a la composición florística de los pastizales en estudio..... **¡Error! Marcador no definido.**

- Figura 22. Relación entre la composición florística de la vegetación herbácea y los sitios en estudio..... **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 23. Representación gráfica de la relación entre la composición florística y la fertilidad del suelo..... **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 24. Representación gráfica a partir de la composición botánica y el valor mineral y nutritivo de las especies herbáceas. **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 25. (a) Contenido de Ca y (b) P en base seca, en las especies pertenecientes a las tres familias de mayor porcentaje de cobertura en los pastizales de Muy muy **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 26. (a) Contenido de Mg (% M.S) y (b) K (% M.S) en las especies pertenecientes a las tres familias de mayor porcentaje de cobertura en los pastizales de Muy Muy . **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 27. Componentes de la pared celular de las especies pertenecientes a las tres familias de mayor porcentaje de cobertura en los pastizales de Muy Muy (Nicaragua).. 61

LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS

ACM:	Análisis de correspondencias múltiples
ACP:	Análisis de componentes principales
FDA:	Fibra detergente acida
FDN:	Fibra detergente neutro
INETER:	Instituto Nicaragüense de estudios territoriales
INIDE:	Instituto nacional de información de desarrollo de Nicaragua
PC:	Proteína cruda
PD:	Pasturas degradadas
PPN:	Productividad primaria neta
PPNA:	Productividad primaria área
PPNS:	Productividad primaria neta subterránea
RAFA:	Radiación fotosintéticamente activa
T ₀ :	Tiempo cero
T ₁ :	Tiempo uno
UA:	Unidad animal
dap:	diámetro a la altura del pecho

1 INTRODUCCIÓN

Los sistemas silvopastoriles son sistemas productivos que combinan árboles con especies herbáceas forrajeras, los cuales desarrollan interacciones ecológicas de competencia y facilitación, que van a tener un efecto neto diferente de acuerdo a las especies participantes, las condiciones ambientales, la distribución espacial de los distintos componentes y la evolución temporal del sistema (Agnusdei *et al.* 2001).

En sistemas naturales, tales como las sabanas y arbustales, 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). Por otro lado, también se ha descrito que la influencia del componente arbóreo sobre la productividad del sotobosque es generalmente negativa en sistemas agroforestales donde, a diferencia de las sabanas, el número de árboles es relativamente alto. Esto se debe fundamentalmente a la competencia asimétrica por la luz a favor de los árboles, y a los efectos de competencia por agua debidos a la intercepción de las precipitaciones y consumo por parte del componente arbóreo (Sarmiento 1984).

Los árboles dispersos en pastizales se encuentran comúnmente formando parte del paisaje agro-pastoril en América Central (Guevara *et al.* 1994); sin embargo no hay muchos trabajos en la literatura sobre las interacciones en este sistema. La estrategia de asociar árboles con pastos en un sistema de producción ganadera constituye una práctica común en las diferentes regiones tropicales. Esta actividad se ha llevado a cabo bajo diferentes condiciones socioeconómicas y agroecológicas en el transcurso del tiempo (Tejada *et al.* 1994). Los beneficios de los árboles dentro de una pastura son diversos, por ejemplo modifican el balance energético, hídrico y de nutrientes del sistema, lo que se refleja en la producción total de biomasa tanto por animales como por las plantas, siendo mayor que cuando se tienen pastos solos (Tejada *et al.* 1994). Sin embargo, el componente arbóreo en función de su densidad puede modificar el rendimiento de las pasturas, debido a que la copa de los árboles influye sobre la cantidad y calidad de radiación fotosintéticamente activa que pueden utilizar las gramíneas que crecen bajo su copa (Mathew *et al.* 1992).

Las plantas que crecen bajo sombra sufren cambios morfológicos como mecanismos de adaptación a la baja disponibilidad de luz; esta adaptación incluye el aumento en el índice de

área foliar, mejor distribución del área foliar en altura, coeficientes de extinción de luz más bajos y reducción en la tasa de respiración (Wong y Wilson 1980). Dentro de este contexto, la productividad primaria es el comienzo de la trama trófica y determina la capacidad de carga animal de los ecosistemas (Mc Naughton *et al.* 1989). Por lo tanto la PPN resume aspectos claves del funcionamiento de los ecosistemas y es considerada un atributo integrador de diferentes aspectos funcionales.

La Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) de los pastizales es la tasa de formación de biomasa aérea de la comunidad vegetal por unidad de superficie y de tiempo. Conocer la PPNA anual es importante en los sistemas ganaderos pastoriles ya que es un elemento determinante de la biomasa disponible para los herbívoros domésticos, y por lo tanto de la carga animal, a través de un amplio gradiente de productividad. La productividad primaria es una variable ecológica fundamental, no sólo porque es una medida de la entrada de energía y asimilación de CO₂ en la biósfera, sino porque es también un indicador importante de las condiciones en que se encuentran los ecosistemas y el estado de un rango amplio de procesos ecológicos. Diversas razones explican la importancia y necesidad de realizar estudios a largo plazo sobre procesos funcionales al nivel de ecosistema, y que incluyan una diversidad de tipos de ecosistemas (Sala *et al.* 1988).

Las estimaciones precisas de la productividad primaria neta (PPN) son la base para entender la capacidad de almacenamiento y secuestro del carbono orgánico en el ecosistema, así como la magnitud de las variaciones geográficas y sus correspondientes variaciones estacionales. Las mediciones de PPN son también esenciales para una evaluación de la escala temporal a la cual la perturbación natural y antropogénica afectan los almacenes de biomasa y nutrientes en el ecosistema (Sala *et al.* 1988).

En el municipio de Muy Muy, la mayor proporción de nutrientes sobre la que se sustenta la ganadería proviene de la cosecha directa del forraje producido por pastizales seminaturales. Por consiguiente es imperativo conocer cuánto crece dicho recurso en un período determinado, cuál es la distribución estacional de su crecimiento y cuál es el efecto de la presencia de los árboles dentro del sistema sobre la producción. Esta es información básica requerida para la planificación de los sistemas de producción animal que se sustentan en ellos. A partir del conocimiento de la PPNA es posible elaborar balances objetivos entre la demanda

de alimento de los animales y la forma en que la misma puede ser satisfecha por la oferta de los recursos forrajeros disponibles.

En Muy Muy los pastizales muestran una marcada estacionalidad en el crecimiento del forraje, esto es consecuencia de las variaciones climáticas a lo largo del año y, a su vez, de la respuesta diferencial que muestran las especies componentes a los factores ambientales que controlan el crecimiento de las plantas, como son la temperatura, radiación, disponibilidad de humedad y de nutrientes (CATIE/NORAD 2002). Sin embargo, hasta el momento es escasa la información sobre las variaciones estacionales en la PPNA, en especial para los pastizales seminaturales.

Esta carencia de información básica determina que hoy en día los balances forrajeros tenga un alcance bastante limitado. En contraposición, la disponibilidad forrajera basada en información sobre curvas estacionales de crecimiento constituye una modalidad de manejo de pasturas largamente adoptada en otros países de tradición pastoril (Gray *et al.* 1987). En este mismo contexto, sólo a través de la investigación y observaciones sobre el funcionamiento del ecosistema será posible probar, validar y comparar modelos de predicción para su funcionamiento bajo diversos escenarios ambientales.

Los estudios a escala global analizan principalmente la variabilidad espacial de la PPNA, y en varios estudios se ha evaluado el efecto de la sombra sobre la disponibilidad de forraje, mayormente en el caso de especies cultivadas (Bronstein 1984, Bustamante 1991, Wong 1991, Reynolds 1995, Zelada 1996), pero son pocas o quizás ninguna las investigaciones que evalúan el efecto de la sombra sobre la productividad primaria neta aérea en un ecosistema de pasturas arboladas dominado por especies nativas de Mesoamérica.

1.1 Objetivos del estudio

1.1.1 Objetivo general

Evaluar el efecto de la presencia de árboles de genízaro (*Albizia saman* Jack.) y coyote (*Platymiscium parviflorum* Benth.) dispersos en potrero sobre la productividad primaria neta aérea, la producción de forraje y la composición química de pastizales seminaturales en el trópico subhúmedo de Nicaragua, durante el periodo seco e inicios de la época lluviosa.

1.1.2 Objetivos específicos

- Caracterizar los cambios temporales en la arquitectura de la copa de las especies arbóreas genízaro (*Albizia saman* Jack.) y coyote (*Platymiscium parviflorum* Benth.) y determinar sus valores relativos de sombra.
- Evaluar el efecto de la presencia de árboles de genízaro (*Albizia saman* Jack.) y coyote (*Platymiscium parviflorum* Benth.) sobre la productividad primaria neta aérea del estrato herbáceo y la producción de forraje durante la estación seca y el periodo lluvioso.
- Evaluar la relación de la presencia de árboles de genízaro (*Albizia saman* Jack.) y coyote (*Platymiscium parviflorum* Benth.) sobre la composición química en las especies dominantes dentro del estrato herbáceo de los pastizales seminaturales estudiados.

1.2 Hipótesis del estudio

- Los niveles de sombra de las especies *Albizia saman* Jack. y *Platymiscium parviflorum* Benth. presentan cambios estacionales relacionados principalmente con el patrón de caída y renovación foliar.
- La arquitectura de las especies *Albizia saman* Jack. y *Platymiscium parviflorum* Benth. afectan diferencialmente la composición botánica del estrato herbáceo debido a la influencia directa del dosel en la cantidad de radiación que deja pasar.
- La productividad primaria neta aérea es afectada en forma negativa por la presencia de las especies *Albizia saman* Jack. y *Platymiscium parviflorum* Benth.
- La sombra de las especies *Albizia saman* Jack. y *Platymiscium parviflorum* Benth. reduce la diversidad botánica de los pastizales seminaturales.
- Las especies *Albizia saman* Jack. y *Platymiscium parviflorum* Benth. afectan el contenido de elementos minerales, nitrógeno y los componentes de la pared celular de una selección de especies herbáceas.

2 MARCO CONCEPTUAL

2.1 Arquitectura y radiación solar

Entre algunos de los factores que afectan la productividad de las pasturas están las características de los árboles, como lo son su arquitectura, forma, altura, tipo de copa (profundidad, densidad, longitud), debido a que éstas tienen influencia directa en la cantidad de radiación que dejan pasar al estrato herbáceo (Solórzano *et al.* 1998). El régimen (cantidad y distribución) de radiación fotosintéticamente activa (RAFA) que es absorbida por la cobertura vegetal, está determinada por la geometría de la misma y por la radiación incidente; y la geometría de la distribución de claros en el follaje (Nilson 1971). Probablemente, la radiación es la variable ambiental más difícil de predecir dentro del dosel, debido a que las características de la misma (cantidad y calidad) son modificadas frecuentemente por la profundidad de la copa (Campbell 1981).

La mayoría de las especies forrajeras tropicales son plantas de “sol” y el sistema fotosintético de las gramíneas C₄ no se satura ni con la máxima radiación solar. Sin embargo, hay especies de gramíneas y leguminosas tropicales que pueden adaptarse a niveles bajos de luminosidad; por ejemplo *Panicum maximum*, puede comportarse como planta de sombra (Ludlow y Wilson 1970). Las plantas que crecen bajo sombra sufren cambios morfológicos como mecanismos de adaptación a la baja disponibilidad de luz; esta adaptación incluye aumento en el índice de área foliar, mejor distribución del área foliar en altura, coeficientes de extinción de luz más bajos y reducción en la tasa de respiración (Wong y Wilson 1980).

2.2 Productividad primaria neta y su importancia como función de los ecosistemas

La productividad primaria es la tasa a la cual la energía lumínica es transformada por las plantas en azúcares durante el proceso de la fotosíntesis. Una fracción de los azúcares se pierde durante la respiración de las plantas. El resto se invierte en la formación de compuestos más complejos que constituyen los tejidos, los que se manifiestan en incrementos en biomasa, a lo que se denomina Productividad Primaria Neta (PPN). La PPN representa el flujo neto de carbono de la atmósfera a las plantas verdes por unidad de área y de tiempo. También constituye la base de la intrincada red de energía que fluye en el ecosistema y que provee de

energía al resto de los organismos que lo habitan. Del total de PPN, una fracción es consumida por los herbívoros y otros productores secundarios, mientras que otra fracción se pierde por descomposición y mortalidad de las plantas y sus partes (Schlesinger 1997).

La productividad primaria es el comienzo de la trama trófica y determina la capacidad de carga de los ecosistemas (Mc Naughton *et al.* 1989). Por lo tanto la PPN resume aspectos claves del funcionamiento de los ecosistemas y es considerada un atributo integrador de diferentes aspectos funcionales. La absorción de energía por la vegetación (Monteith 1981) y su evapotranspiración (Webb *et al.* 1978) son los determinantes principales de sus ganancias de carbono y han sido ampliamente utilizados para estudiar el funcionamiento de los ecosistemas (Field *et al.* 1995, Pickup 1996, Paruelo *et al.* 1998) y los agroecosistemas (Nemani y Running 1997).

La PPN se divide en Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA), que corresponde a las partes aéreas de las plantas, y en Productividad Primaria Neta Subterránea (PPNS) o productividad del sistema radicular. La distribución de la productividad neta anual entre los componentes aéreo y subterráneo varía dependiendo del tipo de vegetación y la edad del sistema. Así mismo, la PPN total varía ampliamente a lo largo de la superficie terrestre siguiendo los cambios determinados por los gradientes ambientales: latitud, altitud, clima y suelo (Sala *et al.* 1988).

El término productividad primaria no es sinónimo de biomasa en pie o disponibilidad de biomasa. La PPN se refiere a la tasa de producción de materia orgánica en el ecosistema por unidad de área y tiempo, y se expresa comúnmente en gramos por metro cuadrado por año ($\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$); en cambio la disponibilidad se refiere a la cantidad total de biomasa presente por unidad de área en un momento dado, y se expresa en gramos por metro cuadrado (g m^{-2}). La biomasa entonces representa la cantidad total de carbono orgánico almacenado en las porciones aérea y subterránea del ecosistema (Cramer *et al.* 1996).

La PPN es una variable ecológica fundamental no sólo porque es una medida de la entrada de energía y asimilación de CO_2 en la biosfera, sino porque es también un indicador importante de la condición de los ecosistemas y del estatus de un amplio rango de procesos ecológicos (Whittaker 1975, Schlesinger 1997). El interés creciente por analizar el papel de los ecosistemas terrestres en el ciclo global del carbono ha vigorizado los esfuerzos científicos

por cuantificar la PPN, sus fluctuaciones temporales y su distribución en las diferentes regiones del mundo (McGuire *et al.* 1992, Cramer *et al.* 1996).

El funcionamiento de la vegetación, es decir, el intercambio de materia y energía con el ambiente, se describe frecuentemente mediante la productividad primaria neta aérea (PPNA) (Sala *et al.* 1988, Burke *et al.* 1994, Epstein *et al.* 1997, Paruelo *et al.* 1999, Knapp y Smith 2001). Muchas características funcionales, tales como el consumo de biomasa por herbívoros (Oesterheld *et al.* 1992), la mineralización neta de nitrógeno (Burke *et al.* 1997) y la descomposición (Cole *et al.* 1988) se correlacionan fuertemente con la PPNA. La productividad primaria neta es entonces una variable integradora del funcionamiento del ecosistema (McNaughton *et al.* 1989) y refleja la entrada de energía a la cadena alimenticia. (Garlbulsky 1996).

2.2.1 Caída de la productividad primaria neta aérea durante la estación seca

Los períodos de altas temperaturas y de baja disponibilidad de agua en el suelo son críticos para el crecimiento de las especies forrajeras y son determinantes de las variaciones estacionales en la oferta de forraje que caracteriza a las pasturas anuales y perennes en la región. Cuando los sistemas de producción animal son extensivos, la dotación anual de animales es altamente dependiente de la capacidad de carga de las pasturas en las épocas en que las mismas son menos productivas. Esto genera, necesariamente, bajas eficiencias de utilización del crecimiento de forraje en los períodos favorables y acumulaciones de material muerto que perjudican la calidad y la persistencia productiva de las pasturas (Agnusdei *et al.* 2001). En contraste, los sistemas de producción ganaderos basados en el aprovechamiento eficiente del forraje deben realizar balances forrajeros que permitan prever ajustes entre la oferta y la demanda estacional de nutrientes para el ganado. En un enfoque productivo de este tipo, la dinámica estacional del crecimiento de las pasturas constituye el proceso primario a partir del cual es posible organizar las estrategias de pastoreo para proveer de una nutrición adecuada al ganado (Agnusdei *et al.* 2001).

2.3 Efectos de la presencia de árboles sobre el estrato herbáceo

Las leñosas perennes por lo general tienen su copa por encima de las especies forrajeras, de manera que cuando crecen en el mismo terreno, las primeras interfieren el paso

de la radiación solar al estrato herbáceo. La sombra de los árboles promueve además alteraciones microclimáticas en el ecosistema pastura, tales como reducciones en la temperatura del aire y del suelo, disminución en las tasas de evaporación y conservación de un alto contenido de humedad del suelo. La temperatura ambiente en las áreas de pasturas bajo las copas de árboles es generalmente más baja que en las áreas a cielo abierto (Pezo e Ibrahim 1999).

En zonas áridas (precipitación anual debajo de 600 mm), la reducción de la evapotranspiración potencial y la mayor disponibilidad de nutrientes del estrato herbáceo bajo la copa de los árboles pueden mejorar su crecimiento, en comparación con las condiciones a pleno sol (Bernhard-Reversat 1982). Sin embargo, en sitios con mayor precipitación (800 mm) la reducción de la radiación solar bajo la copa de los árboles disminuye generalmente el crecimiento del estrato herbáceo (Cesar 1992). La naturaleza de las especies arbóreas también puede jugar un papel importante en esta dinámica.

El mayor crecimiento de gramíneas forrajeras en respuesta a la sombra generalmente ha sido asociado a un aumento en la disponibilidad de N para las plantas (Wong y Wilson 1980, Eriksen y Whitney 1981), y esto ha sido observado tanto en condiciones de sombra artificial como de sombra natural. Por lo tanto, el estímulo de los árboles a la producción de materia seca de forrajeras, debido a la mayor disponibilidad de N en el suelo, no se debe apenas a su contribución en biomasa, sino también al efecto de la sombra sobre las condiciones micro-climáticas que se crean bajo la sombra (Samarakoon *et al.* 1990).

El microclima que se genera por la sombra del árbol y el aumento en la disponibilidad de N en el suelo tienen incidencia sobre la calidad de las gramíneas. Al respecto, se han realizado algunos trabajos, encontrándose un mayor contenido de proteína cruda (PC) en las gramíneas asociadas con árboles y disminución en los carbohidratos no estructurales, a medida que aumenta la interferencia al paso de luz solar (Daccarett y Blyndestein 1968, Wilson 1982, Bronstein 1984, Bustamante 1991, Belsky 1993, Carvalho *et al.* 1994, Zelada 1996) en comparación con las establecidas a pleno sol.

Por otra parte, no ha habido consistencia en los resultados obtenidos con respecto al efecto de la disminución en la radiación lumínica sobre el contenido y composición de los carbohidratos estructurales, la digestibilidad y el consumo (Sanderson *et al.* 1997, citado por Pezo e Ibrahim 1999). De esta manera Deinum y Dirven (1974) y Wilson (1982) postulan que

la sombra afecta negativamente la digestibilidad, mientras que Kephart y Buxton (1993) y Zelada (1996) encontraron el efecto contrario. Shelton *et al.* (1987) mencionan que existen algunas evidencias que indican que la calidad nutritiva se puede afectar negativamente por reducciones en la intensidad lumínica, pero advierte que la mayor parte de estas experiencias se realizaron bajo condiciones controladas. Reynolds (1995, citado por Pezo e Ibrabim 1999) menciona que la disminución en la digestibilidad y el consumo probablemente sólo ocurre en las plantas no tolerantes a la sombra, pues en ellas la sombra provoca una disminución marcada en el contenido de carbohidratos solubles y un incremento notorio en la elongación de los tallos.

En ausencia de otros tipos de estrés ambiental, tanto las leguminosas como las gramíneas parecen ser igualmente sensibles a la sombra (Ludlow *et al.* 1980). Sin embargo, a niveles bajos o moderados de nitrógeno, algunas gramíneas parecen ser menos susceptibles que las leguminosas; al parecer la baja intensidad de luz estimula la captación de nitrógeno y el crecimiento de las gramíneas, mientras que reduce el crecimiento de las leguminosas, debido a que se suprime la fijación de nitrógeno (Wong y Wilson 1980).

El factor más limitante en la producción de las pasturas en sistemas silvopastoriles es la intensidad de sombra proporcionada por el componente arbóreo (Shelton *et al.* 1987). La magnitud del sombreado depende de la especie herbácea, de la especie arbórea y de la densidad de árboles (Molden 1987). La respuesta de las gramíneas a cambios en la intensidad de radiación difiere entre especies porque no todas responden de igual forma a la sombra. Bustamante (1991) estudió el efecto del asocio de *Erythrina poeppigiana* sobre el comportamiento de ocho gramíneas tropicales, encontrando aumentos de la proteína cruda desde un 11.5% en *Pennisetum purpureum*, hasta un 32% en *Brachiaria brizantha* CIAT 664.

En cambio, en algunos agroecosistemas formados por pasturas naturales asociadas con árboles y arbustos, la reducción en la densidad de los componentes leñosos ha resultado en una mayor producción de biomasa herbácea (Andrade 2007, Esquivel 2007). Igualmente, en un estudio realizado por Villafuerte *et al.* (1999) para evaluar la productividad de pasturas en áreas con y sin sombra, en 22 sistemas silvopastoriles localizados en dos regiones de Costa Rica, verificaron que, en pasturas dominadas por gramíneas nativas, la producción de forraje del área bajo sombra fue significativamente menor que del área a pleno sol. Por otro lado, varios investigadores (Burrows *et al.* 1990, Harrington y Johns 1990, Pipper 1990, Wilson *et*

al. 1990) han observado que los aumentos en la producción de forraje por efecto de la sombra ocurren con más frecuencia en pasturas cultivadas que en pasturas naturales.

2.4 ¿Puede la sombra de los árboles mantener la productividad primaria neta aérea más estable?

Existen varios estudios acerca de los efectos que tienen los árboles sobre la productividad de las pasturas; muchos de ellos hablan de los efectos positivos sobre la productividad del estrato herbáceo (Belsky *et al.* 1993, Bolívar 1998, Durr y Rangel 2002); mientras que otros han observado reducciones en la productividad de las pasturas (Carvalho 1997, Velasco 1998, Ribaski y Menezes 2002, Hernández y Russel 2001, Norton *et al.* 1990).

Los cambios en la producción y en calidad nutricional de los pastos están relacionados con las necesidades de luz que estos tienen. Debido a que la mayoría de las gramíneas tropicales son C₄, estas tienen una capacidad limitada de tolerar la sombra, lo cual disminuye su frecuencia y productividad cuando se encuentran en sitios con baja intensidad lumínica. Lo contrario ocurre en las plantas C₃, como es el caso de las leguminosas (Giraldo *et al.* 1995).

Simultáneamente a estas variaciones se producen cambios en los indicadores estructurales con un mayor porcentaje de hojas y un menor porcentaje de material muerto en el pastizal sombreado (Crespo *et al.* 1999). Por otro lado, se menciona que se da una reducción en la palatabilidad del pasto que crece bajo la sombra (Fassbender 1993).

En algunos sistemas silvopastoriles, la existencia de leñosas perennes puede ayudar al mejoramiento de la fertilidad del suelo, con lo cual se mejora el crecimiento de las pasturas (Nair 1993, citado por Pezo e Ibrahim 1999). Belsky *et al.* (1993) en un estudio para evaluar la influencia de los árboles (*Andersonia digitata* y *Acacia tortilis*) sobre la productividad del pasto en dos lugares (uno con alta y otro con baja precipitación), encontraron que en donde hay mayor precipitación la producción de pasto es menor bajo de la copa de los árboles; en contraste, lo opuesto ocurrió en el lugar con poca lluvia.

Esto se debe a que en el lugar más seco los árboles desarrollan raíces más largas para poder captar más agua y no se concentran debajo de la copa a como ocurre en el lugar donde hay mayor cantidad de agua disponible en el suelo, por lo que el pasto crece más bajo esta condición. Esto demuestra que los árboles compiten con el estrato herbáceo por agua y

nutrientes. No obstante, la competencia se puede reducir si se hace una adecuada selección de especies y a través del manejo (podas), procurando que tengan distintas necesidades y que más bien aporten nutrientes al sistema (Botero y Russo 2000, Schoroth *et al.* 2002).

De acuerdo a estos resultados, se hace necesario investigar a mayor detalle las interacciones leñosas/vegetación herbácea; para lo cual se deber trabajar bajo distintas condiciones edafoclimáticas y con diversidad de especies, para poder decir con mayor precisión bajo qué condiciones ambientales y de manejo funcionarían mejor estos sistemas (Belsky *et al.* 1993).

3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Área de estudio

El departamento de Matagalpa se encuentra ubicado en la región central de Nicaragua, entre los 12° 31' y 13° 20' de Latitud Norte, y los 84° 45' y 86° 15' de Longitud Oeste. Limita al norte con Jinotega, al este con la Región Autónoma del Atlántico Norte y la Región Autónoma del Atlántico Sur, al sur con los departamentos de Managua y Boaco, al oeste con los de Estelí y León (INIDE 2005). El departamento posee una superficie de 6,803.86 km² y está dividido política y administrativamente en 13 municipios. El clima de Matagalpa es muy variable y está afectado por la altura y la orientación de las principales serranías. Las montañas de Matagalpa parecen afectar la distribución de las lluvias al condensar la humedad proveniente de las zonas bajas de la Costa Atlántica. Los cerros altos originan la formación de neblinas y mantienen húmedas las cañadas vecinas, favoreciendo a ciertos cultivos, entre ellos el café.

La presente investigación se realizó en el municipio de Muy Muy, al sur del departamento de Matagalpa. Muy Muy se encuentra ubicado a 12° 40' y 12° 50' latitud Norte y 85° 30' y 85° 45' de longitud Oeste, con una altitud que varía entre los 220 y 780 m.s.n.m. (Figura 1). Este es un municipio de vocación agropecuaria, donde la ganadería de doble propósito, el café y los cultivos como el maíz y frijol son las actividades productivas de mayor importancia (CATIE/NORAD 2002).

De acuerdo con la clasificación ecológica de Zonas de Vida de Holdridge (2000), la región corresponde al Bosque Subhúmedo Tropical de transición entre la zona seca y la zona húmeda. En el año 2008 en que se desarrolló la investigación, la temperatura media promedio y la precipitación anual en Muy Muy fueron 24,8 °C y 1.362 mm, respectivamente. Las lluvias caídas durante el periodo de estudio (entre enero y septiembre) representaron el 81,8% de la precipitación anual total (Figura 2Figura 2). La humedad relativa promedio mensual fue del 79,3% y el brillo solar promedio fue de 6,25 horas/día (INETER 2008).

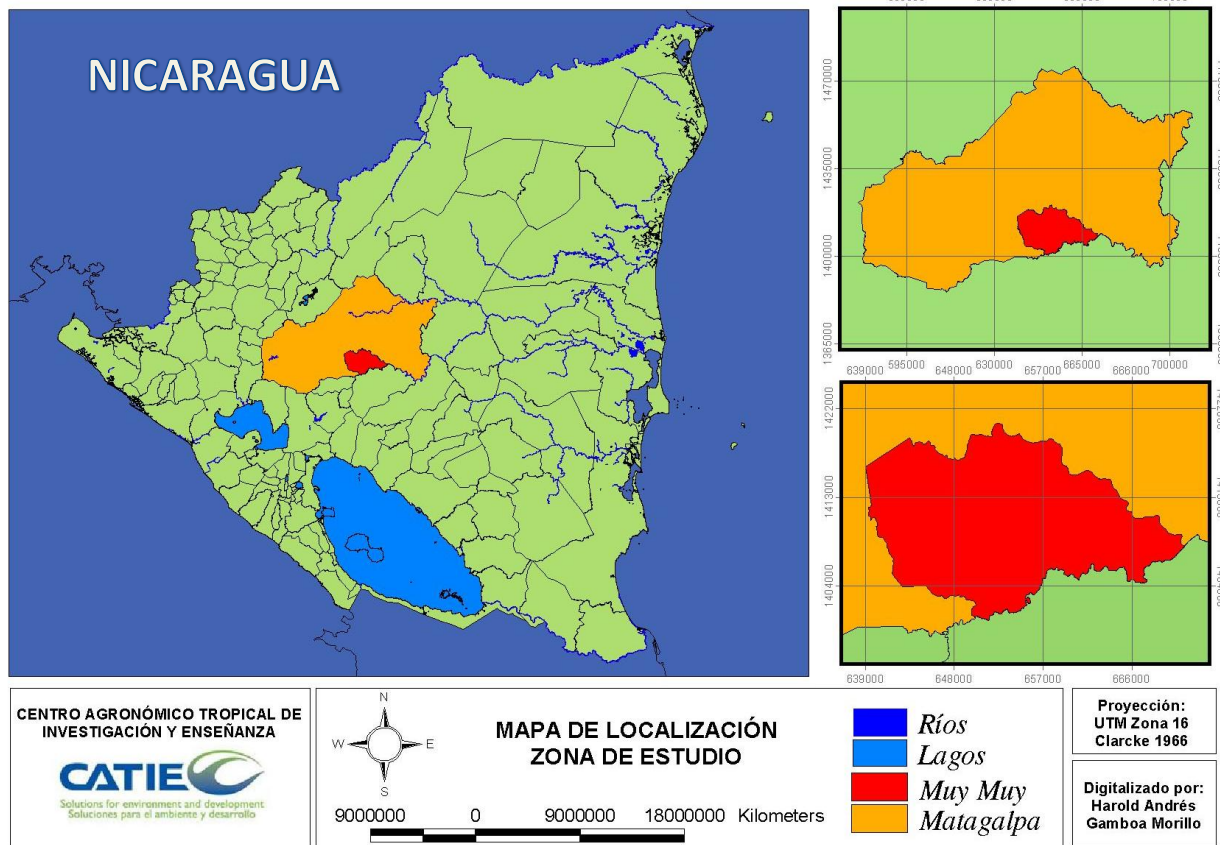


Figura 1. Mapa de ubicación de la zona de estudio.

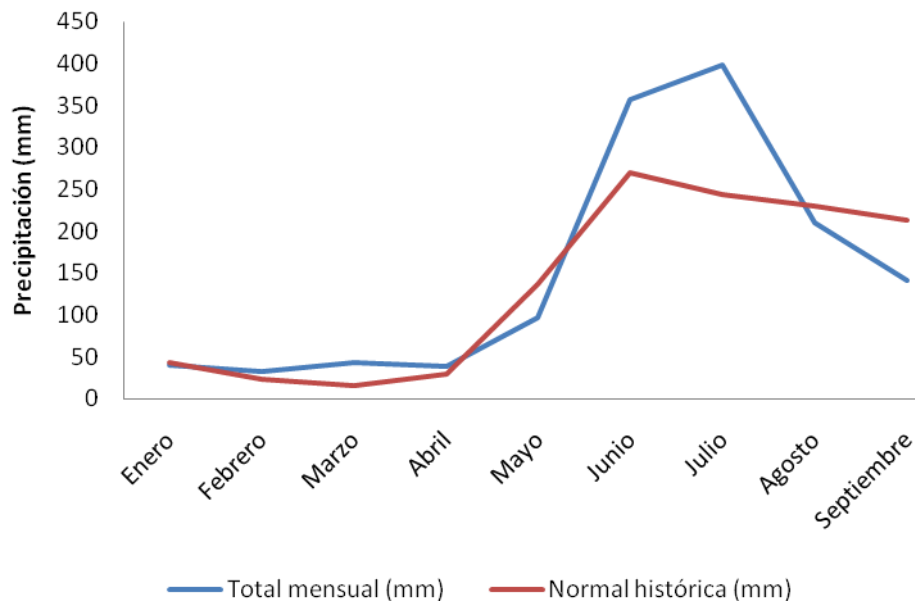


Figura 2. Distribución de la precipitación media mensual en el municipio de Muy Muy durante el año 2008 y la media histórica.

Caber resaltar que, con referencia a los datos meteorológicos históricos de la zona, la llegada de la época lluviosa en el año de estudio fue algo tardía, y durante los meses de junio y julio se presentaron excesos de precipitación del 32,3% y 64,0% respectivamente.

3.1.1 Geología de suelos

Las planicies intermedias están cubiertas por tobas estratificadas del Terciario, en su mayoría impermeables, lo que explica baja infiltración en la estación lluviosa. Los suelos que se han formado a partir de estos materiales, en áreas poco inclinadas son de características vérticas, moderadamente profundos, franco arcillosos a arcillosos, de colores oscuros en el horizonte superficial y grisáceo-oscuro en los horizontes inferiores, frecuentemente tienen una estructura pobre y tienen drenaje impedido. En la estación seca, estos suelos se agrietan. En las áreas de más pendiente se encuentran suelos poco profundos, franco-arcillosos con colores dominantes pardos, asociados con un mejor drenaje. En todos los suelos el pH tiende a ser entre ligeramente ácido a neutro (pH 6 a 7), con alta saturación de cationes y bajo contenido de fósforo (CATIE-NORAD 2002).

3.1.2 Actividades agropecuarias

El departamento de Matagalpa representa la segunda área poblacional y productiva del país, siendo el principal producto el café, el cual genera gran parte de los ingresos. Dentro de la actividad agrícola diversificada que se desarrollada en el departamento, la ganadería es una de las principales actividades y está concentrada mayormente en el valle del Río Grande. El 13% por ciento de la superficie en el departamento de Matagalpa corresponde a cultivos anuales, un 7% a cultivos permanentes y semipermanentes (mayormente café), 39% a pastos naturales, 11% a pastos cultivados, 17% a tierras en descanso y 9% a bosques (INIDE 2005).

En el Municipio de Muy Muy, el 98% de las fincas se dedican a la ganadería de doble propósito y el 2% a la ganadería de cría (CATIE/NORAD, 2002). La zona presenta apenas un 5% de cobertura boscosa; en contraste, el 53% del área son pasturas o pastizales seminaturales, utilizados principalmente por ganado de doble propósito con índices zootécnicos bajos. El 52% de las fincas ganaderas tienen de 6 a 10 potreros y el 38% de éstos tienen un área de 3 a 6 ha. La carga animal promedio para el municipio fue estimada en 1.08 UA ha⁻¹. La escasez de agua para abrevar el ganado en la época seca limita las rotaciones pues

se dejan abiertos los portillos internos de los potreros. Además, muy pocos productores ajustan la carga animal en función de la reducción en disponibilidad de forraje (CATIE-NORAD 2002).

3.2 Selección de especies arbóreas

La selección de las especies arbóreas a ser consideradas en el presente estudio se realizó teniendo en cuenta que éstas mantuvieran una cantidad de follaje relativamente alta durante la estación seca y el inicio de las lluvias. Adicionalmente, se buscaron especies que presentaran características contrastantes en cuanto a arquitectura, forma, altura y tipo de copa. Se consideró también la importancia relativa por su presencia y los servicios que podrían proporcionar las especies dentro de la finca, como la obtención de madera, frutos y sombra (especialmente durante la época seca). A partir de estos criterios y utilizando la base de datos de cobertura arbórea del proyecto CATIE/NORUEGA – Pasturas Degradadas, se procedió a calcular las frecuencias de cada una de las especies allí registradas. Finalmente, *Albizia saman* Jack. (genízaro) y *Platymiscium parviflorum* Benth. (Coyote) resultaron ser las especies que mejor respondían a las características deseadas para el estudio.

Una vez seleccionadas las especies arbóreas, se procedió a realizar la selección de los árboles individuales. Para ello, se tuvo en cuenta el buen estado de desarrollo de los individuos (sin afectaciones por quemadas, prácticas culturales, etc.), la homogeneidad en tamaño y la ubicación espacial del árbol dentro del potrero, y en relación a otros árboles. De esta manera, se evitó elegir individuos cuyos árboles vecinos pudieran afectar el área de muestreo bajo la sombra del árbol (traslape de copas, deposición de hojarasca, entre otros).

3.3 Selección de áreas experimentales

La selección de las áreas experimentales se realizó mediante recorridos de campo tomando como base los inventarios de cobertura arbórea realizados por el proyecto CATIE-NORUEGA – Pasturas Degradadas en el municipio de Muy Muy. A partir de esta información, entre los meses de Noviembre de 2007 y Febrero de 2008, se seleccionaron nueve potreros con pasturas naturalizadas, bajo pastoreo activo de ganado doble propósito. Se descartaron los lugares con restricciones de drenaje superficial, eligiendo sitios con pendientes moderadas (entre 5 y 25%) y se descartaron lugares planos o con pendientes fuertes (> 25%).

Se evitaron sitios con un sobrepastoreo aparente, con presencia de raíces de los árboles sobre la superficie y lugares pedregosos. Los potreros seleccionados se localizaron en la zona media y baja del municipio (200 a 400 m.s.n.m.), en siete fincas ubicadas en cuatro comarcas del municipio de Muy Muy, a saber: Maisama, El Corozo, Compasagua y Guiligua.

Los potreros con genízaro (*A. saman* Jack.) se localizaron en una sola comarca (Maisama), debido a que esta zona presentó la mayor abundancia de la especie, homogeneidad en el tamaño e historia de uso de las pasturas. Cabe resaltar que en esta localidad se presentó un evento de carácter natural en 1998 (el Huracán Mitch) que modificó en cierto grado la composición botánica de los pastizales. De acuerdo a información provista por los productores, las inundaciones provocadas por dicho huracán arrastraron consigo una cantidad significativa de semillas de ciertas especies mejoradas. Un efecto directo de este evento fue la naturalización de estas especies en la zona, dentro de las cuales el *Panicum maximum* (conocido localmente como Pasto Asia) se constituyó en una de las especies de mayor aporte a la biomasa total y composición de los pastizales.

Por su parte el coyote (*P. parviflorum* Benth.) se localizó en tres comarcas (Guiligua, Compasagua y El Corozo) de condiciones agroecológicas similares (Cuadro 1). La composición de las especies herbáceas en los potreros fue similar en los cinco sitios de muestreo para cada especie arbórea. El tipo de manejo y frecuencia de pastoreo de cada potrero varió dependiendo del tamaño de la finca y del hato ganadero.

Cuadro 1. Localización, descripción y densidad de árboles de genízaro y coyote en los potreros en estudio.

Comarca	Especie Arbórea	Densidad árboles ha⁻¹	Área del potrero ha⁻¹
Maisama	Genízaro	0,8	7,3
Maisama	Genízaro	3,2	4,4
Maisama	Genízaro	2,5	3,2
Maisama	Genízaro	2,2	3,6
Guiligua	Coyote	0,2	12,1
Compasagua	Coyote	0,8	23,6
Compasagua	Coyote	0,2	24,1
El Corozo	Coyote	0,1	22,2
El Corozo	Coyote	0,9	3,2

En cada uno de los potreros se realizó un inventario de cobertura arbórea, a partir del cual se procedió a seleccionar un árbol por potrero, bajo el cual se midió el efecto de la sombra sobre la productividad primaria neta aérea (PPNA), la composición botánica y química de las plantas, así como la composición química del suelo. Se presenta una excepción en uno de los potreros seleccionados para *A. saman*, pues en uno de los potreros se ubicaron dos de los árboles correspondientes a esta especie.

3.3.1 Descripción general de los horizontes del suelo

Para cada sitio seleccionado se realizó la descripción de los horizontes del suelo, haciendo las perforaciones manualmente empleando un barreno de acero. Los lugares para la excavación fueron escogidos de manera aleatoria en las dos ubicaciones (alrededor y debajo de los árboles seleccionados para el estudio). Se extrajeron aproximadamente un total de 100 muestras en los 10 sitios de medición. En promedio se realizaron cinco perforaciones para cada área bajo la sombra de los árboles e igual cantidad para las áreas abiertas. Las perforaciones se realizaron cada 20cm y hasta donde lo permitió la textura del suelo (Figura 3). La descripción de los horizontes se efectuó de manera secuencial, iniciando desde la superficie hacia abajo.



Figura 3. Extracción de suelo utilizando barreno

3.3.2 Caracterización química de los suelos

Se realizó una caracterización química de los suelos para cada potrero seleccionado. Para ello, se tomaron un total de 20 muestras en áreas a plena exposición solar y 20 en lugares bajo la influencia de la sombra de las especies arbóreas en estudio. El muestreo se realizó a dos profundidades 10 cm y 20 cm. Finalmente, una muestra compuesta por ubicación y profundidad fue enviada al Laboratorio de Análisis de Suelos, Tejido Vegetal y Aguas del CATIE.

3.4 Métodos para la recolección de la información en campo

3.4.1 Caracterización de la sombra de las especies leñosas seleccionadas

La caracterización de los cambios temporales en la arquitectura de la copa y la determinación de los niveles relativos de sombra de las especies genízaro y coyote, se efectuaron a partir de variables dasométricas (altura total, la profundidad de la copa, el diámetro de copa y el porcentaje de oclusión) medidas mensualmente a nivel de cada árbol individual.

3.4.1.1 Altura total y profundidad de la copa

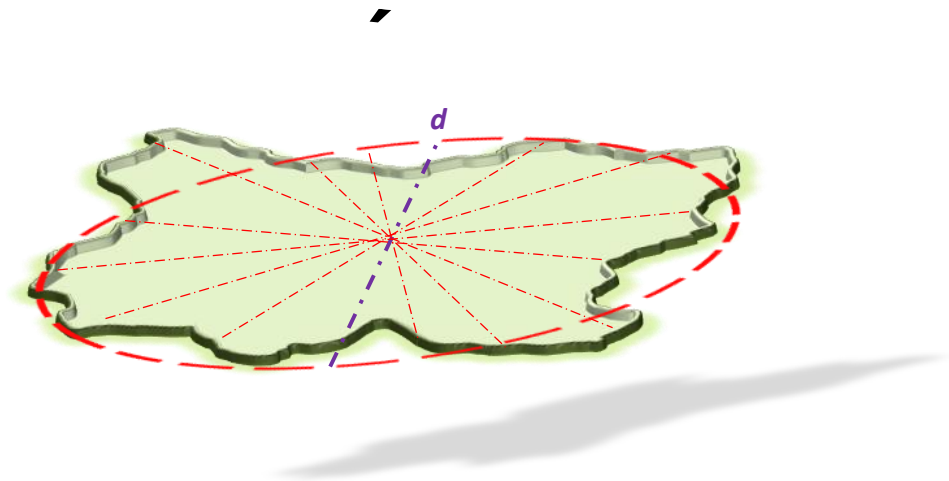
La altura total se consideró como la distancia en metros medida desde la base del fuste hasta la máxima altura apical y se utilizó como instrumento de medición un clinómetro Suunto¹. De igual manera, la profundidad de la copa se midió desde la primera ramificación en la parte baja de la copa hasta la máxima altura (Rebottaro 1992).

3.4.1.2 Tamaño de copa

Para determinar el diámetro promedio de la copa de las especies en estudio, en cada árbol se realizó un promedio de 8 a 12 mediciones perpendiculares en dirección Norte a Sur y Este a Oeste. El número de mediciones realizadas dependió del tamaño e irregularidad en la forma de la copa. A partir de las dimensiones obtenidas, se realizó una combinación lineal para luego obtener los valores promedio en diámetro para cada árbol, asumiendo que la forma

¹ Clinómetro marca Suunto Modelo PM5-360 PC, Finlandia.

de la copa es circular. Los límites de la copa se consideraron hasta donde se extendieron las ramas vivas más distantes del centro del fuste (Figura 4Figura 4).



$d =$ diámetro de copa promedio (m)

Figura 4. Estimación del diámetro promedio de la copa para las especies arbóreas

3.4.1.3 Porcentaje de sombra

Para propósitos de este estudio y utilizando la definición de Somarriba (2004), se empleó el término sombra como el cambio en la distribución temporal y espacial de la radiación solar incidente provocados por la intercepción de las copas de los árboles.

Para la estimación del porcentaje de sombra proyectada por las especies genízaro y coyote se utilizó un densiómetro esférico. Este instrumento está compuesto por un espejo cóncavo dividido en una cuadrícula de 24 marcos. Para realizar las lecturas, el área bajo la copa se dividió en cuadrantes numerados del 1 al 4 siempre referenciados hacia el Norte (Figura 5).

Dentro de cada cuadrante se seleccionaron aleatoriamente dos lugares de medición (ocho en total para cada árbol). En cada lugar, se realizaron cuatro lecturas en dirección Norte, Sur, Este y Oeste y finalmente el promedio de ellas fue el resultado de la medición para cada punto. Las mediciones se realizaron a intervalos mensuales durante los siete meses que duró el estudio.

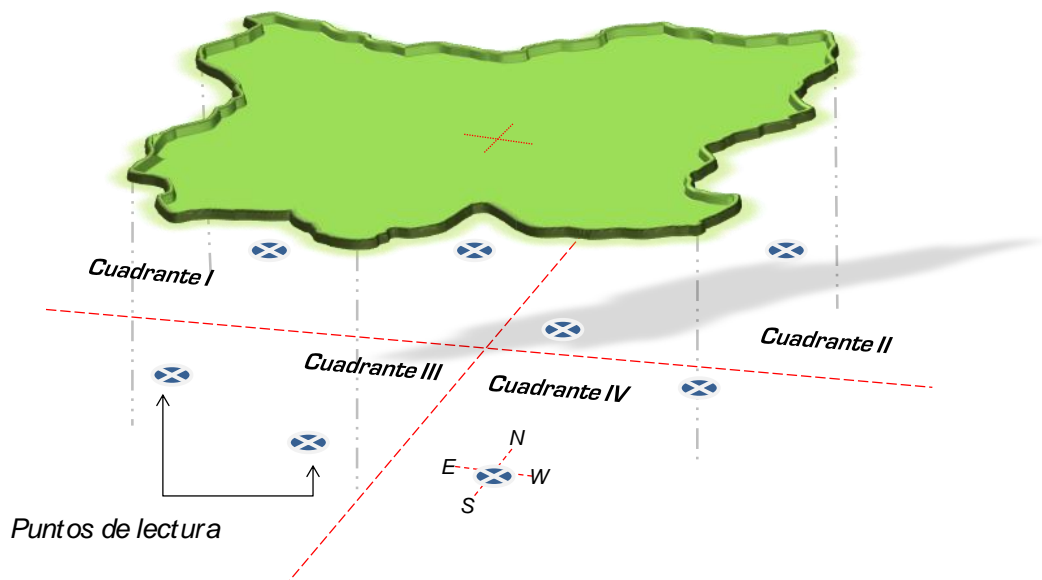


Figura 5. Distribución de los puntos de muestreo para la estimación del porcentaje de oclusión de la copa utilizando el densiómetro.

3.4.2 *Determinación del área de muestreo bajo la influencia de la sombra de los árboles y áreas abiertas*

El área de muestreo, se definió como el sitio comprendido entre la proyección vertical de la copa y el área de mayor influencia de la sombra de los árboles bajo estudio durante un periodo de tiempo (ciclos de medición de biomasa). La determinación de la distancia en metros a partir de la base del fuste hacia el límite de la sombra proyectada durante un periodo de tiempo en dirección Norte, Sur, Este y Oeste para estimar el tamaño del área de interés, se realizó utilizando el software ShadeMotion (Quesada *et al.* 2007).

ShadeMotion permitió simular el comportamiento de la sombra de los árboles sobre los potreros durante los diferentes ciclos de medición de biomasa. Además se obtuvieron mapas visuales del patrón de sombras y el número total de horas de sombra acumulados en cada punto del potrero para cada intervalo de tiempo. El área de muestreo para un árbol (Figura 6), se calculó a partir de tres variables dasométricas medidas en campo (altura total, altura de copa y diámetro promedio de copa).

Se definió que el área de muestreo influida por la sombra de los árboles estudiados era la zona de proyección sobre el estrato herbáceo recibida en el periodo comprendido entre las 10 am y las 2 pm, entre los meses de abril y agosto. Se consideró este período por ser el momento del día en que el estrato inferior recibe un mayor número de horas sombra a lo largo del año. Este criterio considera que la cantidad de energía recibida por la superficie del suelo es máxima cuando los rayos son perpendiculares a la superficie ($\alpha=90^\circ$).

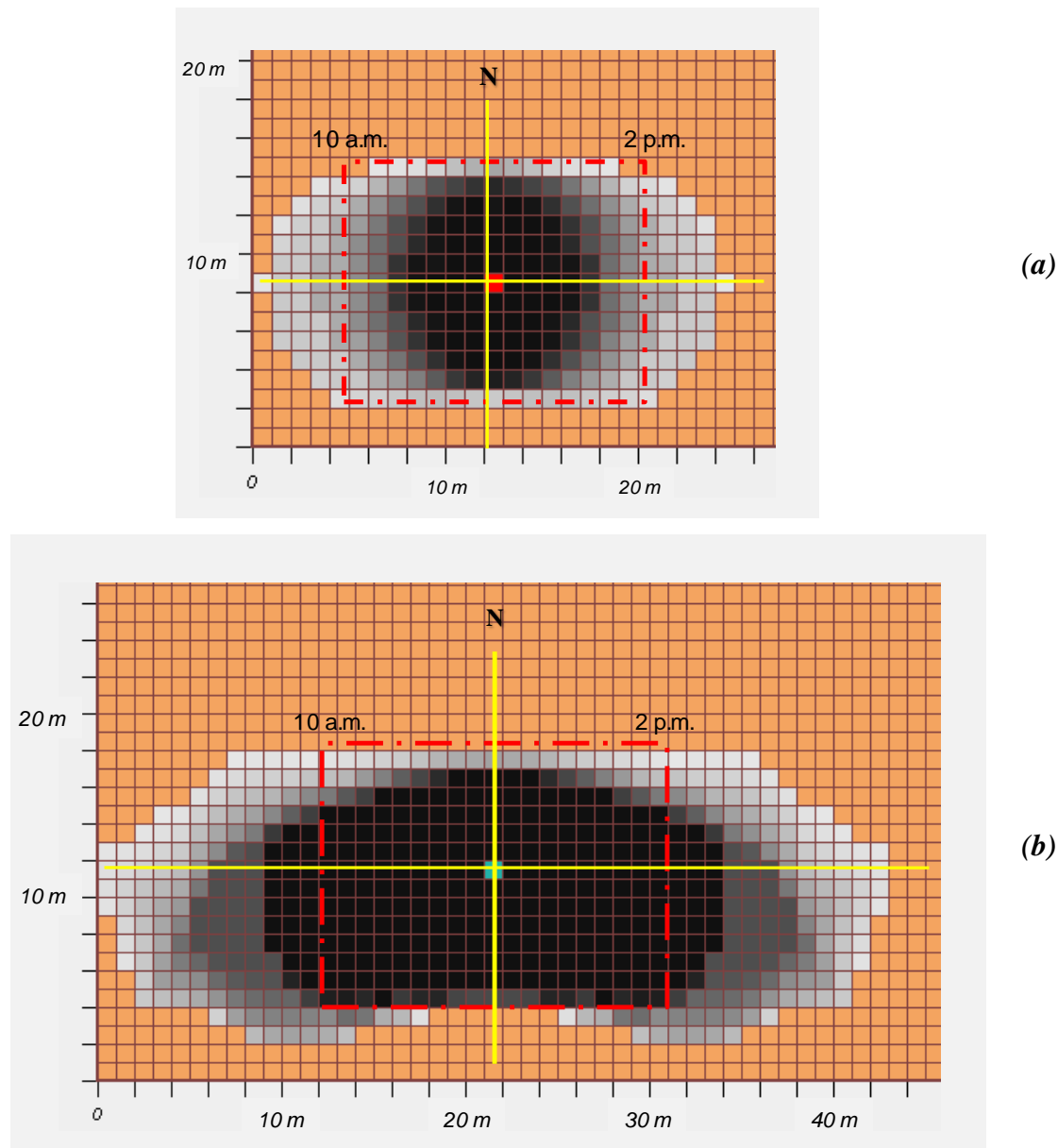


Figura 6. Área de muestreo bajo la influencia de la sombra de (a). genízaro y (b). coyote durante el periodo de estudio.

Cuanto menor es el ángulo de incidencia de la radiación, mayor es el área sobre la cual se reparte la energía solar y consecuentemente menor es la incidencia por unidad de superficie. Esto constituye básicamente la Ley del Coseno o Ley de Lambert que establece que la cantidad de energía por unidad de superficie varía de acuerdo al coseno del ángulo cenital α (ángulo formado por la normal a la superficie y la dirección de los rayos incidentes) o al seno del ángulo de incidencia de los rayos solares (altura solar, β) (Castillo 2001).

Para realizar la selección de los puntos de medición (composición botánica y cosecha de biomasa) en el área bajo la sombra, se dividió la parcela de muestreo en cuadrantes numerados del 1 al 4 siempre con respecto al Norte. Posteriormente, se aleatorizó la ubicación de cuatro sitios de medición empleando cuatro combinaciones cardinales posibles (N-E, N-O, S-O y S-E), combinadas con una distancia en metros a partir de la base del fuste (tomado como punto cero) y en dirección hacia la parte final de la proyección de la sombra (Figura 7).

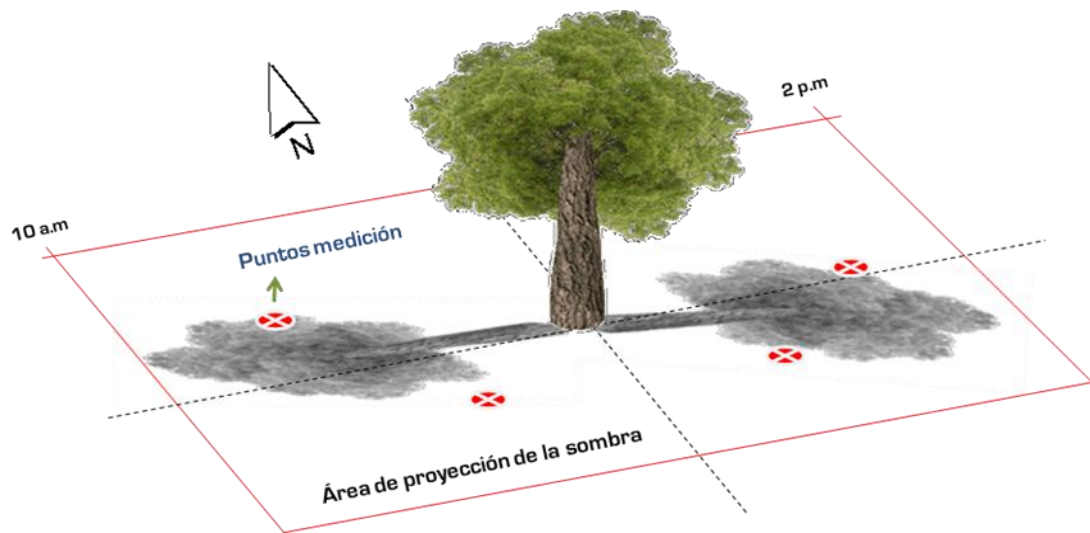


Figura 7. Área de muestreo bajo la sombra de las especies arbóreas en estudio.

El muestreo en áreas a plena exposición solar se realizó dentro de una parcela de 400 m² (20 m × 20 m), en condiciones topográficas similares al área bajo sombra. No se definió una distancia máxima o mínima entre las dos ubicaciones del muestreo (sombra y abierta) debido a que las condiciones de cada lugar dificultaron en algunos casos el establecer el área sin árboles bajo las condiciones deseadas (sin influencia de factores que afecten el lugar). El

lugar en la parcela en donde fue cosechada la biomasa, se ubicó mediante la ayuda de números aleatorios distribuidos en coordenadas x , y .

3.4.3 Estimación de la composición florística en los pastizales bajo la sombra de los árboles

La estimación de la composición botánica de especies presentes en el estrato herbáceo, se realizó con la ayuda de una estructura metálica de $0,25 \text{ m}^2$ subdividida en 25 subcuadrantes de $10 \text{ cm} \times 10 \text{ cm}$ (Figura 8Figura 8). Dentro de cada subcuadrante, se evaluó el porcentaje de cobertura de las cuatro especies que representaron la mayor ocupación en área dentro de la cuadrícula. De esta manera, a cada especie encontrada, se le asignó un valor donde: 1 fue igual a 25%; 2 = 50%; 3 = 75%; 4 = 100% y N.C = 0% (no cobertura).

3.4.4 Estimación de la productividad primaria neta aérea (PPNA), la biomasa total y la cobertura de la vegetación herbácea

Antes de iniciar los ciclos de mediciones de la productividad primaria y biomasa total, se realizaron dos eventos de homogenización de la vegetación que crece bajo la copa de los árboles y en las áreas de muestreo a plena exposición solar. Las homogenizaciones se realizaron a intervalos de un mes (diciembre 2007 a enero 2008 y enero a febrero 2008), cortando a una altura aproximada de 10 cm toda la vegetación herbácea y leñosa que se encontró en estos sitios. Toda la biomasa cortada durante ambos eventos de homogenización fue retirada de la parcela. Luego, con cada productor se programó el periodo de pastoreo de los potreros un mes después del segundo evento de homogenización.

Una vez finalizado el periodo de pastoreo se procedió a realizar las mediciones de biomasa en cuatro sitios de muestreo en áreas abiertas y en cuatro bajo la influencia de la sombra de los árboles seleccionados. Este primer momento de medición donde se cuantificó la cantidad de biomasa inicial fue denominado tiempo cero (T_0). Las mediciones de biomasa incluyeron peso fresco y seco. La vegetación fue cortada a una altura de 2 cm del suelo en un área de $0,25 \text{ m}^2$; después de cosechar todo la biomasa, el material muerto en pie fue separado del verde. Seguidamente, se realizó la colecta de la hojarasca presente en el cuadrante. La biomasa viva, la materia seca en pie y la hojarasca se pesaron directamente en el campo.

Finalmente, en el laboratorio se colocaron submuestras en bolsas de papel para secarlas al horno a 70 °C, hasta peso constante.

Posteriormente, se sorteó la ubicación de ocho jaulas metálicas (cuatro en área abierta y cuatro en sombra), con el propósito de excluir el consumo de forraje por el ganado durante un periodo de 22 días. Las cuatro caras laterales de la jaula, fueron cubiertas por una malla de alambre galvanizado.

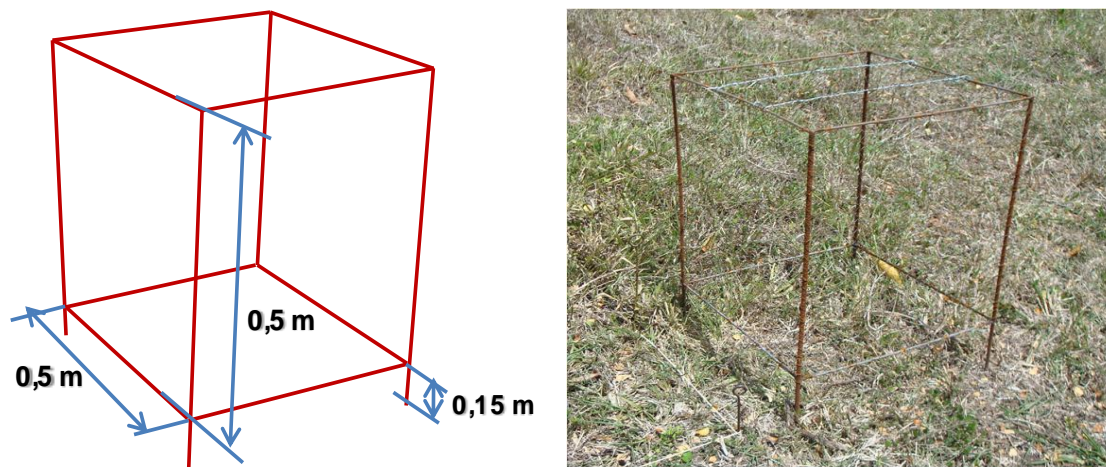


Figura 8. Jaula metálica utilizada para excluir el pastoreo durante el periodo de medición.

Adicionalmente, en la parte superior de la jaula, se colocaron líneas de alambre de púas para evitar el acceso del ganado sin afectar mayormente la incidencia de luz. Al finalizar un ciclo de medición, en el día 23°, se retiraron las jaulas y se realizaron las cosechas de biomasa en los ocho sitios de muestreo, las que se denominaron tiempo 1 (T_1).

Para estimar la PPNA, se utilizó la definición y el método utilizado por Singh *et al.* (1975). Este algoritmo es una modificación del método estándar IBP (Milner y Hughes 1968). La productividad primaria neta aérea fue estimada como las diferencias positivas entre la biomasa final e inicial de cada componente de la biomasa (biomasa verde, material muerto en pie de la biomasa y hojarasca). Cuando las diferencias en algún compartimento verde fueron negativas, este fue llamado senescente neto y fue descontado de la acumulación de biomasa del material muerto en pie, con la restricción que las diferencias entre la biomasa muerta en pie final e inicial fueran ≥ 0 (Sala *et al.* 1981, Scurlock *et al.* 2002).

3.4.5 Valor nutritivo y componentes de la pared celular de las especies herbáceas

Con base en los criterios empleados para seleccionar las especies herbáceas en la medición de biomasa forrajera, durante la época de máxima precipitación, fueron recolectadas muestras de forraje de individuos que no presentaron indicios de defoliación reciente. El muestreo se realizó al azar, colectando cuatro repeticiones por especie en áreas a plena exposición solar, así como bajo la influencia de la sombra. Algunas de las herbáceas (Cuadro 2) no se presentaron en las dos ubicaciones (abierto y sombra), debido a su adaptación o tolerancia a una condición particular (p.e. sombra). Las muestras se cosecharon a una altura de 2 cm y se colectó el material vegetal hasta alcanzar 10 g de muestra. El material fue separado manualmente por cada parte de la planta de acuerdo al estado vegetativo al momento del corte. Finalmente estas fueron secadas en horno a 70 °C, molidas y conservadas hasta la realización del análisis químico.

Cuadro 2. Especies herbáceas seleccionadas para caracterización química

Especie	Área abierta	Sombra coyote	Sombra Genízaro
<i>Hyparhenia ruffa</i>			o
<i>Oplismenium burmanii</i>			Δ
<i>Panicum maximum</i>	o		o
<i>Paspalum centralis</i>	o		o
<i>Paspalum conjugatum</i>	o	o	o
<i>Dyschoriste quadrangularis</i>	o		o
<i>Blechum pyramidatum</i>	o	o	
<i>Centrocema pubescens</i>	Δ		
<i>Calopogonium muconoides</i>	Δ		
<i>Melinis sp.</i>	Δ		
<i>Panicum laxum</i>	o	o	
<i>Dichromena ciliata</i>		Δ	
<i>Dichanthium aristatum</i>		Δ	
<i>Paspalum notatum</i>	Δ		

Δ: Especie colectada sólo bajo una condición de muestreo (sombra o área abierta)

o: Especie colectada en las dos condiciones de muestreo

La determinación del contenido de Carbono y Nitrógeno se realizó por el método de combustión total, el cálculo de minerales Ca, Mg y K por absorción atómica, la cantidad de P

se determinó por el método de digestión seca. Los contenidos de fibra detergente ácido (FDA), fibra detergente neutro (FDN), lignina y celulosa se determinaron por el método de Van Soest (1970). Los procedimientos anteriormente descritos, se realizaron en el Laboratorio de Análisis de Suelos, Tejido Vegetal y Aguas del CATIE.

3.5 Diseño experimental y análisis de la información

3.5.1 Diseño

Se utilizó un diseño de parcelas divididas en el tiempo con un arreglo factorial 2×2 (dos especies por dos ubicaciones con respecto al árbol) a nivel de parcela grande y cuatro evaluaciones en el tiempo a nivel de subparcelas. Se tuvieron cinco repeticiones por cada tratamiento.

3.5.2 Modelo y análisis de la información

En el análisis de la PPNA se utilizó un modelo lineal general mixto para contemplar la heterogeneidad de varianzas. Las varianzas heterogéneas fueron modeladas para cada combinación de Especie * Ciclo. De acuerdo a las pruebas AIC² y BIC³, el modelo más parsimonioso fue el siguiente:

$$Y_{ijkl} = \mu + E_i + U_j + EU_{ij} + \delta_{ijk} + T_l + ET_{il} + UT_{jl} + EUT_{ijl} + \varepsilon_{ijkl}$$

donde:

Y_{ijkl} = Producción de biomasa en materia seca en 7 meses de evaluación con cortes cada veintitrés días de crecimiento (g MS) en la Especie i , ubicación j , repetición k y época l

² AIC: Akaike

³ BIC: Schwartz

² y ³ La idea subyacente de estos criterios es el hallar p y q de forma tal de minimizar la suma de cuadrados residual sujeta a términos de penalización que dependen de p y q para reducir el potencial de incurrir en sobreajustes o ajuste de modelos poco parsimoniosos. Los criterios disponibles difieren en la forma en que se penaliza la sobreparametrización (Infostat 2008).

μ = Media general.

E_i = Efecto de la Especie i

U_j = Efecto de la Ubicación (debajo del árbol y a plena exposición) j

EU_{ij} = Efecto de la interacción Especie x Ubicación

δ_{ijk} = Error asociado a las parcelas principales

T_l = Efecto del periodo de muestreo l

ET_{il} = Efecto de la interacción Especie x Periodo de Muestreo

UT_{jl} = Efecto de la interacción Ubicación x Periodo de Muestreo

EUT_{ijl} = Efecto de la interacción Especie x Ubicación x Fecha de Muestreo

ε_{ijkl} = Error de las subparcelas

Además, se realizó la Prueba del Cociente de Verosimilitud para probar la hipótesis que el modelo reducido (con menos parámetros) es el mejor, por lo tanto, esta hipótesis fue rechazada ($p < 0.0001$).

Ambos términos de error se suponen independientes, distribuidos en forma normal, con media cero y varianzas constantes. Este modelo corresponde al de un diseño en parcelas divididas repetido bajo un arreglo completamente aleatorizado, con dos factores en la parcela principal (especie y ubicación) y la época en la subparcela.

Para identificar el agrupamiento natural de las especies herbáceas y de la caracterización química de la vegetación dentro de las áreas muestreadas, se realizaron análisis de conglomerados con el método de agrupamiento de Ward y distancia Euclídea.

Con el propósito de identificar las asociaciones de mayor peso entre la composición botánica y los sitios de estudio en asocio a las especies genízaro y coyote, se realizaron análisis de correspondencia múltiple (ACM). Se construyeron gráficos biplot para visualizar las asociaciones.

La relación entre la composición botánica y la fertilidad del suelo se examinó por medio de un análisis de componentes principales (ACP). Se realizaron gráficos bi-plot para representar las diferencias entre los grupos de especies de acuerdo a los índices de diversidad (r , Shannon Weber y Chao) y su asociación con los tratamientos estudiados.

Adicionalmente, se realizó un análisis de correlación mediante el coeficiente de correlación de Pearson con el objetivo de identificar asociaciones existentes entre la composición química del suelo y la PPNA y entre la PPNA y la composición botánica.

4 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 Caracterización del área de estudio

4.1.1 Descripción general de los horizontes del suelo

Los potreros asociados a la especie genízaro se encontraron en pendientes promedio del 6% y para la especie coyote en terrenos con 10%. Los suelos de los sitios en estudio fueron homogéneos, con un drenaje calificado entre bien drenado (Maisama y Compasagua), y moderadamente bien drenado (Guiligua, El Corozo y Entrada a Compasagua) (Cuadro 3 y Cuadro 4). Los afloramientos rocosos en la superficie fueron mínimos, razón por la cual se calificó la pedregosidad superficial entre un 0 – 3% y una profundidad efectiva entre los 60 y 85 cm.

En general, los suelos presentaron una tendencia a ser un poco más profundos, pero con una diferencia mínima en las áreas abiertas. De igual manera, la profundidad de los horizontes (A, B, BC y/o C) presentó valores semejantes entre las dos ubicaciones. Las condiciones de drenaje tampoco se vieron afectadas por la ubicación (abierto y sombra).

Cuadro 3. Características físicas del suelo en los sitios de estudio asociados a genízaro.

Comarca	Id	Pendiente (%)	Área abierta			Área bajo sombra		
			Drenaje	Horizonte	Profund. (cm)	Drenaje	Horizonte	Profund. (cm)
Maisama	1	5	Bien drenado	A	30	Bien drenado	A	25
				B	55		B	50
				BC	10		BC	5
	2	3	Bien drenado	A	25	Moderad. drenado	A	25
				B	45		B	55
				BC	10		BC	5
	3	7	Bien drenado	A	25	Bien drenado	A	30
				B	65		B	60
				BC	10			
	4	10	Moderad. bien drenado	s.d.	s.d.	Moderad. bien drenado	A	30
B							50	
5	6	Bien drenado	A	25	Bien drenado	A	25	
			B	60		B	65	

Cuadro 4. Características físicas del suelo en los sitios de estudio asociados a coyote.

Comarca	Id	Pendiente (%)	Área abierta			Área bajo sombra		
			Drenaje	Horizonte	Profund. (cm)	Drenaje	Horizonte	Profund. (cm)
El Corozo	6	3	Moderad.	A	30	Moderad.	A	25
			bien	B	15	bien	B	15
			drenado	C	50	drenado	C	40
Compasagua	7	15	Bien	A	20	Bien	A	30
			drenado	B	50	drenado	B	20
				BC	20		BC	35
	8	5	Moderad.	A	10	Moderad.	A	20
			bien	B	60	bien	B	25
			drenado	BC	30	drenado	C	60
Guiligua	9	15	Moderad.			Moderad.	A	30
			bien	A	30	bien	B	30
			drenado	C	45	drenado	BC	25
El Corozo	10	10	Moderad.	A	20	Moderad.	A	15
			bien	B	40	bien	B	70
			drenado	BC	40	drenado	BC	5

4.1.2 Composición química del suelo

Los suelos de los sitios en estudio (Cuadro 5Cuadro 5) presentaron un pH entre 6.2 a 6.6 (Figura 9Figura 9), valor que los cataloga como ligeramente ácidos y de una buena condición, considerando que dentro de este rango de se presenta una mínima interferencia para la absorción de la mayoría de nutrientes.

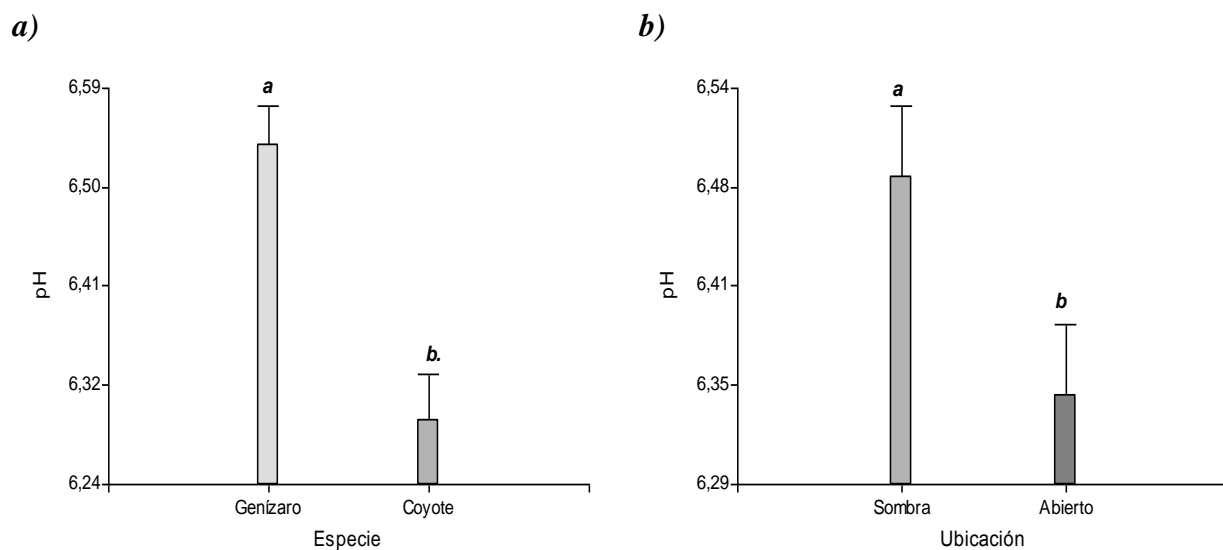
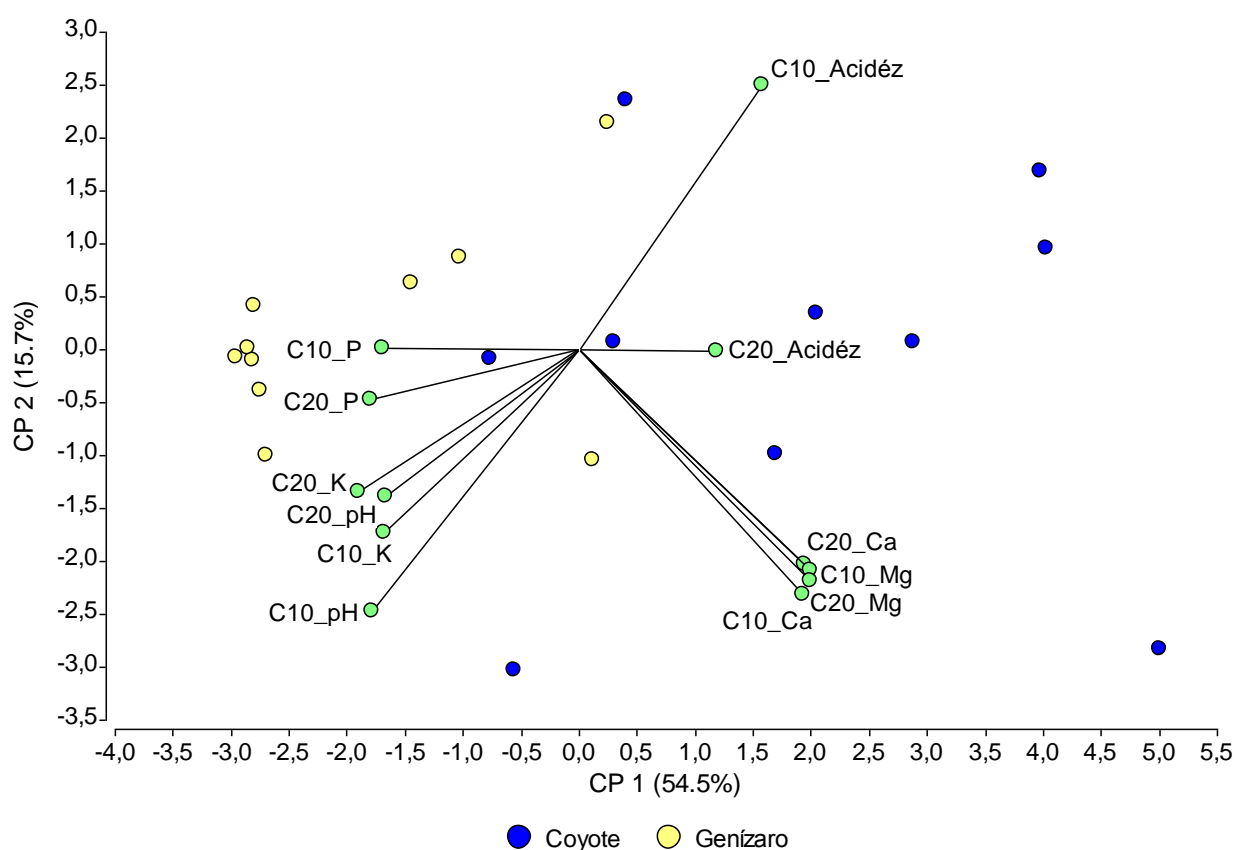


Figura 9. Niveles de pH (a) Entre especies; (b) Entre ubicación en los sitios asociados a genízaro y coyote.

Se realizó un análisis de componentes principales para explicar la relación de los componentes químicos edáficos y el posible efecto sobre la productividad de las pasturas y la presencia de las especies arbóreas bajo estudio. El análisis de correspondencia múltiple (ACP) permitió afirmar que los sitios con presencia de coyote están relacionados a mayores concentraciones de Mg ($6,03 \text{ cmol(+) kg}^{-1}$) y Ca ($21,17 \text{ cmol(+) kg}^{-1}$), contrastando a su vez, con bajos valores de P ($3,26 \text{ mg}^{-1} \text{ kg}^{-1}$) y K ($0,39 \text{ cmol(+) kg}^{-1}$). Los bajos contenidos de P en el suelo posiblemente afectaron el rendimiento de los pastizales (Figura 10).



- *C10_P y C20_P: disponibilidad del fósforo a 10 y 20 cm de profundidad
- *C10_K y C20_K: disponibilidad del potasio a 10 y 20 cm de profundidad
- *C10_Ca y C20_Ca: disponibilidad del calcio a 10 y 20 cm de profundidad
- *C10_Mg y C20_Mg: disponibilidad del magnesio a 10 y 20 cm de profundidad
- *C10_Acidéz y C20_Acidéz: Acidez del suelo a 10 y 20 cm de profundidad
- *C10_pH y C20_pH: pH del suelo a 10 cm y 20 de profundidad

Figura 10. Representación gráfica de la asociación entre las variables químicas del suelo y los sitios en estudio.

La disponibilidad de P en el sistema suelo-planta-animal juega un rol fundamental definiendo la productividad del sistema, dado que la deficiencia de P puede provocar una marcada reducción en el crecimiento y en la calidad del forraje (Berardo *et al.* 2000). Los sitios asociados a genízaro, presentaron mayores concentraciones de P y K y a su vez estuvieron asociados con PPNA más altas (Figura 11). El fósforo es un nutriente fundamental para las asociaciones de gramíneas y leguminosas porque afecta especialmente el crecimiento de las segundas, que aportan N al sistema, pero también el de las gramíneas que las acompañan. Berardo y colaboradores (2000) reportan que cuando este elemento está deficiente, se deprime más el crecimiento aéreo que el radical, pues las plantas destinan una proporción mayor de carbohidratos hacia las raíces. Todo esto puede resultar en una subutilización de los recursos del ecosistema como la radiación y el agua, y consecuentemente en producciones de forraje inferiores (Berardo *et al.* 2000).

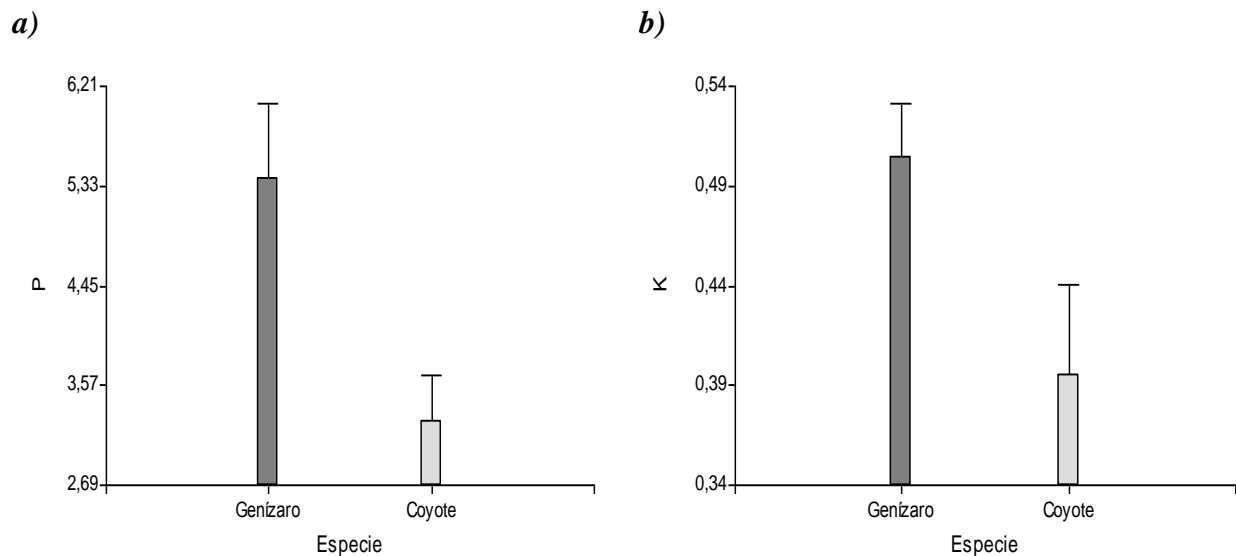


Figura 11. Niveles de P (a) y K (b) edáficos en los sitios asociados con coyote y genízaro.

La producción y calidad de las pasturas está fuertemente asociada a la presencia de leguminosas, siendo muchas veces su desaparición la causante de la roturación de las praderas por baja productividad (Berardo 1996). Las leguminosas presentan, en general, una mayor

demanda de P y el equilibrio entre ambos grupos de especies depende en gran medida de la disponibilidad de este elemento (Berardo 1996).

Cuadro 5. Composición química del suelo en los potreros asociados a genízaro y coyote

Variable	Coyote					Genízaro			
	Profund. (cm)	Abierto		Sombra		Abierto		Sombra	
		Media	D.E	Media	D.E	Media	D.E	Media	D.E
pH	0-10	6,1 ± 0,16	6,29 ± 0,2	6,4 ± 0,17	6,5 ± 0,14				
(H ₂ O)	10-20	6,35 ± 0,09	6,43 ± 0,1	6,5 ± 0,14	6,7 ± 0,16				
Acidez	0-10	0,09 ± 0,01	0,07 ± 0,01	0,1 ± 0,01	0,1 ± 0,01				
cmol(+)/kg	10-20	0,06 ± 0,01	0,06 ± 0,01	0,1 ± 0,01	0,1 ± 0,004				
Ca	0-10	19,7 ± 2,07	22,4 ± 2,89	15,5 ± 1,44	15,9 ± 1,48				
cmol(+)/kg	10-20	20,32 ± 2,5	22,25 ± 3,13	14,9 ± 1,34	15,5 ± 1,34				
Mg	0-10	5,73 ± 1,33	6,48 ± 1,89	4,4 ± 0,89	4,2 ± 0,29				
cmol(+)/kg	10-20	5,57 ± 1,19	6,32 ± 1,96	4,1 ± 0,94	3,8 ± 0,25				
K	0-10	0,36 ± 0,17	0,53 ± 0,26	0,5 ± 0,12	0,6 ± 0,09				
cmol(+)/kg	10-20	0,28 ± 0,14	0,4 ± 0,2	0,4 ± 0,13	0,5 ± 0,09				
P	0-10	4 ± 1,69	4,78 ± 1,64	6,1 ± 3,17	7,9 ± 1,74				
mg/kg	10-20	1,66 ± 1,13	2,58 ± 1,09	3,0 ± 1,70	4,5 ± 1,74				

4.2 Caracterización de la sombra de Genízaro (*Albizia saman* Jack.) y Coyote (*Platymiscium parviflorum* Benth.)

Con el propósito de caracterizar los cambios temporales en los niveles relativos de sombra durante las dos épocas (seca y lluviosa), comprendidas entre los meses de febrero hasta agosto, se efectuaron mediciones dasométricas a los diez individuos (cinco por cada especie) seleccionados para el estudio. Se registraron valores de altura total, profundidad de la copa, diámetro promedio de copa y porcentaje de oclusión.

4.2.1 Altura total, profundidad y tamaño de la copa

Se encontraron diferencias significativas en la altura total ($p = 0,0021$) y en la profundidad de copa ($p = 0,0001$) de las dos especies de árboles, presentando el coyote los mayores valores (Figura 12). En cambio, no se encontraron diferencias significativas en el diámetro de copa ($p = 0,3158$).

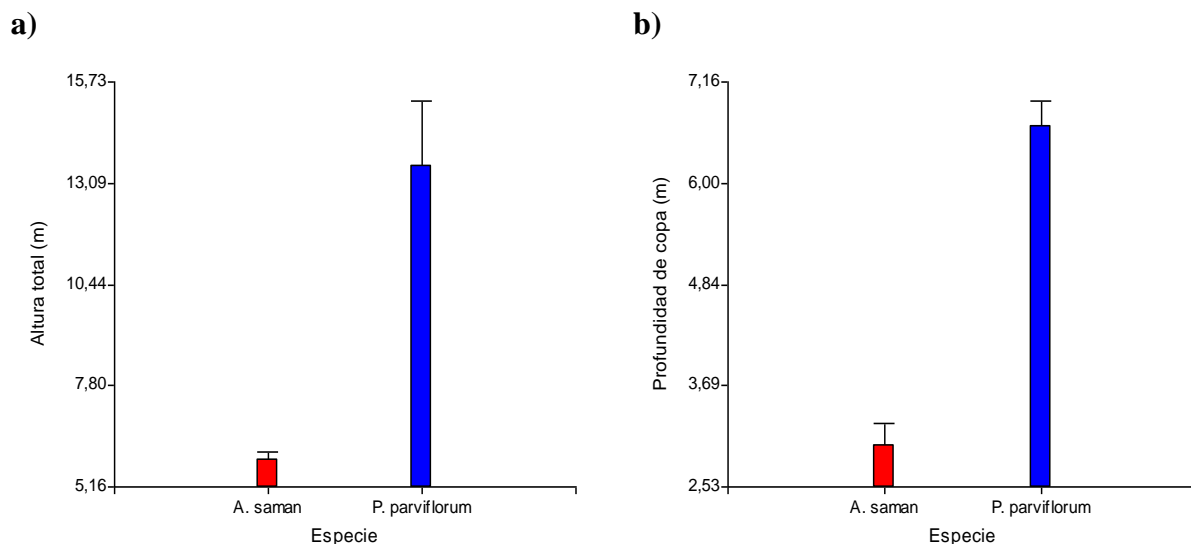


Figura 12. Contrastes arquitecturales entre las especies en estudio (a) Altura total (b) Profundidad de copa.

Dentro de los sistemas silvopastoriles estudiados, los árboles de genízaro se encuentran normalmente creciendo en baja densidad ($10-20$ árboles ha^{-1}), característica que favorece el desarrollo de una copa extensa. Esta especie muy pocas veces supera los $10 - 25$ m de altura (Barrance *et al.* 2003, Durr 2001). Para el caso de coyote, Esquivel (2005), reporta que esta especie presenta altos valores de abundancia y frecuencia en estadios iniciales de germinación dentro de pasturas naturalizadas. No se encontraron reportes en la literatura que describan las características arquitecturales de esta especie dentro de sistemas silvopastoriles en zonas como la del estudio. De manera general la literatura describe a este árbol diciendo que alcanza alturas de 15 a 25 m, con diámetros promedio a la altura del pecho entre 25 a 40 cm.

4.2.2 Variación estacional de la sombra de las especies arbóreas durante el periodo de estudio

En el municipio de Muy Muy, el patrón de precipitación durante el periodo de estudio (Figura 2) tuvo incidencia sobre los porcentajes de cobertura del dosel encontrado para cada especie. En la Figura 13, se muestra el comportamiento de la sombra de genízaro y coyote a partir del mes de febrero hasta agosto. De acuerdo al análisis de varianza y a la prueba de LSD Fischer, se encontró significancia para la interacción especie \times mes ($p < 0,0001$). A pesar que los niveles de permanencia del follaje en coyote fueron más estables durante las dos estaciones

(seca y lluviosa), el genízaro presentó un mayor porcentaje de sombra como promedio para las dos épocas (69,6%), comparado con 57,8% para el coyote.

Este resultado se atribuye principalmente a las características morfológicas de cada especie, donde la mayor densidad de hojas presentes en genízaro, permiten mantener un mayor porcentaje de cobertura del dosel durante el año. El genízaro presenta hojas grandes entre 6–25 cm de largo, bipinnadas, con 3-6 pares de pinnas por hoja y 6-9 pares de hojuelas (24-62 mm). En contraste, el coyote posee hojas opuestas, 3-5 folíolos, ovalados a elípticos entre 4-10 cm de largo (Barrance *et al.* 2003, Durr 2001).

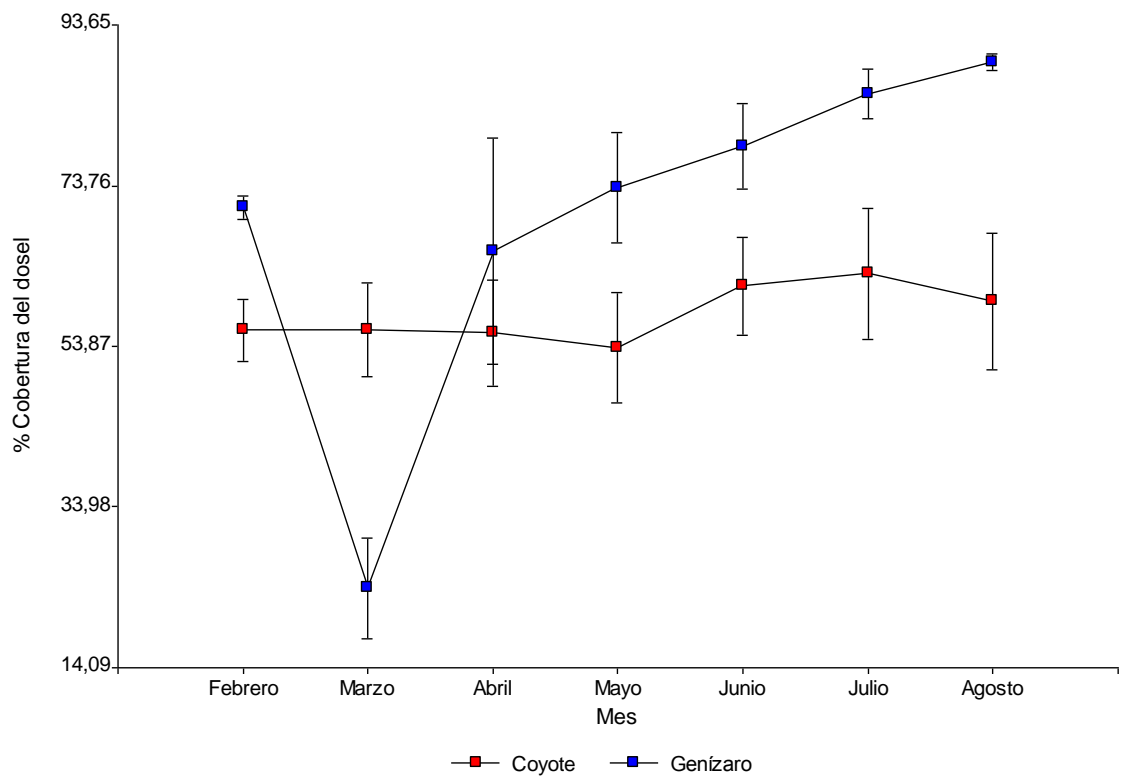


Figura 13. Variación estacional de la cobertura del dosel para las especies genízaro y coyote durante el periodo de estudio.

De acuerdo a diferentes autores (Frankie *et al.* 1974, Barrance *et al.* 2003), el genízaro posee la fenología típica de los árboles caducifolios de los bosques tropicales secos de América Central. Esto explica porqué decayó tanto la cobertura del dosel en el mes de marzo (23,9%), y este fue el único mes en que el coyote superó al genízaro con relación a este atributo. A partir de este mes, el porcentaje de cobertura en el dosel de genízaro incrementó a causa de la renovación paulatina del follaje, a medida que se avanzó en la época lluviosa. Este

comportamiento concuerda con los diferentes reportes de literatura, donde se manifiesta que la especie produce una alta caída de hojas y baja cobertura foliar uno a tres meses después del inicio de la época seca (Skolmen 1996, Stevens *et al.* 2001, Barrance *et al.* 2003), que en Muy Muy ocurre en el mes de Noviembre. Sandoval (2006), reporta que los valores más altos de producción de hojarasca para genízaro se presentan en Muy Muy entre febrero y marzo, con 34 y 60 g de MS m⁻², respectivamente, cuando los árboles perdieron prácticamente todo su follaje, lo cual coincide con lo observado en el presente estudio.

Esta pérdida del follaje (senescencia foliar) se ha atribuido a la finalidad de reducir la pérdida de agua por evapotranspiración (Durr 2001, Pallardy 2008). Adicionalmente, durante esta época, cuando el árbol se encuentra sin hojas, comienza el periodo de floración y se extiende hasta las primeras semanas del inicio de las lluvias. Estos dos patrones fenológicos sustentan el decremento en el porcentaje de cobertura de la especie (Durr 2001, Stevens *et al.* 2001). El crecimiento de las hojas para la renovación del dosel en especies arbóreas requiere de una gran cantidad de nutrientes y agua. (Borchert 1994). El comportamiento de la especie en condiciones de mayor humedad es relativamente diferente, presentándose un hábito deciduo menos marcado (Janzen 1982). Resultados similares son reportados por Lal (2001) y Broadhead *et al.* (2003) para otras especies, donde se demuestra que la cantidad de follaje se reduce en el periodo de máxima sequía. De igual manera, ellos mismos observaron que hay especies que mantienen la cobertura foliar durante la estación seca. En otros sistemas también estacionales, se han identificado características morfológicas y funcionales asociadas a la fenología foliar, entre ellas la distribución y funcionalidad de las raíces (Schollz *et al.* 2008).

Por otro lado, el comportamiento de coyote fue diferente, pues no se evidenciaron fluctuaciones mensuales muy amplias en los niveles de cobertura del dosel. durante el periodo de medición, manteniendo así un comportamiento fenológico más homogéneo durante las dos estaciones del año (hasta la fecha de finalización del estudio). El comportamiento fenológico de esta especie es muy pobremente reportado en la literatura, razón por la cual, no fue posible hacer referencia a periodos de caída o renovación de follaje en ecosistemas de condiciones agroecológicas similares a la zona de estudio. Sin embargo, los datos de este estudio sugieren que esta especie se comporta como perennifolia.

4.3 Estimación de la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA)

La PPNA total promedio de la vegetación herbácea asociada a genízaro fue de 5,05 g m⁻² día⁻¹, siendo ésta un 16% mayor que la encontrada para las herbáceas asociadas a Coyote con 4,24 g m⁻² día⁻¹. De acuerdo a los resultados obtenidos, no se puede afirmar que la PPNA en los sitios asociados a Genízaro fue mayor debido exclusivamente al efecto o influencia de la especie arbórea sobre las condiciones de sitio, pues también pueden haber influido las condiciones del sitio *per se*, atribuibles a la fertilidad del suelo y la composición de los pastizales, ya que las dos especies de árboles no crecieron en los mismos potreros.

4.3.1 Efecto de la época sobre la productividad primaria neta aérea total de la vegetación herbácea

La PPNA de los pastizales en Muy Muy presentó una variación estacional significativa ($p = 0,0001$) a lo largo del período de evaluación, respondiendo en buena medida a la disponibilidad de humedad debida al patrón de precipitación. Los mayores valores de PPNA se presentaron durante el primer y cuarto ciclo de medición, comprendidos entre la segunda semana del mes de abril hasta la segunda semana de mayo y entre la segunda semana de julio hasta la cuarta semana de agosto, respectivamente. El valor de la PPNA promedio estimada para la vegetación asociada a genízaro durante tres de los cinco meses que normalmente caracterizan la época seca en la región, fue de 5,70 g m⁻² día⁻¹. Para las pasturas asociadas a coyote, la PPNA total promedio fue igual a 4,4 g m⁻² día⁻¹.

En general, la productividad primaria neta aérea está fuertemente correlacionada con la precipitación anual (Sala *et al.* 1988), mientras que en muchos pastizales de las zonas templadas y tropicales, la luz o los nutrientes también pueden ser limitantes (Knapp y Medina 1999).

La productividad de las pasturas asociadas a coyote, presentó un pico de producción al iniciar la época lluviosa, durante los meses de Mayo y Junio (ciclo 2). Este comportamiento está asociado claramente a la precipitación que ocurrió en ese periodo. Las estaciones meteorológicas reportaron un valor de precipitación promedio de 186,8 mm para el período comprendido entre el 14 de Mayo y el 10 de Junio (Figura 14).

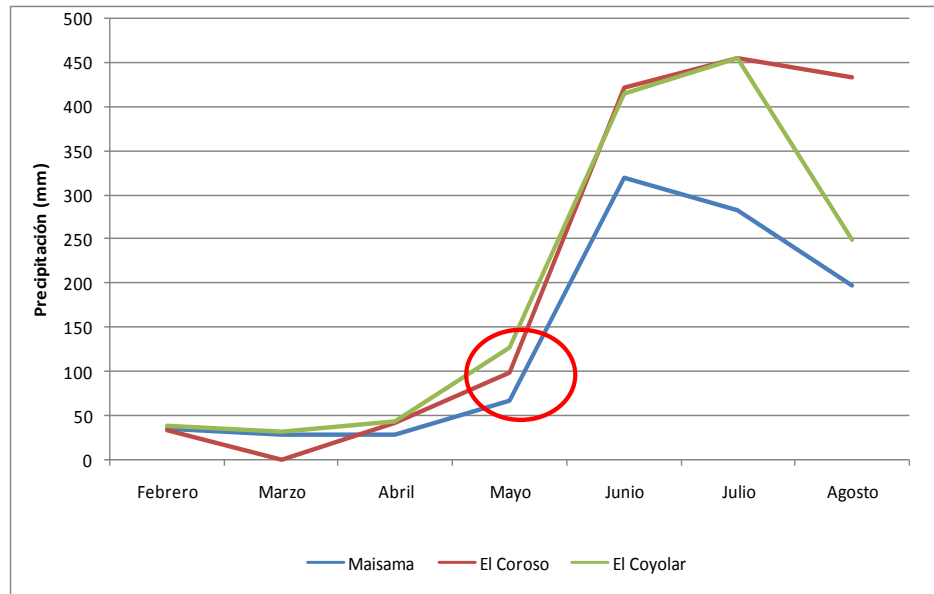


Figura 14. Precipitación diaria mensual en tres estaciones meteorológicas ubicadas en la zona de estudio.

Las estimaciones de la PPNA para el periodo lluvioso, se realizaron durante la última semana del mes de Julio hasta la primera de Septiembre (ciclo 4). Los valores de productividad para ésta época (lluvia), presentaron un decrecimiento no muy marcado en relación a la productividad estimada durante los primeros meses del estudio. Las pasturas asociadas a genízaro, presentaron una PPNA promedio de $5,37 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, mientras que para coyote la PPNA promedio fue igual a $3,1 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$.

De acuerdo a lo anterior, un aspecto que puede resultar muy relevante e influyente en la PPNA de las pasturas asociadas a genízaro, es la deposición de hojarasca en las zonas aledañas y bajo la copa del árbol. Como se demostró anteriormente, durante el mes de marzo, esta especie eliminó gran cantidad de sus hojas y gran parte de éstas con la llegada de la lluvia, posiblemente se mineralizó (Sandoval 2006). Este hecho puede estar ejerciendo un efecto de fertilizante natural. De igual manera, Wilson (1996) reporta que la respuesta de las gramíneas a la sombra es mayor durante períodos de alta precipitación, debido a que las plantas al presentar menos estrés por agua, aprovechan de manera más eficiente la disponibilidad de N existente debido a la presencia de árboles, especialmente si estos son caducifolios. Además, la sombra estimula la liberación de N, como consecuencia de una mayor mineralización con relación a la inmovilización de N en el suelo (Wilson 1996, Wilson *et al.* 1986).

Los resultados refuerzan el argumento donde se afirma que las condiciones hidrológicas suelen ejercer un fuerte control superficial sobre la PPNA. En algunos casos, todos estos factores pueden co-limitar la PPNA ya sea al mismo tiempo o en una secuencia creciente a lo largo de la temporada de crecimiento (Knapp *et al.* 1998). Además, al aumentar la disponibilidad de agua en el suelo en áreas bajo de copa se incrementa la actividad biológica del suelo, con un aumento en la mineralización de N producto de la descomposición del material senescente producido por los árboles de genízaro, en comparación con las áreas no afectadas por la sombra (Carvalho *et al.* 2000).

4.3.2 Efecto de la sombra sobre la productividad primaria neta aérea (PPNA)

La productividad de la vegetación herbácea estuvo afectada por la sombra, independientemente de la especie arbórea ($p = 0.0159$); pero no se encontró una interacción significativa entre la especie y la ubicación ($p = 0.9864$). La PPNA total bajo la influencia de la sombra de genízaro fue en promedio de $5,18 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, mientras que bajo coyote, la productividad presentó un valor igual a $3,3 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ (Figura 15). El genízaro, por ser un árbol caducifolio, posiblemente estimuló el crecimiento de los pastos que se desarrollaron bajo su influencia mediante el enriquecimiento del suelo con N (Staples y Elevitch 2006). Sandoval (2006) reporta que el reciclaje de N a través de la hojarasca total de genízaro en su estudio osciló entre $3,6$ y $8,6 \text{ kg árbol}^{-1}$.

Los valores de PPNA de las pasturas bajo la sombra de coyote fueron siempre menores que los observados en las áreas abiertas. Debido a sus características arquitecturales (mayor altura total, profundidad de copa y forma de la copa) el coyote no ejerce un gran efecto en la reducción de la energía radiante incidente ni en la temperatura bajo su copa durante las horas de mayor intensidad de radiación durante el día, consecuentemente el estrés hídrico en el estrato herbáceo no es diferente al que ocurre en las pasturas que crecen en áreas abiertas (Smith 1985), pero ese pequeño efecto de sombra no puede ser sobrecompensado por el efecto de reciclaje de nutrimentos, dado que la especie no mostró un nivel alto de caída estacional de hojas.

Caso contrario sucede con las pasturas influenciadas por la sombra de genízaro durante dos de los cuatro periodos estudiados (junio – julio y julio - agosto). Aquí, la PPNA se incrementó fuertemente inmediatamente después del inicio de las lluvias. Bolívar (1998)

reporta en su estudio que al aumentar el contenido de agua en el suelo, se favoreció la nitrificación, siendo mayor en el sistema silvopastoril con *Acacia mangium*, debido a la presencia de un mayor contenido de materia orgánica y N total. Además, los niveles de nitratos y amonio en el suelo se incrementaron significativamente.

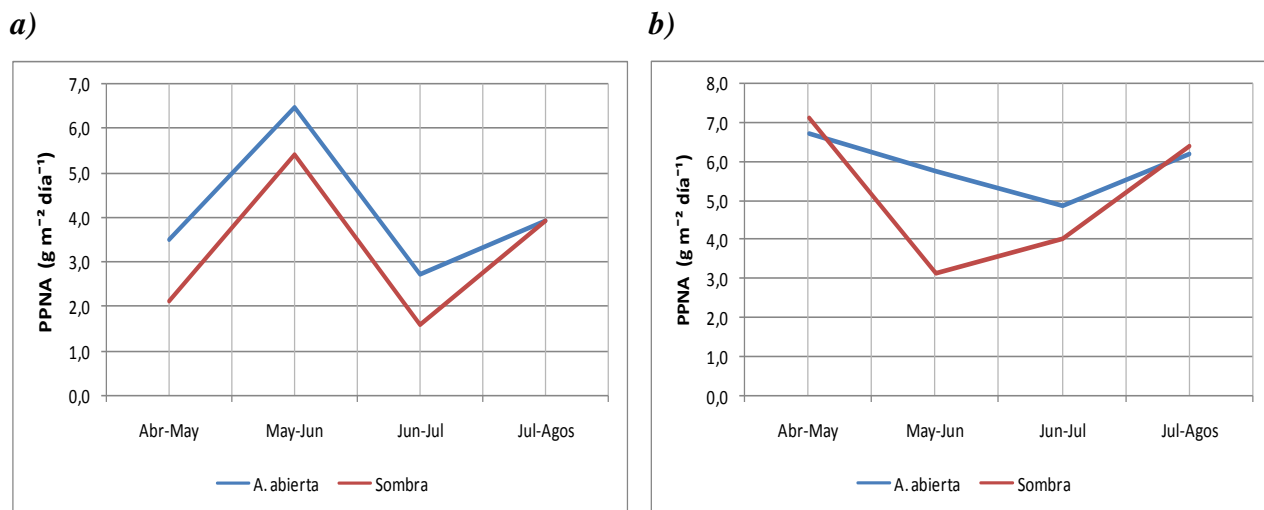


Figura 15. PPNA bajo sombra y en áreas abiertas en cada uno de los ciclos de muestreo (a.) coyote (b.) genízaro.

La cantidad de biomasa producida durante la época seca en las áreas a plena exposición solar y bajo el efecto de la sombra (ubicaciones empleadas en los muestreos), no mostraron diferencias significativas entre sí ($p = 0,9864$); lo cual significa que la presencia del estrato arbóreo no contribuyó a disminuir las tasas de pérdida de agua por evapotranspiración, pues no se creó un efecto de microclima importante bajo la sombra que ayudaría a atenuar el estrés hídrico durante el periodo seco (Reynolds 1995). De igual manera, no se detectó significancia para las interacciones ubicación \times ciclo ($p = 0,3702$) y especie \times ubicación \times ciclo ($p = 0,8402$).

Por otro lado el análisis de regresión lineal para las variables PPNA y el área de proyección vertical de la copa, corregida mediante el factor de oclusión estimado en campo utilizando el densiómetro (Figura 16), confirmó que en el caso de las dos especies en estudio (genízaro y coyote) la productividad de los pastizales fue afectada a medida se incrementó la cantidad de follaje en el dosel.

Estos resultados concuerdan con la literatura, donde se reporta que la producción de forraje normalmente decrece a medida que el porcentaje de la cobertura de los árboles aumenta (Daccarett y Blydenstein, 1968; Barbosa y Gurgel Garrido, 1990; Daniel y Couto, 1998). En otros estudios (Ehrenreich y Crosby, 1958 a Gatherum., citado por Daccarett y Blydenstein, 1968) se ha indicado que la mayor disminución de la producción se presenta principalmente a partir del 50% de cobertura.

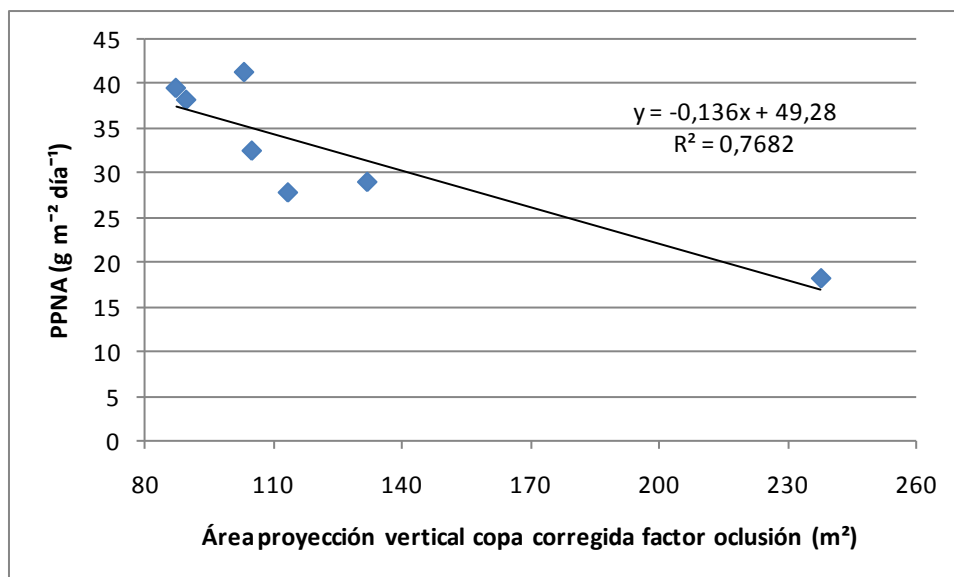


Figura 16. Efecto del área de proyección vertical de la copa sobre PPNA.

Adicionalmente al efecto de interferencia de luz para fotosíntesis, hay que considerar que las raíces del componente leñoso, compiten con las raíces de las plantas herbáceas por agua y nutrientes en el suelo (Daccarett y Blydenstein 1968).

4.3.3 Cambios en la biomasa presente por compartimiento (verde, seco en pie y horasca) en los diferentes ciclos de evaluación

Los cambios en masa de los compartimientos vivo y muerto se miden en intervalos apropiados para los pastizales en estudio, y las pérdidas debidas a la descomposición se añaden a la variación neta de la biomasa. En los pastizales asociados a los árboles de genízaro (Figura 17Figura 17), se observa que durante el primer ciclo de medición, el incremento de biomasa verde y de material seco en pie fueron similares, indicando un proceso de producción y senescencia rápida dentro de un mismo periodo. A partir del segundo ciclo, y en los ciclos

posteriores, sólo se incrementa el material verde, lo que indica una mayor longevidad del material verde a partir del inicio de las lluvias. En cambio el material inerte en pie y la hojarasca muestran tasas negativas lo que indica que en estos periodos, el proceso de descomposición tiene una tasa más alta que el de senescencia.

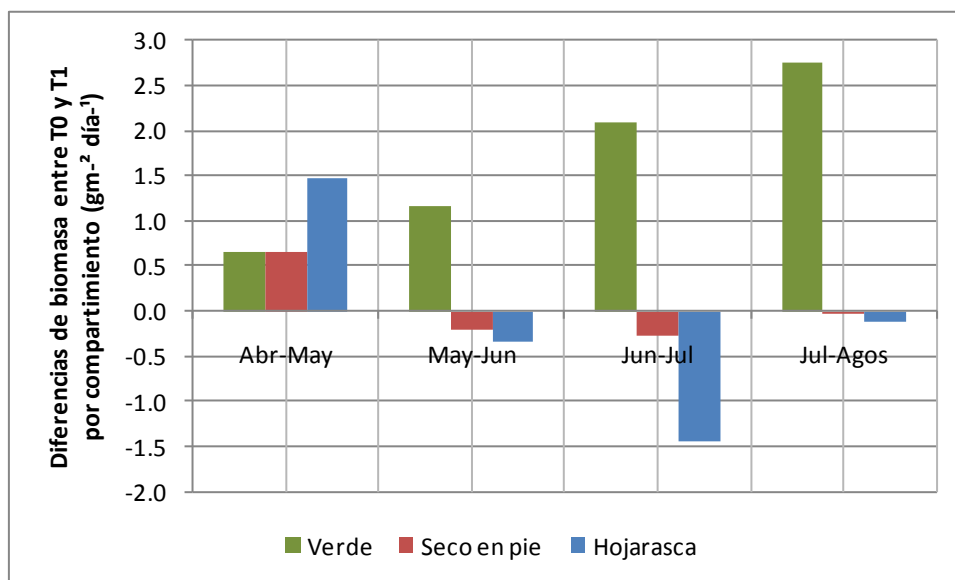


Figura 17. Cambios en la biomasa por componente en las especies herbáceas asociadas a genízaro durante los cuatro ciclos de medición.

En algunos pastizales del trópico húmedo, la descomposición de la biomasa inerte y la hojarasca durante la temporada de crecimiento puede ser tan rápida y de tan gran magnitud que si no se hace esta separación por compartimientos, se podría hacer una subestimación importante de la productividad primaria neta aérea (Long *et al.* 1989).

Es bien conocido que las pasturas con una adecuada cobertura y una proporción de gramíneas importante suelen presentar una capa de mantillo destacable. La cantidad de hojarasca presente en una comunidad herbácea es el resultado del balance entre la acumulación de restos vegetales y su descomposición. En las pasturas asociadas a coyote, la cantidad de hojarasca acumulada ($0,2 \text{ g m}^2 \text{ día}^{-1}$) fue menor a la observada en los sitios con genízaro ($1,3 \text{ g m}^2 \text{ día}^{-1}$), y para ambas especies, la mayor acumulación del material senescente se presentó en la época seca (Figura 18).

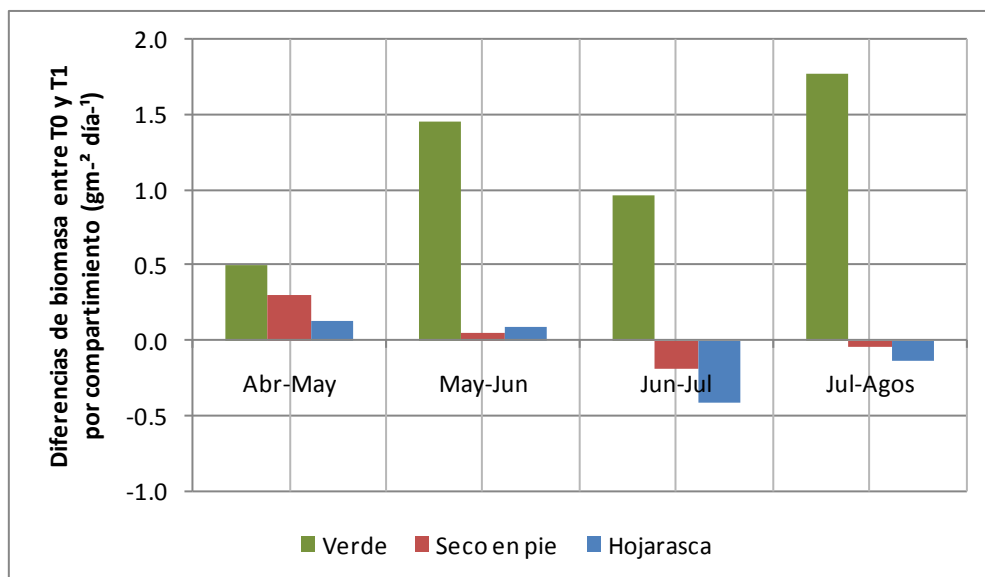


Figura 18. Cambios en la biomasa por compartimiento de las especies herbáceas asociadas a coyote durante los cuatro ciclos de medición.

Willms *et al.* (1993) han propuesto la cantidad de hojarasca (especies herbáceas) como un indicador de la presión de pastoreo y lo han catalogado como un aspecto regulador de la acumulación de restos vegetales. Otro aspecto de importancia en relación al manejo del ganado es la intensidad de pastoreo. Si éste es moderado a bajo, se posibilita la existencia de una buena capa de residuos, que además, da lugar a una alta cobertura del suelo. Lo opuesto ocurre cuando se trabaja con elevadas intensidades de pastoreo. Las acciones de la hojarasca en relación a la productividad del sistema silvopastoril pueden ser positivas o negativas, según la cantidad de mantillo o las condiciones de humedad. Willms *et al.* (1993) reportan que esta capa introduce estabilidad en el ciclo de producción de la pastura, pero otros investigadores han concluido que masas muy elevadas de restos vegetales en la superficie pueden inhibir parcialmente el crecimiento de las plantas.

El tipo de vegetación y la calidad de la hojarasca están directamente relacionados. Este último aspecto es fuertemente influido por la composición de la vegetación del pastizal a partir del cual se acumula. La importancia de este compartimiento dentro de la productividad de los sistemas evaluados radica en que esta capa de residuos influye sobre algunas propiedades ligadas a la calidad del suelo y del recurso forrajero. Su descomposición, se torna en un aspecto esencial dentro de la dinámica de la materia orgánica y en el suministro de nutrientes al suelo. Además, la acumulación de este material puede afectar condiciones de luminosidad

incidente y temperatura del suelo, de igual manera, la hojarasca puede contribuir a reducir la pérdida de humedad del mismo disminuyendo la tasa de evaporación por el efecto de cobertura. Este último aspecto es de gran importancia en la zona, especialmente durante la época de mayor sequía.

4.4 Composición florística de los pastizales en estudio

El análisis de la composición florística de los potreros efectuado en el período comprendido entre abril y septiembre del 2008, por medio de 320 puntos de muestreo, distribuidos en nueve potreros, permitió registrar un total de 40 especies pertenecientes a 16 familias y 27 géneros. De acuerdo al número de especies inventariadas, las familias más abundantes fueron Poaceae con 12 especies, seguida por Cyperaceae y Fabaceae con cinco especies cada una. Las 13 familias restantes estuvieron representadas por una a tres especies (Anexo 1).

Por otro lado el análisis de conglomerados con el método de agrupamiento de Ward y distancia Euclídea definió la existencia de una correlación cofenética igual a 0,698, valor medianamente alto, que indica que la agrupación presentada en el análisis describe correctamente el agrupamiento natural de los datos. El análisis mostró claramente tres grupos muy bien diferenciados (Figura 19). La separación se realiza a nivel de la especie arbórea asociada a los potreros en estudio y por la época de medición. Para separar los grupos, se utilizó el criterio de corte al 50% de la distancia Euclídea máxima. Debido a la gran cantidad de variables, no se realizó análisis de varianza multivariado. Por consiguiente, se sintetizó la información mediante los índices de riqueza: riqueza (r), Shannon-Weber, Simpson y Chao y para observar las diferencias existentes, se construyeron gráficos bi-plot.

Las diferencias en la composición más contrastantes son entre la vegetación asociada a los sitios de genízaro y a los de coyote. Seguidamente, los grupos se dividen de acuerdo a la época (seca y lluvias) y finalmente por la ubicación de los lugares de muestreo (abierto y sombra). El análisis presenta diferencias marcadas en la composición de los pastizales asociados a las dos especies arbóreas. Además, se hace evidente el efecto de la época sobre la composición de los lugares en estudio.

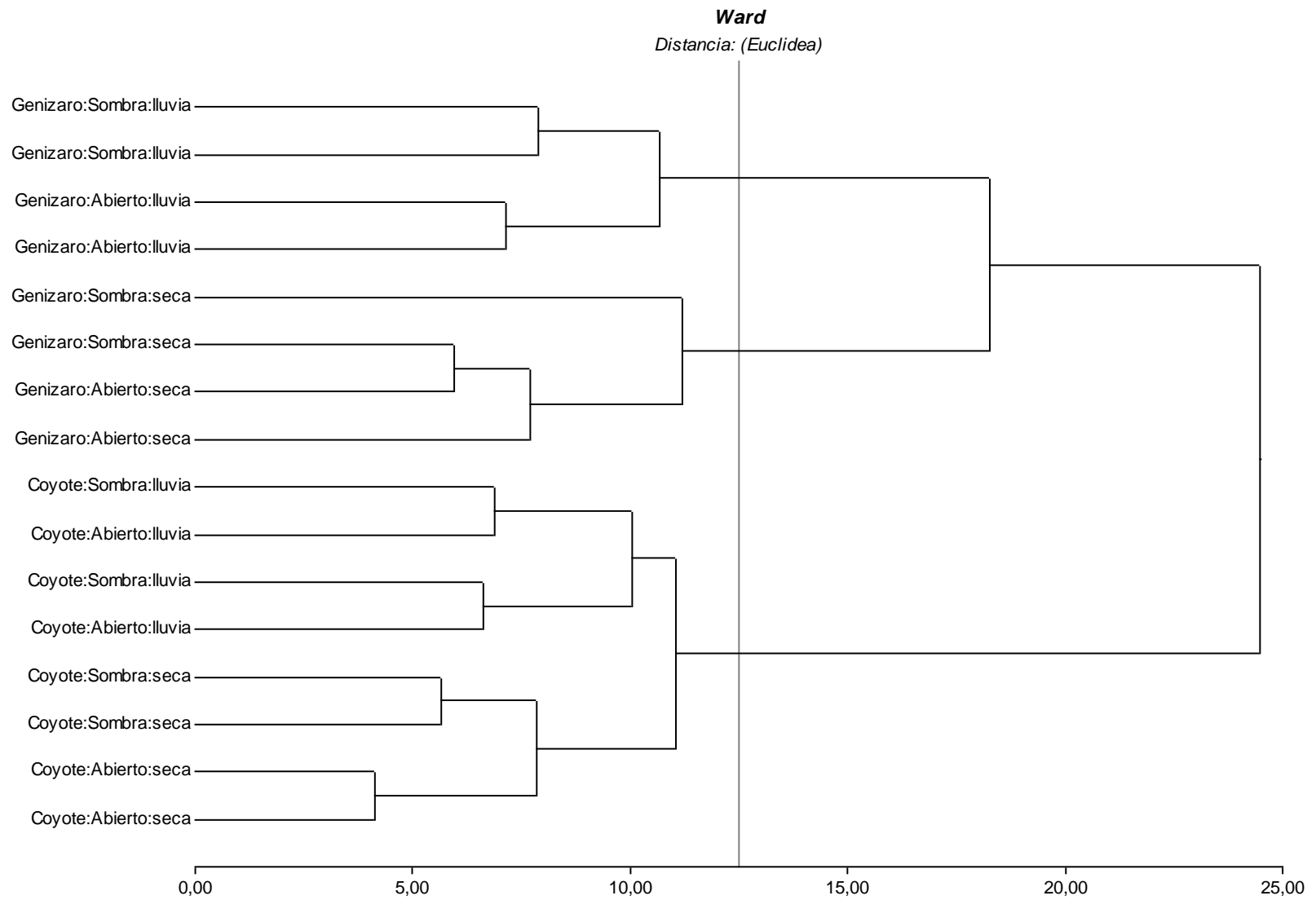


Figura 19. Comportamiento de la composición florística de los pastizales durante el periodo de estudio.

En la comarca Maisama, los sitios asociados a genízaro fueron los que presentaron la mayor diversidad de especies (Figura 19 a, b y c). Resultados similares fueron reportados por Velázquez (2005), quien encontró una mayor diversidad en esta misma zona en comparación a otros lugares estudiados. Esta característica se acentúa en mayor medida a partir del inicio de la época lluviosa en los sitios con genízaro, sin observar diferencias debidas a la ubicación (abierto y sombra). Cuando se analizan los valores de riqueza, se observa que la principal diferencia se establece entre las distintas especies de herbáceas presentes para cada sitio y también entre las dos épocas de medición. Ésta última estaría dada por la aparición de especies herbáceas anuales, cuyas semillas se encuentran a la espera condiciones favorables para la germinación, las cuales aparecen con el inicio de las lluvias, y para el caso de los potreros asociados a genízaro, esto podría estar asociada también a la mayor disponibilidad de nutrientes en el suelo como consecuencia de la mineralización de la hojarasca.

En general, los potreros asociados a coyote, presentan bajos valores de riqueza de especies, lo que podría repercutir a que estos sitios presenten una baja resiliencia ante disturbios que permitan la introducción de especies (Feldman 2006).

De otro lado, para los sistemas silvopastoriles es de vital importancia la detección de especies de gramíneas que ofrezcan la mayor eficiencia en el uso de la radiación solar para la producción de forraje. Los pastos que se adaptan a condiciones de luminosidad limitada podrían considerarse como la base de la diversificación e intensificación de los sistemas silvopastoriles en el trópico. Sin embargo, si bien es conocido que la sombra afecta la producción de materia seca de algunas gramíneas tropicales no adaptadas, la dimensión de este efecto varía según la especie. Producto de ello, especies como *C. nlenfuensis*, *P. notatum*, *B. decumbens*, *B. brizantha* y *P. maximum* han sido reportadas como tolerantes a la sombra (Guevara *et al.* 1996, Zelada 1996), y algunas de ellas favorecidas desde el punto de vista de su producción de biomasa (Wilson *et al.* 1990, Ruíz *et al.* 1994, Calzadilla *et al.* 1996).

En general, las gramíneas tropicales tienden a presentar un menor crecimiento bajo la influencia de la sombra (Ludlow *et al.* 1974, Shelton *et al.* 1987).

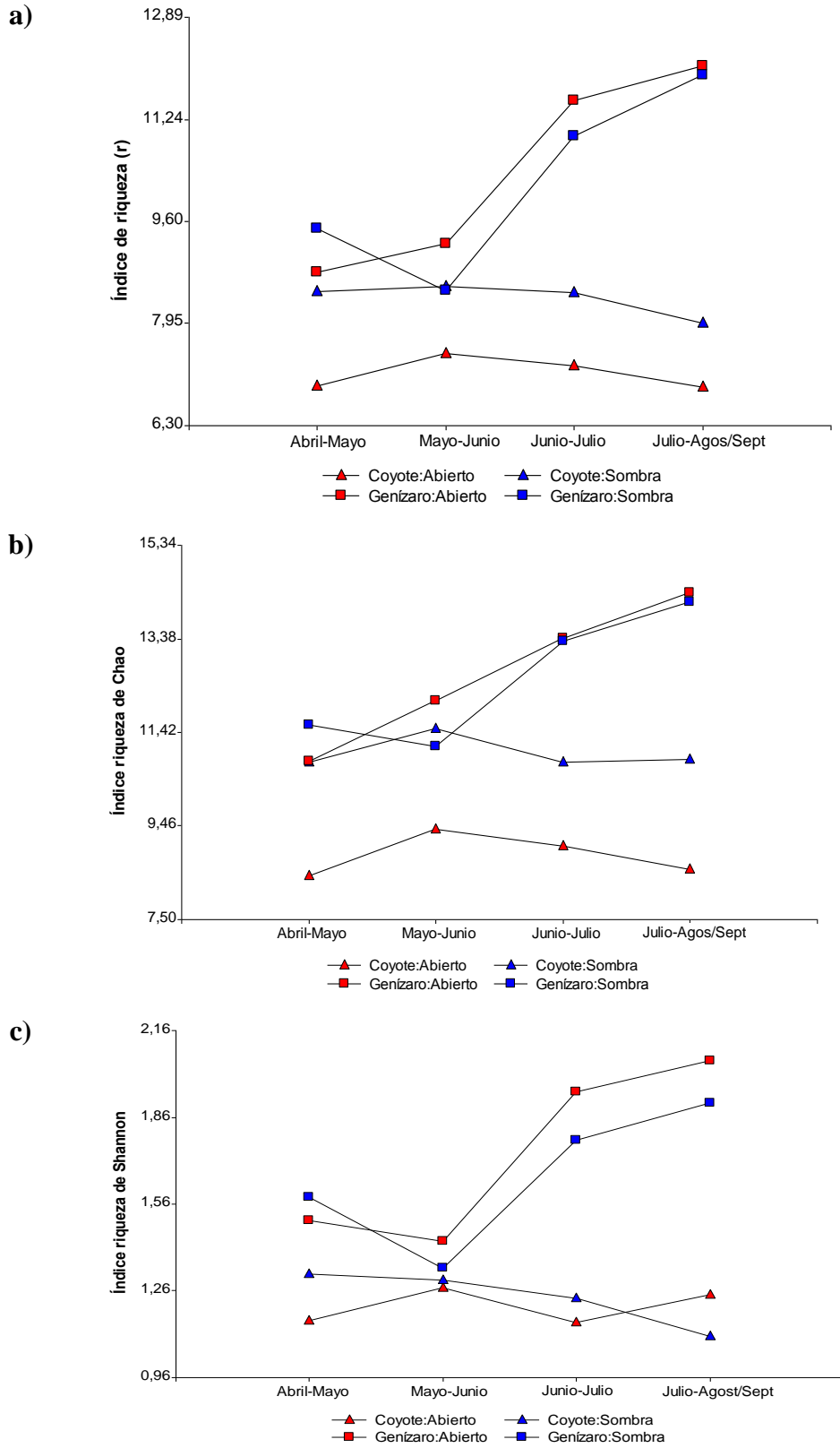


Figura 20. Índices de riqueza (a) riqueza-r, (b) Chao y (c) Shannon Weber a partir de la composición florística de los pastizales durante los cuatro ciclos de medición.

Esto también ocurre en las leguminosas, pero en una menor magnitud, y según Wong y Wilson (1980) esto puede atribuirse no sólo al efecto de la menor luminosidad sobre la actividad fotosintética, sino que además el crecimiento de las leguminosas bajo sombra puede estar limitado por el efecto negativo de ésta sobre la tasa de fijación de nitrógeno por los rizobios.

En entornos de poca luz, las especies *Rynchosia minima*, *Desmodium procumbens*, *Calopogonium muconoides* y *Desmodium distortum*, no presentaron porcentajes de cobertura altos pero si fueron persistentes. La capacidad de persistir y competir con las especies tolerantes a la sombra bajo una defoliación continua, se torna en un aspecto de vital relevancia a tener en cuenta al momento de seleccionar especies en estos ecosistemas. En contraste, en las áreas a plena exposición solar las Fabaceae (*C. pubescens*, *R. minima*, *D. procumbens*, *C. muconoides*, y *D. distortum*) presentaron mayores niveles de cobertura. Resultados similares son reportados por Ospina 2006, donde las Fabaceae como *C. pubescens* y *D. distortum* fueron parte importante de la composición florística en áreas a plena exposición solar. Las coberturas de las especies de gramíneas nativas (*P. conjugatum* y *P. notatum*) (Figura 21 a), así como del *P. maximum* (Figura 21 c) fueron menos afectadas por la sombra que en el caso de otras especies de gramíneas (Figura 21 c) y las leguminosas (Figura 21 e). En cambio las dos especies de *Blechum* y *Dyschoriste quadrangularis*, se vieron favorecidas por la sombra (Figura 21 b).

Las especies más sobresalientes del estrato herbáceo, independientemente de su ubicación, fueron en este orden: *P. conjugatum*, *P. notatum* (Figura 21 a), *B. pyramidatum*, *D. quadrangularis* y *P. maximum* (Figura 21 c). Resultados similares fueron reportados por Velázquez (2005) para la zona de Muy Muy, quien encontró que *B. pyramidatum* y *P. maximum* fueron las especies dominantes, aportando más del 54% de la cobertura total durante la época seca y lluviosa. Por otro lado, Ospina (2006) reporta a las especies nativas *P. notatum* y *P. conjugatum* como las más frecuentes en el paisaje de las planicies de Muy Muy. Además, *B. pyramidatum* registró frecuencias relativas en un rango del 7 al 17% en todos los tipos de pastizales analizados.

En otro estudio efectuado en la misma zona de Muy Muy, Aastum (2006) encontró que *B. pyramidatum*, *O. burmanii* y *P. conjugatum* dominaron la cobertura de los transectos control empleados para estimar los índices de selectividad bajo pastoreo.

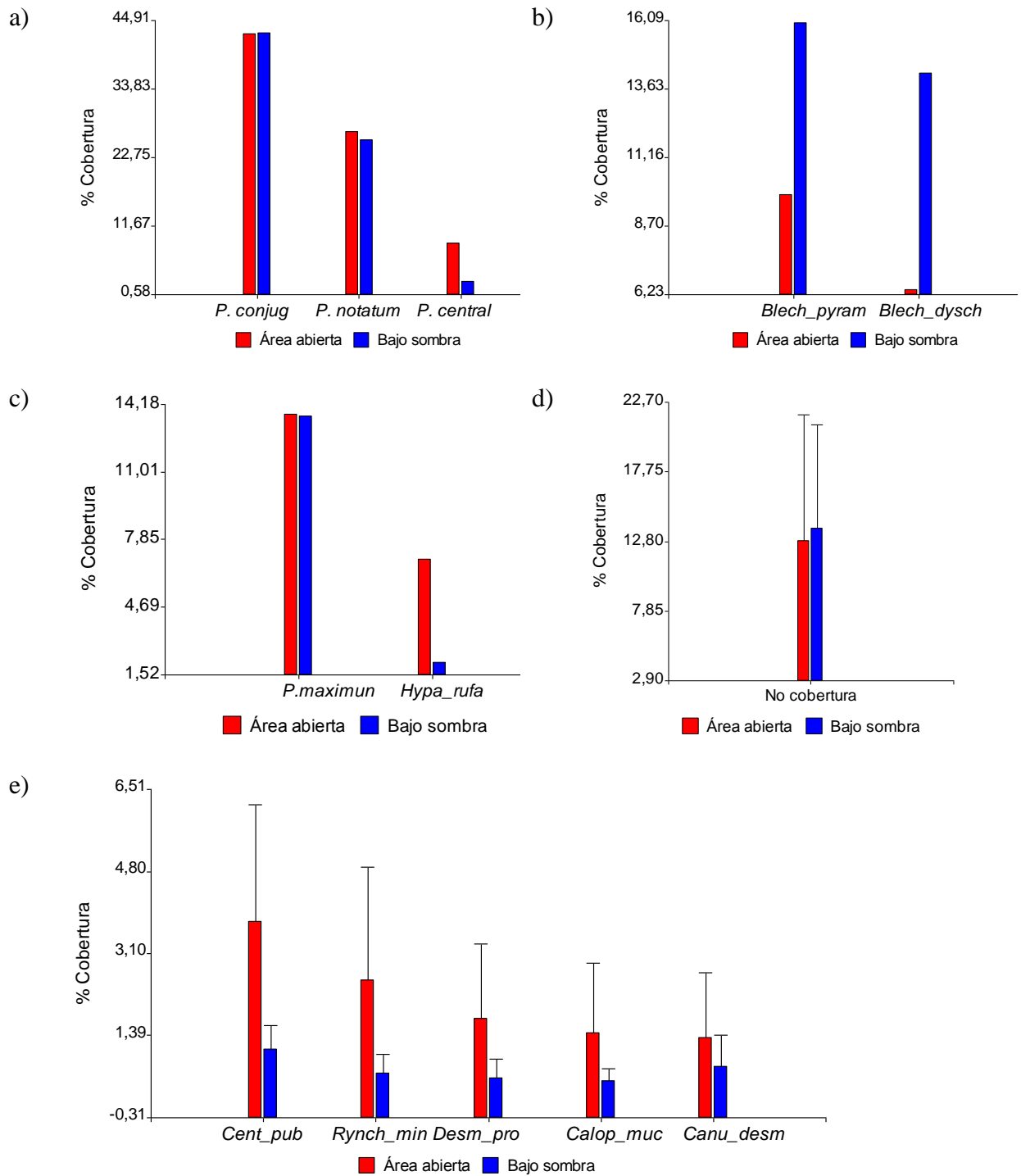


Figura 21. Especies herbáceas de mayor aporte a la composición florística de los pastizales en condiciones de sombra y pleno sol.

Bajo la sombra de coyote, *P. conjugatum* logró ocupar casi la mitad de la cobertura herbácea total (42,9%) seguido de *P. notatum* que ocupó más de un cuarto de la superficie sombreada (25,9%). De otro lado, *P. maximun* cubrió cerca del 14% total del área muestreada

bajo la proyección de sombra de *A. saman* y en similar proporción en el área a plena exposición solar. Pese al crecimiento erecto y en macollas, el *P. maximum* manifiesta una cobertura relativamente alta bajo la sombra de genízaro. Esto puede explicar el nivel de competencia que presenta esta especie, el cual se incrementa en presencia de leguminosas arbóreas que son caducifolias, las cuales contribuyen a enriquecer el suelo cuando se mineraliza la hojarasca, a aumentar en el contenido de humedad y a disipar la temperatura (Pentón 2000), estos acompañados de la tolerancia relativa a la sombra que muestra el *P. maximum*. Además, según lo reportan Williams y Black (1994), esta gramínea posee un alto nivel de plasticidad fenotípica, que le permite utilizar de forma óptima los recursos disponibles. Sin embargo, muchas de estas especies resistentes a la competencia, pueden presentar una naturaleza agresiva que les permite mantener un nivel poblacional constante durante largos períodos (Pentón 2000).

Los resultados anteriores reflejan la adaptación de algunas especies a condiciones de sombra. La especie *D. quadrangularis*, resultó ser muy poco frecuente en áreas a plena exposición solar, evidenciando su tolerancia a bajos niveles de radiación bajo la sombra de genízaro (Figura 21 Figura 21b). No se encontraron reportes en la literatura relacionados al comportamiento de esta especie en áreas sombreadas. No hubo diferencias marcadas en el porcentaje de suelo desnudo (sin cobertura de plantas) en las áreas abiertas y bajo la sombra de los árboles (Figura 21 d), pese a que se esperaba este fuera mayor bajo los árboles, pues es normal que los animales pasen más tiempo ahí para minimizar el estrés por calor durante las horas de mayor temperatura (González 2007). Sin embargo, los resultados sugieren que hay varias especies tolerantes a la sombra e incluso al piso que se da en estas áreas, que toleran el pisoteo y que posiblemente no son consumidas por el ganado.

4.5 Relación entre la composición florística y los sitios de estudio

El análisis de correspondencia múltiple (ACM) mostró que había una relación entre la composición botánica y los sitios asociados a los árboles de genízaro y coyote (acumulado 77,08%). El eje-1 (Figura 21) explicó el 49,4% de la variación y separó los sitios asociados a cada especie arbórea (genízaro y coyote), mientras que el eje 2 (explicó el 27,68 % de la variación) divide los potreros coligados a genízaro de acuerdo a la composición botánica del pastizal. Las especies *P. notatum*, *P. conjugatum*, *P. centrale*, *D. canum*, *D. cilliata*, *O.*

corniculata, *P. laxum*, *C. plectostachyus*, *A. conyzoides*, *B. recta*, *S. melaleuca*, *S. atrolineata*, *S. obtusifolia*, *P. laxum*, *C. rotundus* se encontraron con mayor frecuencia en los potreros asociados a coyote. En contraposición, *B. pyramidatum*, *B. sp*, *B. quadrangularis*, *C. pubescens*, *I. heredifolia*, *S. jussiean*, *H. rufa*, *C. diffusa*, *S. acuta*, *L. venustum*, *P. virgatum*, *P. maximun*, *R. minima*, *C. muconoides*, *M. púdica*, *D. procumbens*, *D. canum*, *O. burmanii* y otras especies de hoja ancha, fueron las especies con mayor frecuencia en los pastizales asociados a genízaro.

El análisis corrobora la existencia de una mayor diversidad de especies en los potreros asociados a genízaro, lo cual se manifestó más a medida avanzó el período lluvioso. Algunas investigaciones demuestran que los regímenes climáticos influyen sobre la distribución de las especies a través de sus umbrales fisiológicos de tolerancia a la temperatura y precipitación (Kleidon y Money 2000, Gian-Reto *et al.* 2002). Al parecer, en los potreros asociados a genízaro, se presenta una especialización ecológica de las herbáceas o si bien es cierto, existe algún tipo de efecto asociado a las condiciones de sitio, fertilidad del suelo y/o tipo de manejo.

Además, la composición botánica en general se encuentra afectada en menor grado por la ubicación (sol y sombra), posiblemente debido a la adaptación de especies de hoja ancha para soportar menores niveles de radiación.

4.5.1 Relación entre la PPNA y la composición botánica

Los análisis de correlación simple de Pearson mostraron que no había una correlación significativa ($p > 0,05$) entre la PPNA y la diversidad expresada a través de los índices de Riqueza, Riqueza de Chao, Shannon-Weaver y Simpson (Cuadro 6). Este resultado se atribuye al hecho que sólo dos especies (*B. pyramidatum* y *P. maximun*) presentaron valores altos en cobertura, pero difieren notablemente en su aporte productivo.

Cuadro 6. Coeficientes y probabilidades a partir del análisis de correlación entre la PPNA y los índices de riqueza

Riqueza (r)		Riqueza de Chao		Shannon Weaver		Simpson	
R	P	R	p	R	p	R	p
0.13	0.27	0.1	0.36	0.19	0.09	-0.21	0.06

$p \leq 0,05 \rightarrow$ correlación significativa

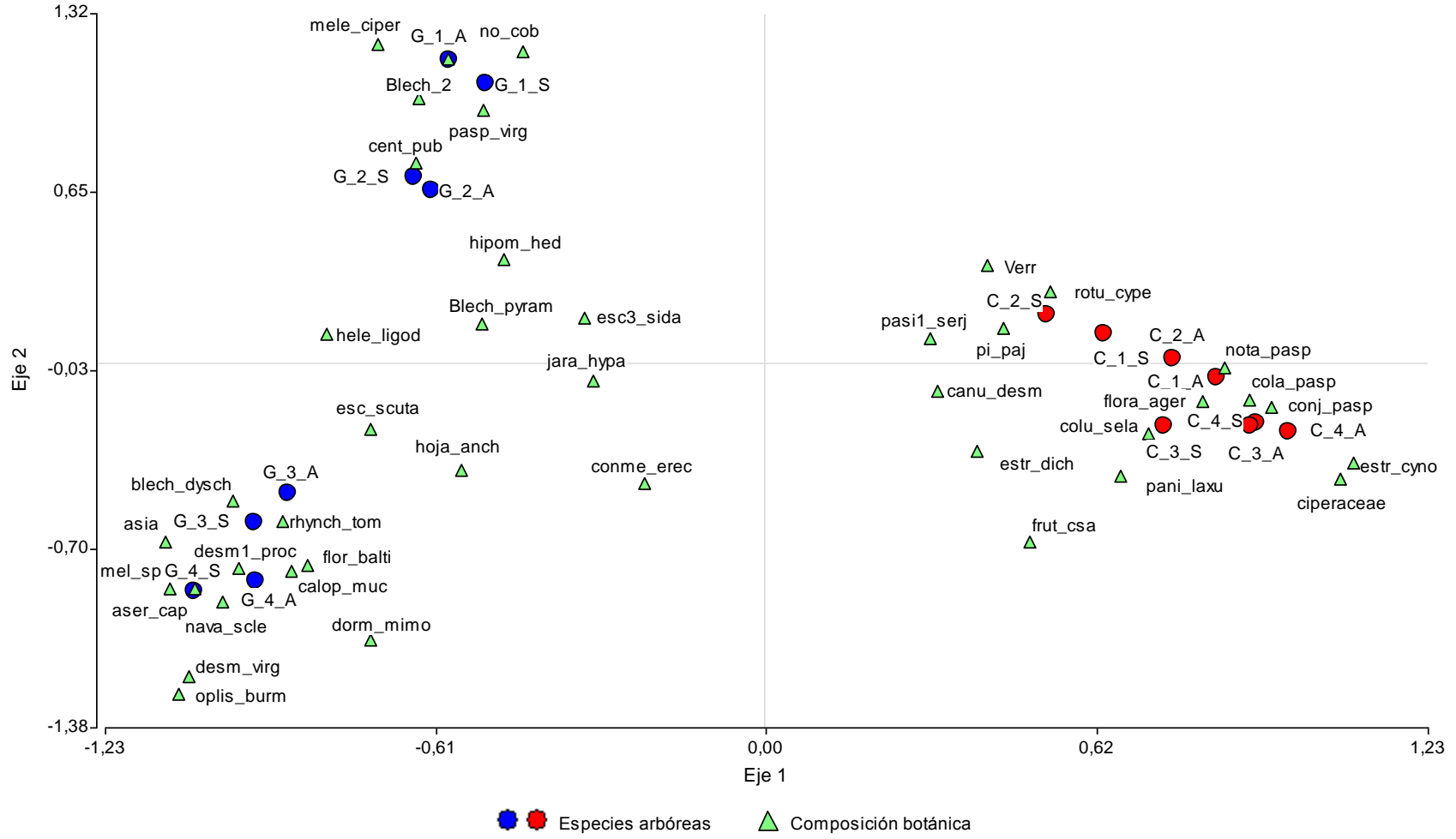


Figura 22. Relación entre la composición florística de la vegetación herbácea y los sitios en estudio.

4.5.2 Relación entre la PPNA y características químicas del suelo

Los análisis de correlación de Pearson evidenciaron que no había asociación entre la PPNA de los pastizales y el contenido de nutrientes en el suelo, dado que en el mejor de los casos el coeficiente de correlación r fue de -0.32 (PPNA con concentración de Mg a los 20 cm de profundidad). Si bien la presencia de genízaro y coyote no mostraron una asociación significativa con el contenido de los elementos mayores, se encontró una cierta tendencia a que la media de producción está más correlacionada con minerales como el Ca (10 y 20 cm profundidad), Mg (10 cm) y K a (20 cm) (Cuadro 7 Cuadro 7 Cuadro 6). La literatura reporta mayores disponibilidades de P, Ca, K y Mg en el suelo en pastizales con presencia de árboles (Russo y Botero 1996, Montagnini 1992, Bronstein 1983, Torres 1983). Por otro lado, Bolívar (1998) reportó mayor contenido de K en el suelo manejado en un sistema silvopastoril, y en otros estudios se han reportado mayores niveles de P, K y Ca en las gramíneas presentes bajo la copa de los árboles (Belsky 1992, Carvalho *et al.* 1994).

Cuadro 7. Coeficientes de correlación entre la PPNA y las características químicas del suelo

pH 10 cm		pH 20 cm		Acidez 10 cm		Acidez 20 cm		Ca 10 cm		Ca 20 cm	
R	P	R	p	R	p	R	p	R	p	R	p
0.1	0.4	0.02	0.84	-0.09	0.45	-0.01	0.93	-0.31	0.01	-0.29	0.01
Mg 10 cm		Mg 20 cm		K 10 cm		K 20 cm		P 10 cm		P 20 cm	
R	P	R	p	R	p	R	p	R	p	R	p
-0.31	0.01	0.32	0.00039	0.15	0.18	0.21	0.06	-0.03	0.79	0.01	0.93

$p \leq 0,05 \rightarrow$ correlación significativa

4.5.3 Relación entre la composición botánica y las características químicas del suelo

En la Figura 22, se observa que el eje-1 divide los sitios bajo la sombra de coyote y las áreas abiertas asociadas a genízaro y coyote de los lugares influenciados por la sombra de genízaro. Por lo tanto, la mayor variabilidad en la composición botánica se explica con estas variables. Las especies *P. conjugatum*, *P. notatum*, *C. plectostachyus*, *A. conyzoides*, *P. centrale*, *O. corniculata*, *D. ciliata*, *C. rotundus* y *P. laxum*, se encuentran ligadas en mayor grado a los sitios donde hay mayores concentraciones de elementos como el Ca y Mg.

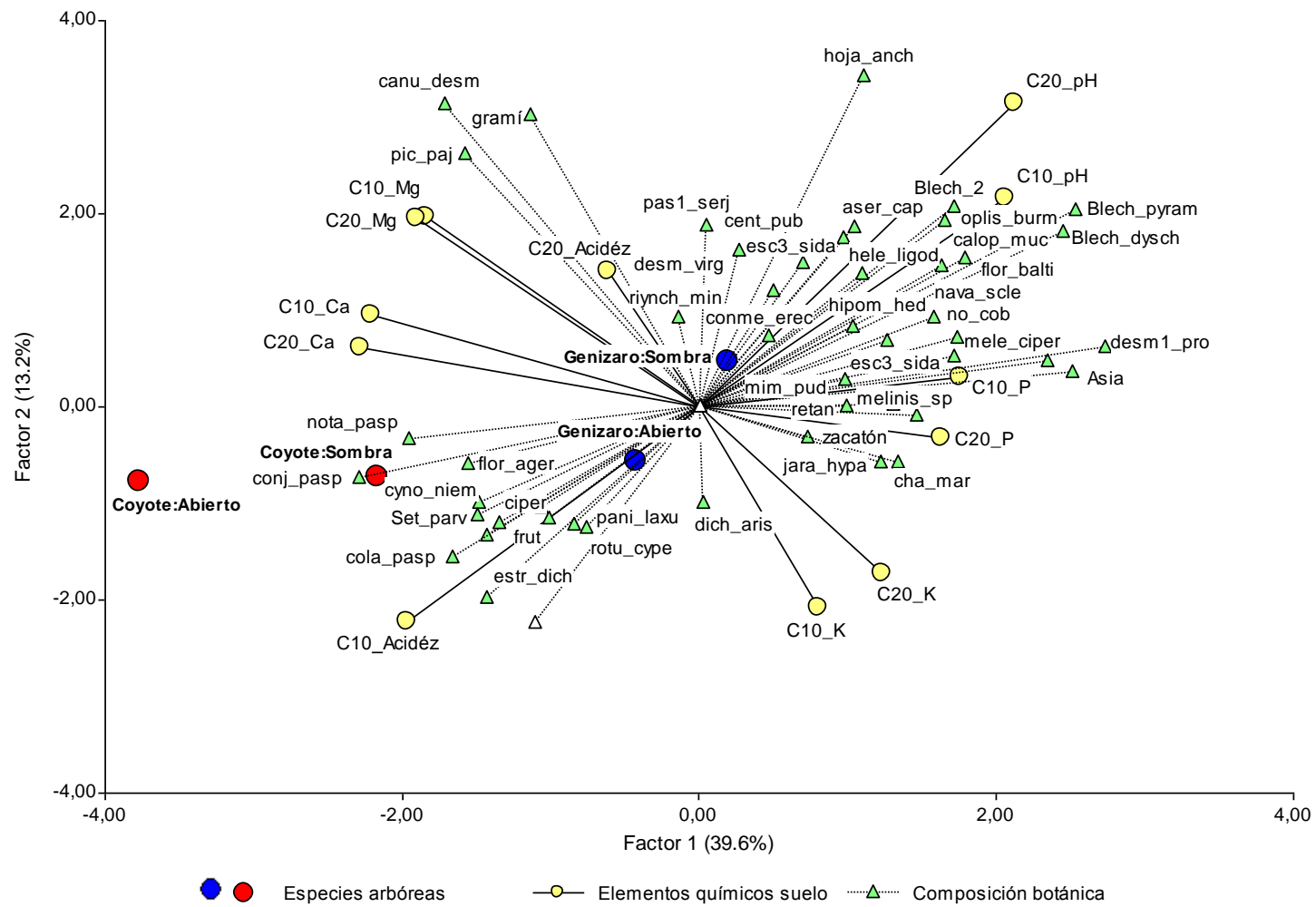


Figura 23. Representación gráfica de la relación entre la composición florística y la fertilidad del suelo.

Por otro lado, las *leguminosas*, *Acantáceas* y algunas *gramíneas* se encuentran relacionadas a los pastizales con mayor disponibilidad de P y K en el suelo. Finalmente, los dos ejes explicaron el 52,8% de la variabilidad total en las observaciones.

4.6 Valor nutritivo de las especies herbáceas

La técnica de análisis multivariado, considerando como criterio de clasificación a la ubicación (área abierta y sombra) y como variables los minerales y los componentes de la pared celular, permitió agrupar las especies en tres grupos claramente definidos. El primer grupo lo conforman las gramíneas (*P. maximum*, *P. conjugatum*, *D. aristatum*, *P. laxum*, *P. centrale*, *P. conjugatum*, *P. notatum*, *Melinis sp.*, *H. rufa* y *O. burmanii*), el segundo grupo está compuesto por Acantáceas (*D. quadrangularis* y *B. pyramidatum*) y por último, el tercer grupo está conformado por las leguminosas (*C. muconoides* y *C. pubescens*) (Figura 23). Cabe anotar que la familia de las especies tuvo más influencia que su ubicación. La correlación de las distintas variables definidas por la métrica del árbol binario con las distancias entre objetos fue igual a 0,905.

4.6.1 Contenido de Calcio (Ca)

El contenido de Ca, presentó diferencias significativas entre las tres familias muestreadas (Figura 24 a). Las gramíneas mostraron en promedio 0,20% de Ca, valor que está en el límite inferior de los requerimientos de ganado en crecimiento (entre 0,18 y 0,35%) y por debajo de los requerimientos de vacas lactantes, los cuales son de 0.43% Ca para vacas que producen 11 kg de leche/día (NRC 1978 y NRC 1976). Estos valores son un promedio para los sitios asociados a genízaro y coyote, independientemente de la ubicación (abierto y sombra). En cambio en promedio las muestras colectadas para las Acantáceas y Fabáceas superaron ampliamente esos umbrales.

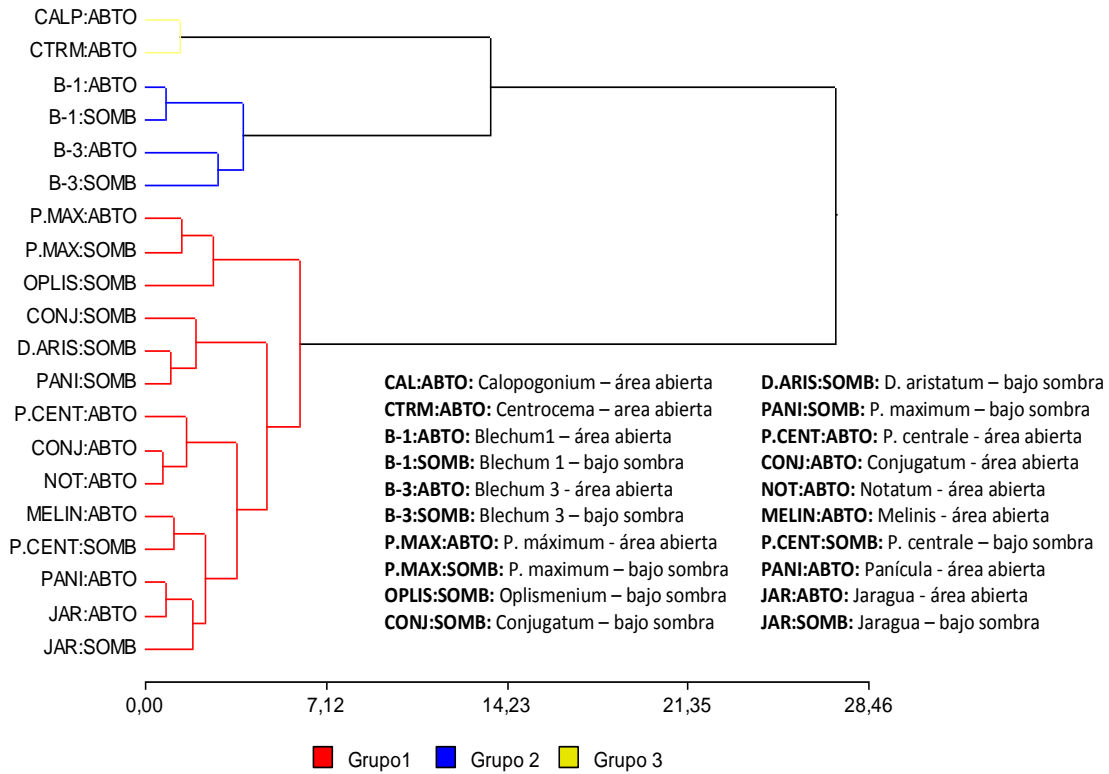
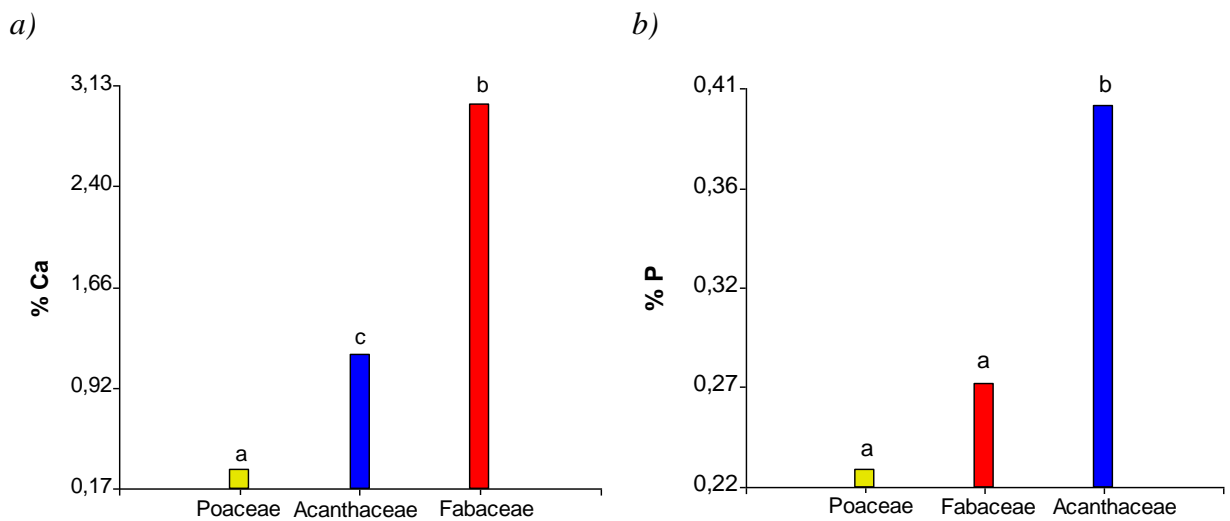


Figura 24. Dendrograma obtenido a partir de la composición botánica y el valor mineral y nutritivo de las especies herbáceas mediante análisis de conglomerado (distancia Euclidea, método de Ward).



Letras distintas indican diferencias significativas según prueba LSD Fischer ($p \leq 0,05$)

Figura 25. (a) Contenido de Ca y (b) P en base seca, en las especies pertenecientes a las tres familias de mayor porcentaje de cobertura en los pastizales de Muy Muy.

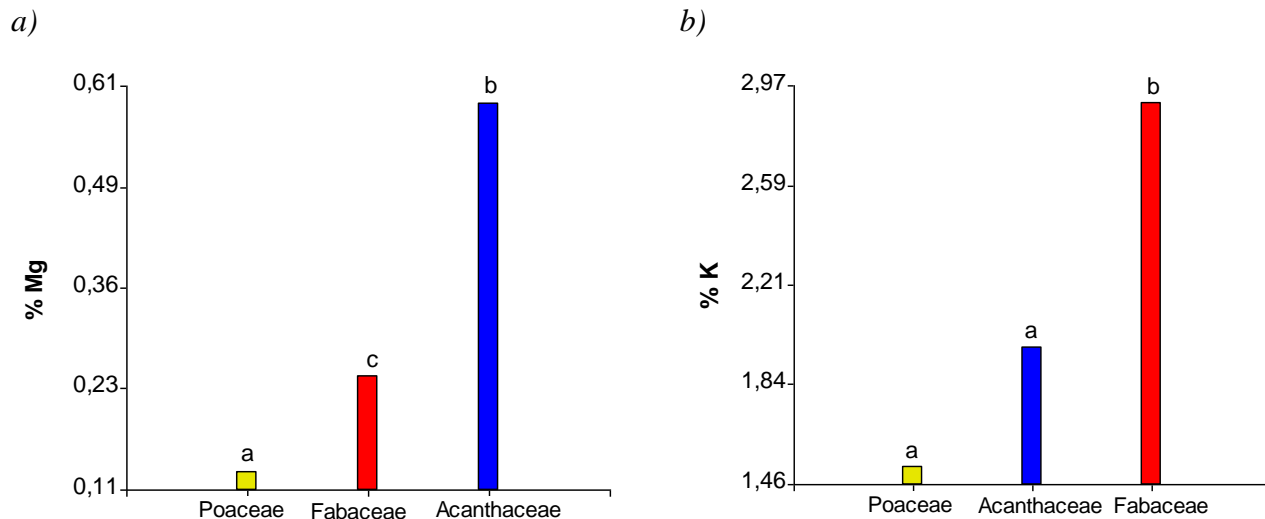
Las especies que presentaron las mayores concentraciones de Ca fueron en su orden: *B. pyramidatum* (3,68%), *D. quadrangularis* (1,99%), *C. pubescens* (1,21%) y entre las gramíneas el *P. maximun* (0,34%). Vale la pena referenciar que *B. pyramidatum* acumuló diez veces más concentración de Ca que el *P. maximun*. Además, cabe resaltar la importancia que presenta el grupo de especies pertenecientes a las Acanthaceas, evidenciando que estas plantas parecen tener la característica de acumular niveles altos de este elemento, independientemente de la ubicación (pleno sol y sombra). No se tienen valores para comparar si lo observado en este estudio está dentro del rango esperado, porque no se encontraron reportes en la literatura respecto al contenido de nutrientes para estas especies; sin embargo, se asume que su contribución de Ca a la dieta puede ser importante, pues Velázquez (2005) identificó que si bien el *B. pyramidatum* y *D. quadrangularis* no muestran un índice de selectividad alto (IS = 0.7), son bien consumidas en periodos críticos, cuando el alimento escasea o presenta baja calidad. Sobre esa base se sugiere que, estas especies representan una alternativa de vital importancia dentro del sistema, ya que pueden cumplir una función de sobrevivencia, al ser consumidas en casos extremos cuando no hay otro tipo de forraje disponible (Stuth 1991).

4.6.2 Contenido de Fósforo (P)

La concentración de P en el forraje, difirió significativamente entre las familias, independientemente de la ubicación, logrando los mayores valores en las Acanthaceas, seguido de las Fabáceas (leguminosas), y los menores valores corresponden a las Poáceas (gramíneas) (Figura 25 b). Cuando se consideran las especies individuales, se observó que las especies con los mayores contenidos de P fueron: *D. quadrangularis* (0,42%), *B. pyramidatum* (0,38%), *O. burmanii* (0,37%) y *P. maximun* (0,29%) (Anexo 1). El valor promedio de P en las especies estudiadas para los sitios asociados a genízaro fue 0,29% y para coyote 0,19%. De las 14 especies analizadas, el 21,4% de las especies superaron el nivel mínimo (0,32%) requerido por vacas lactantes que producen hasta 11 kg de leche día⁻¹ (NRC 1978); por otro lado el 14,3% de las especies muestran concentraciones menores de las establecidas para ganado de carne en crecimiento (NRC 1976). Con base en lo anterior, y dado que en las pasturas dominan las gramíneas, se asume que el P es un elemento limitante para el ganado en Muy Muy, por lo que no debe descuidarse su provisión como suplemento, y eventualmente la inclusión de este elemento en la fertilización de las pasturas.

4.6.3 Contenido de Magnesio (Mg)

De igual manera, las concentraciones de Mg variaron significativamente entre las familias (Figura 25 a), correspondiendo los valores más altos a las Acanthaceae, y los menores valores a las Poaceae (gramíneas). Cuando se consideraron las especies individuales, los valores del contenido de magnesio variaron entre 0,06% para *P. laxum* y 0,69% para *B. pyramidatum*. Los valores encontrados muestran que prácticamente todas las especies se encuentran sobre el rango establecido por el NRC (1976) como requerimiento para el ganado de carne (0,04 – 0,10%). Sin embargo, especies tales como *P. conjugatum*, *O. burmanii*, *P. maximun*, *P. notatum*, *H. rufa*, *P. laxum* y *D. aristatum*, las cuales representan el 57,1% de las especies presentes, están por debajo del nivel requerido para la producción lechera (0,20%) (NRC, 1978). En casos extremos la deficiencia de Mg causa el síndrome de hipomagnesemia en el ganado bovino (Blaxter et al. 1954) y en ovejas (McAleese y Forbes 1959), o al menos una reducción en la producción de leche (Minson 1990). Si bien no se han tenido reportes de problemas de deficiencia de magnesio en este tipo de pasturas en Muy Muy, se recomienda que se incluya este como suplemento a la dieta basal, al menos en el caso de vacas en ordeño.



Letras distintas indican diferencias significativas según prueba LSD Fischer ($p \leq 0,05$)

Figura 26. (a) Contenido de Mg (% M.S) y (b) K (% M.S) en las especies pertenecientes a las tres familias de mayor porcentaje de cobertura en los pastizales de Muy Muy.

Por otro lado, cuando se estimaron las medias del contenido de Mg en las especies muestreadas en los sitios asociados a genízaro y a coyote, se encontraron valores más altos en

el primer caso (0,28 vs. 0.09%, respectivamente). Estos resultados, al igual que los obtenidos para los otros elementos minerales sugieren que el genízaro enriquece más el suelo a través de las hojas que caen durante el período seco y que luego se mineralizan.

4.6.4 Contenido de Potasio

Se presentaron diferencias significativas entre las familias evaluadas (Figura 26 b). Los mayores contenidos de K estuvieron presentes en las Fabáceas, seguidos por las Acantáceas. El contenido promedio de K en las Acantáceas es prácticamente la mitad del observado en las leguminosas (Fabaceae). Cuando se analizaron especies individuales, el *D. quadrangularis* (2,91%), *B. pyramidatum* (2,89%) y *P. maximun* (2,33%), presentaron los mayores valores. La menor concentración se encontró en el *P. conjugatum* con 1,15%. El NRC (1978) señala que niveles de K superiores al 3%, puede representar una limitación en la absorción y utilización del Mg, pero ese no es el caso en ninguna de las especies muestreadas. Cuando se consideró el tipo de leñosas presentes, el contenido de K fue mayor en los potreros asociados a coyote que en los sitios asociados a genízaro (1,99 y 1,47 %, respectivamente).

4.6.5 Contenido de proteína cruda (PC)

Los contenidos de nitrógeno (N) y de proteína cruda (N x 6.25) en todos los grupos de especies estudiados estuvieron por encima del nivel mínimo requerido para que exista una eficiente actividad microbiana en el rumen, al menos durante el período en que se efectuó la evaluación. Minson (1992), reporta que el contenido de PC debe ser como mínimo de un 7%. Las Fabáceas presentaron los mayores niveles de PC, mientras que las gramíneas (Poaceae) presentaron los niveles más bajos (17,3 y 10,7%, respectivamente). Las Acantáceas presentaron en promedio un contenido de 11,8% de PC, pero estos parecen ser los primeros reportes para el trópico de Centroamérica, pues no se encontraron esos datos en la literatura consultada.

Puede llamar la atención el alto contenido de PC en las gramíneas, pero debe recordarse que las muestras fueron colectadas en agosto, en pleno período de lluvias, que es cuando se presentan los valores más altos de este compuesto, pues las especies forrajeras se encuentran en la fase de crecimiento vegetativo (Minson, 1992). Si los muestreos se hubieran

efectuado en el periodo seco, es posible que varias de las gramíneas presentarían niveles de N y PC por debajo del mínimo requerido por los microorganismos del rumen.

4.6.6 Contenido de Constituyentes de Pared Celular (CPC)

Los contenidos de fibra detergente neutro (F.D.N.) fueron muy diferentes para las tres familias consideradas, con los valores más bajos para las Acantháceas y los más altos para las Poáceas (Figura 27 a). No se dispone de información en la literatura para las especies de Acantháceas analizadas en este estudio, pero el comportamiento de las Fabáceas y las Poáceas, es tal como esperado (Norton, 1982), más aún si se considera que las gramíneas (Poáceas) analizadas son de origen tropical.

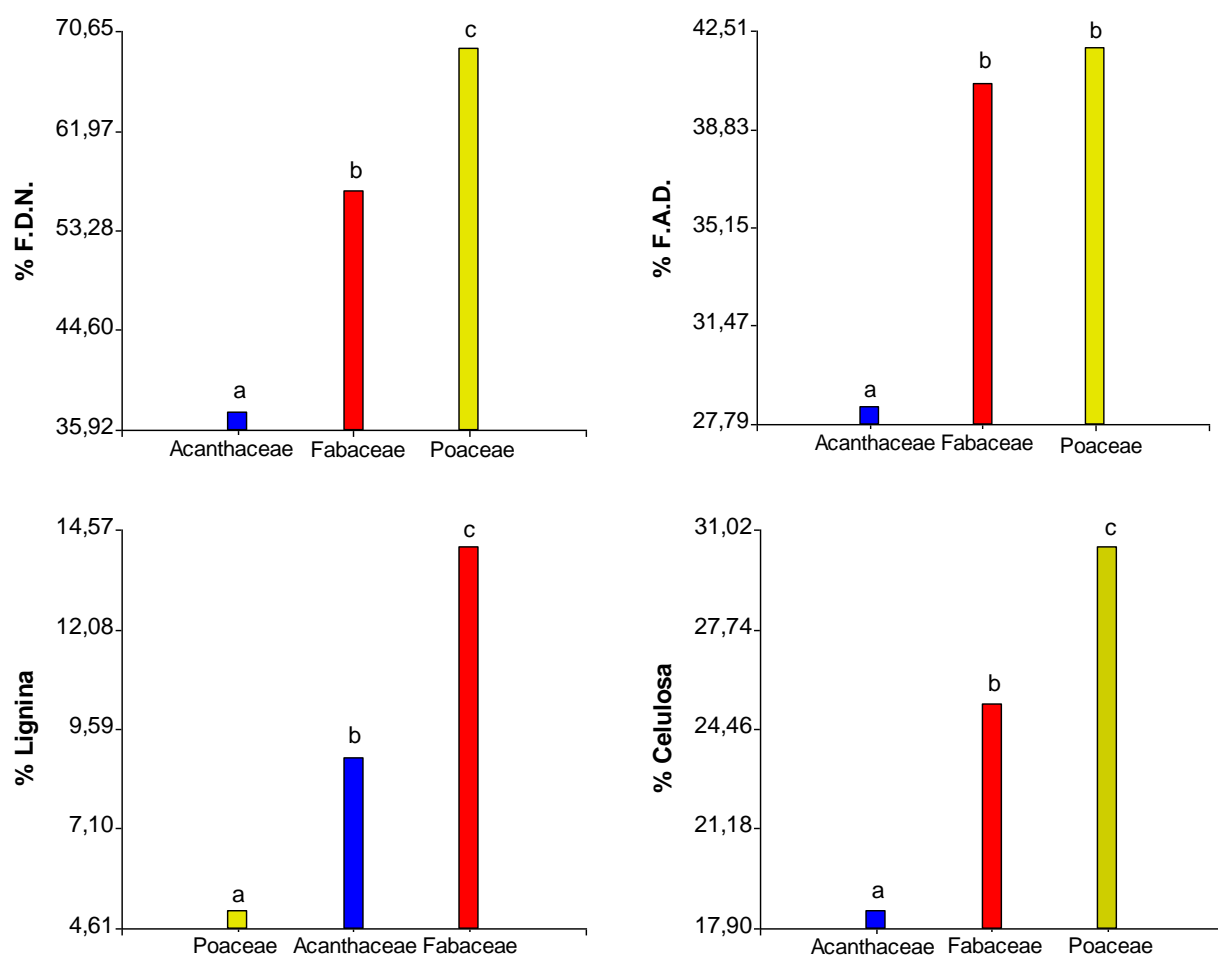


Figura 27. Componentes de la pared celular de las especies pertenecientes a las tres familias de mayor porcentaje de cobertura en los pastizales de Muy Muy (Nicaragua).

Un comportamiento similar ocurre para la fibra detergente ácido (F.D.A.) (Figura 27 b), aunque la diferencia entre las leguminosas y las gramíneas se reduce por que las primeras muestran una concentración de lignina más alta que las gramíneas (Figura 27 c). Es más las gramíneas son las que presentan los niveles más bajos de lignina, dado que el muestreo se efectuó en etapa de crecimiento activo en la época de lluvias. Por otro lado, el comportamiento de la celulosa para las tres familias consideradas en el estudio (Figura 27 d) se aproxima mucho al de la fibra detergente neutro.

4.7 Efecto de la sombra sobre el valor nutritivo de las pasturas

4.7.1 Proteína cruda y componentes de la pared celular

A través del análisis de varianza realizado, se comparó la calidad nutritiva de 14 especies que crecen bajo la sombra de los árboles y en áreas abiertas (Cuadro 7). La comparación entre las medias del contenido de N y de PC en el forraje obtenidas en las áreas con exposición directa a sol y bajo sombra, permitió percibir diferencias significativas entre los dos escenarios. Las concentraciones de N fueron mayores en condiciones sombreadas únicamente bajo la influencia de genízaro, situación que no se presentó bajo la sombra de coyote (Cuadro 8).

De acuerdo a Wong y Wilson 1980, estos valores pueden explicarse por el efecto de la sombra estimulando la absorción de N, lo cual sumado al efecto de mineralización del material foliar (liberando N) en los sitios asociados a genízaro, pudo haber incidido notablemente en un el mayor contenido de N y consecuentemente, de PC. Resultados similares son reportados por Burton et al. (1959), Wilson y Wong (1982) y Castro (1996), quienes ratifican el incremento del N en las plantas que crecen a bajos niveles de luminosidad. De igual manera, datos equivalentes son reportados por Daccarett y Blyndstein (1968), Bronstein (1984), Bustamante (1991), Belsky (1993), Carvalho *et al.* (1994) y Mahecha (1998), quienes han demostrando un mayor contenido de PC en las gramíneas coligadas a especies arbóreas.

Cuadro 8. Comparación del valor nutritivo de las especies desarrolladas bajo la sombra de coyote y genízaro, así como en áreas abiertas

Variable (% MS)	Coyote		Genízaro	
	Bajo sombra	Área abierta	Bajo sombra	Área abierta
Nitrógeno	1,63 a	2,25 a	1,93 a	1,67 b
Proteína cruda	10,16 a	14,06 a	12,05 a	10,41 b
F.D.N.	68,58 a	69,39 a	53,56 a	52,29 a
F.D.A.	39,97 a	40,21 a	36,98 a	35,98 a
Lignina	5,02 a	5,70 a	6,80 a	6,40 a
Celulosa	28,71 a	29,11 a	25,09 a	25,52 a

Letras distintas indican diferencias significativas según prueba LSD Fischer ($p \leq 0,05$)

Castro (1996) reporta mayores porcentajes de PC en gramíneas sometidas a condiciones de sombreado artificial. Las condiciones generadas por la sombra de los árboles y el aumento en la disponibilidad de N, parecen ejercer efectos positivos sobre la calidad de las gramíneas. Los niveles de N y PC bajo la sombra de coyote, no presentaron diferencias significativas con respecto a los valores obtenidos en áreas abiertas.

Las concentraciones de los componentes fibrosos (FDN, FDA, celulosa y lignina) en las especies estudiadas (Figura 27Figura 26), no fueron afectadas por crecer bajo sombra o en lo abierto. Al parecer ésta es una tendencia general y típica de las gramíneas forrajeras en respuesta al sombreado (Castro 1996). En contraste, Andrade 1999, reportó que en las áreas con sombra intermedia y a pleno sol se encontraron los mayores valores de FDA que bajo sombra alta. De igual manera, Daccarett y Blydenstein (1968) reportaron mayores porcentajes de fibra cruda cuando las gramíneas *P. maximum* y *P. notatum* crecieron fuera de la sombra.

4.7.2 Elementos minerales

En general, los resultados demuestran que la composición mineral del forraje no sufrió alteraciones debido a la presencia del estrato arbóreo (tanto en los potreros asociados a genízaro como a coyote). Sin embargo, se presentaron ciertas tendencias bajo la sombra de genízaro, donde el contenido de P y K presentó mayores concentraciones. La tendencia de los

dos elementos a presentar mayores concentraciones bajo genízaro, se puede explicar por el efecto del reciclaje de nutrientes como consecuencia del aporte de hojarasca y la mineralización del material foliar. Sandoval (2006) reporta que el 64% de la hojarasca eliminada por genízaro cae y se acumula bajo la copa del árbol. Giraldo *et al.* (1995) reportan que la leguminosa *Calliandra calthyrus* aporta 41,8 kg N ha⁻¹ año⁻¹.

El contenido de fósforo (P) responde a diferentes regímenes de luz (Clark 1981, Guevara *et al.* 1994). Resultados similares indican que los niveles de P del forraje en áreas abiertas y bajo sombra presentaron tendencias similares (Cuadro 9).

Cuadro 9. Concentración de elementos minerales de las especies desarrolladas en bajos niveles de luminosidad y en áreas abiertas, en áreas con presencia de coyote y genízaro

Nutrientes (% MS)	Coyote		Genízaro	
	Bajo sombra	Área abierta	Bajo sombra	Área abierta
Fósforo (P)	0,20 a	0,24 a	0,40 a	0,32 a
Potasio (K)	1,12 a	1,60 a	2,47 a	2,24 a
Calcio (Ca)	0,22 a	0,26 a	1,49 a	1,60 a
Magnesio (Mg)	0,10 a	0,11 b	0,37 a	0,36 a

Letras distintas indican diferencias significativas según prueba LSD Fischer ($p \leq 0,05$)

El contenido de Mg presentó diferencias significativas únicamente en las especies bajo la sombra de coyote. La literatura reporta el incremento de este nutriente a mayores niveles de sombra para algunas gramíneas cultivadas (Eriksen y Whitney 1981). Las concentraciones de K y Ca en el forraje no revelaron efectos significativos debido a la influencia de la cobertura arbórea sobre las especies. Sin embargo, se presentó cierta tendencia a menores contenidos de Ca bajo la sombra de coyote y de genízaro que en área abierta, lo cual concuerda con lo observado por Ribasky (2000) durante el periodo lluvioso. Aunque en este estudio durante la época seca no se muestrearon forrajes para los análisis de composición química, Ribasky (2002) indicó que efectos de este tipo no se evidencian durante el período seco.

5 CONCLUSIONES

Las dos especies arbóreas evaluadas presentaron diferencias estacionales marcadas en los porcentajes de cobertura del dosel durante el periodo de evaluación. Prácticamente durante todo el año fue mayor la cobertura en genízaro, excepto en los meses en que se produjo caída de sus hojas; en cambio el coyote presentó mayor constancia en el nivel de cobertura.

En ambas especies arbóreas (genízaro y coyote) el efecto de la sombra sobre la disminución de la PPNA de las pasturas seminaturales fue mayor a medida se incrementaron los niveles de cobertura en el dosel.

La PPNA de los pastizales es altamente dependiente de la precipitación, pero esta además incrementa la actividad biológica en el suelo y la mineralización del material foliar senescente, lo cual resultó en incrementos importantes en la PPNA de los pastizales asociados a genízaro. En cambio, durante el período seco, la sombra de ninguna de las especies arbóreas estudiadas (genízaro y coyote) contribuyó a atenuar el estrés hídrico en las pasturas.

La riqueza de especies presentes en el estrato herbáceo contribuyó a mantener de forma más estable la PPNA de los pastizales asociados a genízaro; en cambio los potreros asociados a coyote presentaron bajos valores de riqueza de especies, lo que podría repercutir a que estos sitios presenten una menor resiliencia ante los cambios en condiciones climáticas, de fertilidad u otros.

En los sistemas silvopastoriles evaluados, la presencia del componente arbóreo tendió a mejorar los contenidos de proteína cruda del pasto, lo cual se ha atribuido en parte al efecto de la sombra, pero podría ser también una respuesta al mayor reciclaje de nitrógeno en aquellas áreas donde crecen los árboles, más aún considerando que las dos especies evaluadas (genízaro y coyote) son leguminosas.

Las fabáceas y las acantáceas colectadas en los pastizales seminaturales de Muy Muy mostraron niveles más altos de nitrógeno y de elementos minerales (Ca, P, Mg y K) que las poáceas, y como varias de ellas son consumidas por el ganado contribuyen significativamente a que los animales cubran sus requerimientos nutricionales durante el período de lluvias.

6 RECOMENDACIONES

En este tipo de estudios se deben incluir mediciones de la radiación fotosintéticamente activa (RAFA) con el objeto de evaluar la influencia de las especies leñosas sobre la radiación incidente hacia el estrato herbáceo.

En el presente estudio sólo se evaluaron dos especies de árboles (genízaro y coyote) que crecen dispersos en los pastizales seminaturales de Muy Muy, y se detectaron diferencias en sus efectos sobre la PPNA, la composición florística y contenido de nutrientes en el estrato herbáceo. Esto sugiere la importancia de realizar estudios similares para otras especies arbóreas de importancia por su presencia en otros sistemas silvopastoriles presentes en otras condiciones.

En los estudios propuestos en la recomendación anterior, se debería cubrir un año completo, con el propósito de observar si el comportamiento de la PPNA presenta variaciones adicionales a las reportadas en esta investigación.

Para entender mejor la dinámica de la PPNA en los sistemas silvopastoriles se deberían evaluar además las tasas de descomposición del material senescente arbóreo y de las especies herbáceas.

Las evaluaciones de composición florística en los sistemas silvopastoriles, pueden ser de vital importancia en la detección de especies tolerantes a condiciones de luminosidad limitada, las que podrían considerarse como la base de la diversificación e intensificación de los sistemas silvopastoriles en el trópico.

7 BIBLIOGRAFÍA

- Agnusdei, M; Colabelli, M. y Fernández, R. 2001. Crecimiento estacional de forraje de pasturas y pastizales naturales para el sudeste bonaerense. Boletín Técnico No. 152, INTA EEA, Balcarce, AR. 17 p.
- Andrade, H. 1999. Dinámica productiva de sistemas silvopastoriles con *Acacia mangium* y *Eucalyptus deglupta* en el trópica húmedo. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 70 p.
- Andrade, H. 2007. Growth and inter-specific interactions in young silvopastoral systems with native timber trees in the dry tropics of Costa Rica. PhD thesis, Costa Rica, CATIE. 224 pp.
- Arias, L. 2006. Controles climáticos de la productividad primaria de pastizales de la Provincia de Corrientes. Tesis Ing. Agrónomo. FAUBA (Facultad de Agronomía Universidad de Buenos Aires), Buenos Aires, Argentina. 51 p.
- Ayarza, M. 1988. Potassium dynamics in a humid tropical pastures in the Peruvian Amazon. PhD. Thesis North Carolina State University. Raleigh N.C. 156 p.
- Barrance, A; Beer, J; Boshier, D; Chamberlain, J; Cordero, J; Detlefsen, G; Finegan, B; Galloway, G; Gómez, M; Gordon, J; Hands, M; Hellin, J; Hughes, C; Ibrahim, M; Kass, D; Leakey, R; Mesén, F; Montero, M; Rivas, C; Somarriba, E; Stewart, J; Pennington, T. 2003. Árboles de Centroamérica, un manual para extensionistas. Cordero, J y Boshier, D. (eds.). Oxford Forestry Institute, Oxford (RU). OFI/CATIE, Turrialba (CR) 1079 p.
- Beadle, C. 1988. Análisis del crecimiento vegetal. *In*: Coombs J., Hall, D., Long, S., Scurlock, J. Ed. Técnicas en fotosíntesis y bioproductividad. Traducción al español de la 2a edición en inglés. México: Editorial Futura, S. A, Pp.17-21.
- Belsky, A; Mwonga, S; Amundson, R; Duxbury, J; y Ali, A. 1993. Comparative effects of isolated trees on their under canopy environments in high- and low-rainfall savannas. *Journal of Applied Ecology* 30:143-155.

- Bishop, H; Hilder, T; Lambert, G y Anderson, E. 1993. Case studies and causes of weed invasion of sown pastures on the wet tropical coast of eastern. *In: Proceedings, 17 International Grassland Congress. Queensland, Australia. Pp. 1922-1923.*
- Bolívar V, Diana. 1998. Contribución de *Acacia mangium* al mejoramiento de la calidad forrajera de *Brachiaria humidicola* y la fertilidad de un suelo ácido en el trópico húmedo. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 105 p.
- Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75:1437-1449.
- Broadhead, J; Ong, C y Black, C. 2003. Tree phenology and water availability in semi-arid agroforestry systems. *Forest Ecology and Management* 180:61–73.
- Bronstein, G. 1984. Producción comparada de una pastura de *Cynodon plectostachyus* asociada con árboles de *Cordia alliodora*, asociada con árboles de *Erythrina poeppiana* y sin árboles. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, UCR-CATIE. 110 p.
- Bultynck, L; Fiorani, F y Lambers, H. 1999. Control of leaf growth and its role in determining variation in plant growth rate from an ecological perspective. *Plant Biology* (1):13-18.
- Burke, I; Lauenroth, W; Parton, W y Cole, C. 1994. Interactions of landuse and ecosystem function: A case study in the central Great Plains. *In: Groffman, P. M. y Likens, G. E. (eds.). Integrated Regional Models: Interactions between humans and their environment. Chapman Hall, New York. Pp. 79-95*
- Burrows, W; Carter, J; Scanlan, J y Anderson, E. 1990. Management of savannas for livestock production in north-east Australia: contrasts across tree-grass continuum. *Journal of Biogeography* 17: 503-512.
- Bustamante, J. 1991. Evaluación del comportamiento de ocho gramíneas forrajeras asociadas con poró (*Erythrina poeppigiana*) y solas. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 131 p.
- Campbell, G. 1981. Fundamentals of radiation and temperature relations. *In: O.L Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, H. Ziegler (eds.). Physiological plant ecology I. Responses to the physical environment. Springer-Verlag. Berlin, Alemania. Pp. 11-40.*
- Carvalho, M; Franco, A; Freitas, V y Xavier, D. 1994. Avaliação do crescimento inicial de leguminosas arbóreas para associação com pastagens na Região Sudeste. *In: Anais*

- Congreso Brasileiro Sobre Sistemas Agroforestais: EMBRAPA-CNPQ, Porto Velho, Brasil. Pp.165- 72.
- CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza)/NORAD (Agencia Noruega para la Cooperación en el Desarrollo) 2002. Proyecto “Desarrollo participativo de alternativas de uso sostenible de la tierra para pasturas degradadas en Centroamérica” Turrialba, Costa Rica. 28 p.
- Cole, J; Findlay, S y Pace, M. 1988. Bacterial production in fresh and salt water ecosystems: a cross-system overview. *Marine Ecology Progress Series* 4:1-10.
- Cornelissen, J; Castro-Díez, P y Hunt, R. 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal of Ecology* (84):755-765.
- Daccarett, M y Blydenstein, J. 1968. La influencia de árboles leguminosos sobre el forraje que crece bajo ellos. *Turrialba*, 18(4): 405-408.
- Deinum, B y Dirven, J. 1974. A model for the description of the effects of environmental factors on the nutritive value of forages. *In: 12th Proceedings International Grassland Congress. Part 1. Moscow, Russia. USSR Academy of Sciences. Pp. 228-346.*
- Diaz, S; Briske, D y McIntyre, S. 2002. Range management and plant functional types. *In: Grice, A.C y Hodgekinson, K.C. (eds). Global rangelands: progress and prospects. CABI. Wallingford, UK. p. 81-100.*
- Durr, P. 2001. The biology, ecology and agroforestry potential of the raintree, *Samanea saman* (Jacq.) Merr. *Agroforestry Systems* 51: 223–237.
- Epstein, H; Lauenroth, W; Burke, I y Coffin, D. 1997. Regional productivity patterns of C₃ and C₄ functional types in the US Great Plains. *Ecology* 78: 722-31.
- Eriksen, F y Whitney, A. 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* 73: 427-433.
- Esquivel, H. 2007. Tree resources in traditional silvopastoral systems and their impacts on productivity and nutritive value of pastures in the dry tropics of Costa Rica. PhD Thesis, CATIE. Costa Rica. 161 pp.
- Field, C; Randerson, J y Malmstrom, C. 1995. Global Net Primary Production: combining ecology and remote sensing. *Remote Sensing of Environment* 51: 74-88.

- Frankie, G; Baker, H y Opler, P. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881–919.
- Guevara, A; Ruiz, R; Curbelo, L; Jimenez, A y Camino, E. 1994. Efecto de la sombra del algarrobo común (*Samanea saman*) sobre el comportamiento productivo del pastizal. Resúmenes. Taller Internacional "Sistemas Silvopastoriles en la Producción Ganadera". EEPF "Indio Hatuey". Matanzas, Cuba. p. 54
- Harrington, G y Johns, G. 1990. Herbaceous biomass in a *Eucalyptus* savanna woodland after removing trees and/or shrubs. *Journal of Applied Ecology*, Oxford 27: 775-787.
- Holdridge, L. 2000. Ecología basada en zonas de vida. 5 ed. en español. IICA. San José, CR. 216 p.
- Janzen, D. 1982. Genízaro tree (Leguminosae: *Pithecellobium saman*) delayed fruit development in Costa Rican deciduous forests. *American Journal of Botany* 69:1269–1276.
- Kephart, K y Buxton, D. 1993. Forage quality responses of C₃ and C₄ perennial grasses under reduced irradiance. *Crop Science* 33:831-837.
- Knapp, A y Smith, M. 2001. Variation among biomass in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science* 291: 481-484.
- Lal, C; Annapurna, C; Raghubanshi, A y Singh, J. 2001. Effect of leaf habit and soil type on nutrient resorption and conservation in woody species of a dry tropical environment. *Canadian Journal of Botany* 79(9):1066-1075.
- Lavorel S, McIntyre, J; Landsberg, T y Forbes, T. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 474-478.
- Lemaire, G; Onillon, B; Grosse, G; Chartier, M y Allirand, J. 1991. Nitrogen distribution within a lucerne canopy during regrowth: relation with light distribution. *Annals of Botany* (68):438-488.
- Mathew, T; Kumar, M; Suresh, B y Umamaheswaran, K. 1992. Comparative performance of four multi – purpose trees associated with four grass species in the humid regions of South India. *Agroforestry Systems*. 17: 205-218.
- McNaughton, S; Oesterheld, M; Frank, D y Williams, K. 1989. Ecosystem - level patterns of primary productivity and herbivore in terrestrial habitats. *Nature* 341: 142-144.

- Minson, D.J. 1982. Effects of chemical and physical composition of herbage eaten upon intake. *In: Hacker, J.B. (ed.). Nutritional limits to animal production from pastures. Proceedings of an International Symposium held at St. Lucia, Queensland Australia, August 24-28, 1981. CAB, Farnham Royal, UK. Pp. 167-182.*
- Monteith, J. 1981. Climatic variation and the growth of crops. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 107: 749-74.
- Nair, P. 1993. *An introduction to Agroforestry* Dordrecht, The Netherlands. Kluwer Academic. 499 p.
- National Research Council (NRC). 1976. *Nutrient requirements of beef cattle. 5th ed. Washington, D.C., National Academy of Sciences. 56 p.*
- National Research Council (NRC). 1978. *Nutrient requirements of dairy cattle. 5th ed. Washington, D.C., National Academy of Sciences. 76 p.*
- Nemani, R y Running, R. 1997. Land cover characterization using multitemporal red, near-IR, and thermal-IR data from NOAA/AVHRR. *Ecological Applications* 7: 79-90.
- Nilson, T. 1971. A theoretical analysis of the frequency of the gaps in plants stands. *Agricultural Meteorology* 8:25-38.
- Norton, B.W. 1982. Differences between species in forage quality. *In: Hacker, J.B. (ed.). Nutritional limits to animal production from pastures. Proceedings of an International Symposium held at St. Lucia, Queensland Australia, August 24-28, 1981. CAB, Farnham Royal, UK. Pp. 89-110.*
- Noy, I. 1973. Desert ecosystems: Environments and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25-51.
- Oesterheld, M; Sala, O y McNaughton, S. 1992. Effect of animal husbandry on herbivore-carrying capacity at a regional scale. *Nature* 356: 234-236.
- Ospina, S. 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.
- Pallardy, S. 2008. *Physiology of Woody Plants. Third edition. School of Natural Resources. University of Missouri. Elsevier, Burlington, MA, United States of América. 454p.*

- Paruelo, J; Jobbagy, E; Sala, O; Lauenroth, W y Burke, I. 1998. Functional and structural convergence of temperate grassland and shrubland ecosystems. *Ecological Applications* 8: 194-206.
- Pentón, F. 2000. Efecto de la sombra de los árboles sobre el pastizal en un sistema seminatural. Tesis Mag. Sc. Matanzas, Cuba, Universidad de Matanzas. 26 p.
- Pérez, A; García, M; Enríquez, J; Quero, A; Pérez, J y Garay, A. 2004. Análisis de crecimiento, área foliar específica y concentración de nitrógeno en hojas de pasto “mulato” (*Brachiaria híbrido*, cv). *Técnica Pecuaria (México)* 42(3):477-458.
- Pezo, D. 1987. Nutritional diversity of maritime accessions of the *Virgata Section* of *Panicum*. Ph.D. Thesis. Raleigh, U.S.A. North Carolina State University. 230 p.
- Pezo, D; Ibrahim M. 1999. Sistemas silvopastoriles. Modulo de Enseñanza Agroforestal 2da.ed. CATIE/GTZ, Turrialba, Costa Rica. 276 p.
- Pickup, G. 1996. Estimating the effects of land degradation and rainfall variation on productivity in rangelands: an approach using remote sensing and models of grazing and herbage dynamics. *Journal of Applied Ecology* 33: 819-832.
- Pipper, R. 1990. Overstory-understory relations in pinyon-juniper woodlands in New Mexico. *Journal of Range Management*, Denver, 43(5): 413-415.
- Poorter, H y Remkes, C. 1990. Leaf area ratio an net assimilation rate of 24 wild especies differing in relative growth rate. *Oecology* (83):553-559.
- Rebottaro, S. 1992. Transmisión de la radiación solar y características arquitecturales de *Erytrina poeppigiana* y *Calliandra calothyrsus* durante un ciclo de poda. Tesis Mag. Sc., Turrialba, Costa Rica, CATIE. 107 p.
- Reich, P; Wright, I; Cavender-Bares, J; Craine, J; Oleksyn, J; Westoby, K y Walters, M. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal Plant Science* 164: (Suppl.): S143-S164.
- Reynolds, S. 1995. Pasture – cattle - coconut systems. Bangkok, Thailand. FAO, Regional Office for Asia and the Pacific. 683 p.
- Ribaski, J y Menezes, A. 2002. Disponibilidad y calidad del pasto buffel (*Cenchrus ciliaris*) en un sistema silvopastoril con algarrobo (*Prosopis juliflora*) en la región semiárida Brasileña. *Agroforestería en las Américas* 9(33-34): 8-18.

- Sala, E; Parton, L; Joyce, A y Lauenroth, K. 1988. Primary production of the central grassland region of the United States: spatial pattern and major controls. *Ecology* 69:40-45.
- Samarakoon, S; Wilson, J y Shelton, H. 1990. Growth, morphology and nutritive value of shaded *Stenotaphrum secundatum*, *Axonopus compressus* and *Pennisetum clandestinum*. *Journal of Agricultural Science, Cambridge*, 114: 161-169.
- Sanderson, M; Stair, D y Hussey, M. 1997. Physiological and morphological responses of perennial forages to stress. *Advances in Agronomy*. 59:171-224
- Sarmiento, G. 1984. The ecology of neotropical savannas. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, and London, England. Translated by Otto Solbrig. United States of América. 235 p.
- Scholz, F; Bucci, S; Goldstein, G; Moreira, M; Meinzer, F; Domec, J; Villalobos-Vega, R; Franco, A y Miralles-Wilhelm, F. 2008. Biophysical and life-history determinants of hydraulic lift in Neotropical savanna trees. *Functional Ecology* 22: 773-786.
- Somarriba, E. 2004. ¿Cómo evaluar y mejorar el dosel de sombra en cacaotales? *Agroforestería en las Américas* 41-42:120-128.
- Spain, J y Gualdrón, R. 1991. Degradación y rehabilitación de pasturas. *In*: Lascano, C.E. y Spain, J.M. (eds.) *Establecimiento y renovación de pasturas: Conceptos, experiencias y enfoque de investigación*. CIAT. Cali, Colombia. Pp. 269-283.
- Staples, G y Elevitch, C. 2006. *Samanea saman* (rain tree) (en línea). Species Profiles for Pacific Island Agroforestry. Consultado el 10 de febrero de 2009. Disponible en: <http://www.agroforestry.net/tti/Samanea-raintree.pdf#search=%22samanea%20saman%22>
- Velásquez, R. 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.
- Villafuerte, L; Arze, J y Ibrahim, M. 1999. Rendimiento de pasturas con y sin sombra en el trópico húmedo de Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* 6(23): 54-56.
- Webb, W; Szarek, S; Lauenroth, W; Kinerson, R y Smith, M. 1978. Primary productivity and water use in native forest, grassland and desert ecosystems. *Ecology* 59: 1239-47.

- Wilson, J; Hill, K; Cameron, D y Shelton, H. 1990. The growth of *Paspalum notatum* under shade of a *Eucalyptus grandis* plantation canopy or in full sun. *Tropical Grasslands* 24(1): 24-28.
- Wong, C. 1991. Shade tolerance of tropical forrajes; a review. *In: Shelton, H. y W. Stur (eds). Forrages for plantatoin crops. ACIAR Proceedings N°. 32. ACIAR, Canberra, Australia. Pp.64-69.*
- Wong, C y Wilson, J. 1980. The effect of shade on the growth and nitrogen content of green panic and siratro in pure and mixed swards defoliated at two frequencies. *Australian Journal of Agricultural Research, Melbourne* 31: 269-285.
- Zelada, 1996. Tolerancia a la sombra de especies forrajeras herbáceas en la zona Atlántica de Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 87 p.

ANEXOS

Anexo 1. Composición botánica de los pastizales en potreros activos de fincas ganaderas en Muy Muy, Nicaragua

Familia	Nombre científico	Nombre común	Género
Acanthaceae	<i>Blechnum pyramidatum</i> (Lamarck)	Blechnum1	Blechnum
Acanthaceae	<i>Blechnum sp.</i>	Blechnum2	Blechnum
Acanthaceae	<i>Dyschoriste quadrangularis</i>	Blechnum3	Dyschoriste
Asteraceae	<i>Baltimora recta</i>	Flor amarilla	Baltimora
Caesalpiniaceae	<i>Ageratum conyzoides</i>	Flor azul	Ageratum
Commelinaceae	<i>Senna obtusifolia</i> (L.)	Pico de pájaro	Senna
Commelinaceae	<i>Commelina diffusa</i> Burm. f.	Conmelina	Commelina
Convulvulaceae	<i>Ipomea hederifolia</i>	Batatilla	Ipomea
Cyperaceae	<i>Cyperus sp.</i>	Cyperaceae	
Cyperaceae	<i>Dichromena ciliata</i>	Estrellita blanca	Dichromena
Cyperaceae	<i>Cyperus articulatus</i>	Melenillo junco	Cyperus
Cyperaceae	<i>Scleria melaleuca</i>	Navajuela	Scleria
Cyperaceae	<i>Cyperus rotundus</i> L.	Rotundus	Cyperus
Euphorbiaceae	<i>Caperonia palustris</i>	Aserrada	Caperonia
Fabaceae	<i>Calopogonium muconoides</i>	Calopo	Calopogonium
Fabaceae	<i>Desmodium distortum</i>	Canum	Desmodium
Fabaceae	<i>Centrocema procumbens</i>	Centrocema	Centrocema
Fabaceae	<i>Desmodium procumbens</i>	Desmodium1	Desmodium
Fabaceae	<i>Rinchosia minima</i>	Rinchosia	Rinchosia
Malvaceae	<i>Sida jussiena</i>	Escoba 3	Sida
Malvaceae	<i>Sida acuta</i>	Escoba lisa	Sida
Mimosaceae		Desmanthus	
Mimosaceae	<i>Mimosa púdica</i>	Dormilona	Mimosa
Oxalidaceae	<i>Oxalis corniculata</i> L.	Fruticosa	Oxalis
Poaceae	<i>Dichanthium aristatum</i>	Angleton	Dichanthium
Poaceae	<i>Panicum maximun</i>	Asia	Panicum
Poaceae	<i>Paspalum centrale</i>	Cola de burro	Paspalum
Poaceae	<i>Paspalum conjugatum</i>	Conjugatum	Paspalum
Poaceae	<i>Hyparrhenia rufa</i>	Jaragua	Hyparrhenia
Poaceae	<i>Melinis sp.</i>	Melinis	
Poaceae	<i>Paspalum notatum</i>	Notatum	Paspalum
Poaceae	<i>Oplismenus burmanii</i>	Oplismenus	Oplismenus
Poaceae	<i>Cynodon plectostachyus</i>	Pasto estrella	Cynodon
Poaceae	<i>Panicum laxum</i>	Panícula	Panicum
Poaceae	<i>Paspalum sp.</i>	Pasto peludo	
Poaceae	<i>Paspalum virgatum</i>	Zacatón	Paspalum
Sapindaceae	<i>Serjania atrolineata</i>	Pasiflora1	Serjania
Schizaeaceae	<i>Ligodium venustum</i>	Helecho	Ligodium
Selaginellaceae	<i>Selaginella sertata</i>	Coludo	Selaginella
Verbenaceae		Verrugosa	

Anexo 2. Composición química del suelo de los pastizales en estudio

Comarca	Id	Ubicación	Prof. (cm)	pH H ₂ O	Acidez -----cmol (+)/kg-----	Ca	Mg	K	P mg/kg
Maisama	1	Sombra	0-10	6,55	0,05	13,82	4,04	0,54	5,5
Maisama	1	Sombra	10-20	6,64	0,05	14,67	3,70	0,54	5,6
Maisama	1	Abierto	0-10	6,64	0,05	14,78	3,92	0,61	6,9
Maisama	1	Abierto	10-20	6,57	0,05	13,77	3,76	0,50	3,8
Maisama	2	Sombra	0-10	6,45	0,06	16,27	4,36	0,53	12,9
Maisama	2	Sombra	10-20	6,57	0,05	15,53	4,23	0,44	6,9
Maisama	2	Abierto	0-10	6,46	0,05	14,23	3,87	0,56	10,6
Maisama	2	Abierto	10-20	6,48	0,06	14,15	3,65	0,50	5,4
Maisama	3	Sombra	0-10	6,54	0,06	15,33	4,40	0,74	6,0
Maisama	3	Sombra	10-20	6,67	0,05	14,25	3,64	0,65	2,6
Maisama	3	Abierto	0-10	6,24	0,07	15,00	3,90	0,39	3,6
Maisama	3	Abierto	10-20	6,34	0,07	14,28	3,34	0,29	2,1
Maisama	4	Sombra	0-10	6,42	0,07	16,43	4,25	0,56	7,1
Maisama	4	Sombra	10-20	6,49	0,06	15,28	3,66	0,46	4,2
Maisama	4	Abierto	0-10	6,56	0,06	17,94	5,96	0,57	2,6
Maisama	4	Abierto	10-20	6,50	0,06	17,11	5,73	0,55	0,9
Maisama	5	Sombra	0-10	6,78	0,06	17,82	3,70	0,54	7,8
Maisama	5	Sombra	10-20	6,91	0,05	17,72	3,67	0,45	3,3
Maisama	5	Abierto	0-10	6,31	0,05	15,62	4,46	0,33	7,0
Maisama	5	Abierto	10-20	6,58	0,05	15,07	4,05	0,26	3,0
El Coroso	6	Sombra	0-10	6,05	0,08	20,40	6,51	0,44	5,4
El Coroso	6	Sombra	10-20	6,32	0,05	20,00	6,29	0,28	2,2
El Coroso	6	Abierto	0-10	5,87	0,10	20,45	6,67	0,24	3,6
El Coroso	6	Abierto	10-20	6,24	0,07	19,74	6,27	0,19	1,8
El Coroso	7	Sombra	0-10	6,60	0,05	22,01	6,64	0,87	6,8
El Coroso	7	Sombra	10-20	6,43	0,06	21,10	6,30	0,61	4,2
El Coroso	7	Abierto	0-10	6,30	0,08	18,49	5,24	0,59	5,4
El Coroso	7	Abierto	10-20	6,44	0,06	18,87	5,21	0,43	3,3
Compasagua	8	Sombra	0-10	6,25	0,07	19,40	4,22	0,60	5,4
Compasagua	8	Sombra	10-20	6,55	0,05	19,48	4,10	0,55	3,1
Compasagua	8	Abierto	0-10	6,03	0,10	16,86	3,83	0,42	5,9
Compasagua	8	Abierto	10-20	6,41	0,05	17,81	3,76	0,39	2,0
Compasagua	9	Sombra	0-10	6,28	0,07	23,41	5,65	0,58	2,6
Guiligua	9	Sombra	10-20	6,35	0,05	23,55	5,47	0,42	1,4
Guiligua	9	Abierto	0-10	6,18	0,08	22,23	5,62	0,39	1,7
Guiligua	9	Abierto	10-20	6,26	0,05	24,31	5,72	0,30	0,6
El Coroso	10	Sombra	0-10	6,28	0,06	26,78	9,39	0,17	3,7
El Coroso	10	Sombra	10-20	6,50	0,07	27,10	9,44	0,13	2,0
El Coroso	10	Abierto	0-10	6,12	0,10	20,48	7,27	0,16	3,4
El Coroso	10	Abierto	10-20	6,39	0,06	20,87	6,90	0,10	0,6

Anexo 3. Valor nutritivo de las especies herbáceas de mayor aporte en la cobertura de los pastizales bajo dos condiciones de muestreo en fincas de Muy Muy, Nicaragua

Espece herbácea	Árbol en asocio	Ubicación	Ca (%)	Mg (%)	K (%)	P (%)	N (%)	C (%)
<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>A. saman</i>	Sombra	0,35	0,10	1,21	0,29	1,86	39,93
<i>Oplismenium burmanii</i>	<i>A. saman</i>	Sombra	0,67	0,17	2,13	0,37	1,16	40,67
<i>Panicum maximum</i>	<i>A. saman</i>	Sombra	0,34	0,17	2,58	0,30	1,84	39,09
<i>Paspalum central</i>	<i>A. saman</i>	Sombra	0,29	0,19	1,82	0,18	1,57	41,60
<i>Paspalum conjugatum</i>	<i>A. saman</i>	Sombra	0,26	0,19	1,60	0,25	2,08	42,83
<i>Dyschoriste quadrangularis</i>	<i>A. saman</i>	Sombra	1,94	0,53	3,00	0,51	2,12	40,40
<i>Blechnum pyramidatum</i>	<i>A. saman</i>	Sombra	3,32	0,69	3,08	0,48	1,89	38,32
<i>Centrocema pubescens</i>	<i>A. saman</i>	Abierto	1,21	0,24	1,71	0,26	2,63	44,27
<i>Calopogonium muconoides</i>	<i>A. saman</i>	Abierto	1,11	0,26	2,24	0,28	2,90	44,20
<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>A. saman</i>	Abierto	0,30	0,09	1,29	0,27	1,55	40,93
<i>Panicum maximum</i>	<i>A. saman</i>	Abierto	0,33	0,17	2,07	0,27	1,60	40,39
<i>Melinis sp.</i>	<i>A. saman</i>	Abierto	0,34	0,21	1,72	0,25	1,68	42,30
<i>Blechnum pyramidatum</i>	<i>A. saman</i>	Abierto	3,71	0,66	2,77	0,39	1,78	37,89
<i>Dyschoriste quadrangularis</i>	<i>A. saman</i>	Abierto	2,04	0,51	2,82	0,33	1,73	40,41
<i>Panicum laxum</i>	<i>P. parviflorum</i>	Sombra	0,18	0,07	1,59	0,25	2,09	40,39
<i>Paspalum conjugatum</i>	<i>P. parviflorum</i>	Sombra	0,25	0,12	1,61	0,23	2,41	42,46
<i>Dichromena ciliate</i>	<i>P. parviflorum</i>	Sombra	0,36	0,11	1,78	0,19	1,74	41,16
<i>Blechnum pyramidatum</i>	<i>P. parviflorum</i>	Sombra	4,00	0,56	2,82	0,28	1,90	36,29
<i>Dichanthium aristatum</i>	<i>P. parviflorum</i>	Sombra	0,19	0,06	1,58	0,19	1,99	41,43
<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>P. parviflorum</i>	Abierto	0,21	0,07	0,98	0,16	1,69	40,86
<i>Paspalum notatum</i>	<i>P. parviflorum</i>	Abierto	0,25	0,11	1,15	0,17	1,68	42,06
<i>Paspalum central</i>	<i>P. parviflorum</i>	Abierto	0,38	0,21	1,01	0,14	1,40	41,78
<i>Panicum laxum</i>	<i>P. parviflorum</i>	Abierto	0,25	0,08	1,16	0,22	1,69	41,20
<i>Paspalum conjugatum</i>	<i>P. parviflorum</i>	Abierto	0,27	0,13	1,07	0,17	1,56	42,25

Anexo 4. Componentes de la pared celular de las especies herbáceas de mayor aporte en la cobertura de los pastizales bajo dos condiciones de muestreo en fincas de Muy Muy, Nicaragua

Especie herbácea	Árbol en asocio	Ubicación	F.N.D. (%)	F.A.D. (%)	Lignina (%)	Celulosa (%)
<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>A. saman</i>	Sombra	67,86	46,36	4,34	31,83
<i>Oplismenium burmanii</i>	<i>A. saman</i>	Sombra	66,66	45,13	4,40	34,58
<i>Panicum maximum</i>	<i>A. saman</i>	Sombra	69,12	44,33	3,92	32,56
<i>Paspalum central</i>	<i>A. saman</i>	Sombra	70,41	43,82	5,26	31,55
<i>Paspalum conjugatum</i>	<i>A. saman</i>	Sombra	73,97	40,34	5,01	31,21
<i>Dyschoriste quadrangularis</i>	<i>A. saman</i>	Sombra	41,24	31,02	10,78	19,35
<i>Blechum pyramidatum</i>	<i>A. saman</i>	Sombra	36,03	26,21	8,15	16,60
<i>Centrocema pubescens</i>	<i>A. saman</i>	Abierto	59,33	41,28	13,86	25,41
<i>Calopogonium muconoides</i>	<i>A. saman</i>	Abierto	54,13	39,80	14,38	25,09
<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>A. saman</i>	Abierto	67,37	46,13	4,04	32,87
<i>Panicum maximum</i>	<i>A. saman</i>	Abierto	70,76	43,53	4,97	33,89
<i>Melinis sp.</i>	<i>A. saman</i>	Abierto	66,87	44,60	6,41	33,08
<i>Blechum pyramidatum</i>	<i>A. saman</i>	Abierto	34,86	27,35	8,51	19,92
<i>Dyschoriste quadrangularis</i>	<i>A. saman</i>	Abierto	36,17	24,49	8,07	15,40
<i>Panicum laxum</i>	<i>P. parviflorum</i>	Sombra	69,43	41,89	5,57	29,31
<i>Paspalum conjugatum</i>	<i>P. parviflorum</i>	Sombra	67,73	38,04	4,47	28,10
<i>Dichromena ciliata</i>	<i>P. parviflorum</i>	Sombra	72,66	43,11	8,82	28,05
<i>Blechum pyramidatum</i>	<i>P. parviflorum</i>	Sombra	39,18	33,21	8,81	21,22
<i>Dichanthium aristatum</i>	<i>P. parviflorum</i>	Sombra	68,87	40,17	5,20	28,90
<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>P. parviflorum</i>	Abierto	69,28	39,70	5,30	28,39
<i>Paspalum notatum</i>	<i>P. parviflorum</i>	Abierto	71,22	37,24	4,49	28,25
<i>Paspalum central</i>	<i>P. parviflorum</i>	Abierto	71,63	36,25	6,15	24,84
<i>Panicum laxum</i>	<i>P. parviflorum</i>	Abierto	70,54	40,50	6,49	29,54
<i>Paspalum conjugatum</i>	<i>P. parviflorum</i>	Abierto	68,23	39,92	4,90	28,68

Anexo 5. Modelo lineal mixto utilizado en el análisis estadístico de la PPNA

Especificación del modelo en R

```
modeloMedia_8_REML<-lme(Media~1+Especie+Ubicacion+Ciclo+Especie:
Ubicacion+Especie:Ciclo+Ubicacion:Ciclo+Especie:Ubicacion:Ciclo,random=list(Arbol=pdIdent(~1),Especie=pdIdent(~1),Ubicacion=pdIdent(~1)),weight=varComb(varIdent(form=~1|Especie*Ciclo)),method="REML",na.action=na.omit,data=R.data8,keep.data=FALSE)
```

Resultados para el modelo: modeloMedia_8_REML

Variable dependiente: Media

Medidas de ajuste del modelo

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Sigma</u>
78	578.38	635.81	-262.19	18.49

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	46	189.86	<0.0001
Especie	1	8	27.61	0.0008
Ubicacion	1	8	9.29	0.0159
Ciclo	3	46	10.18	<0.0001
Especie:Ubicacion	1	8	3.1E-04	0.9864
Especie:Ciclo	3	46	1.84	0.1531
Ubicacion:Ciclo	3	46	1.07	0.3702
Especie:Ubicacion:Ciclo	3	46	0.28	0.8402

Parámetros de los efectos aleatorios

Modelo de covarianzas de los efectos aleatorios: pdIdent

Formula: ~1|Arbol

Desvíos estándares relativos al residual y correlaciones

<u>(const)</u>
(const) 7.2E-05

Modelo de covarianzas de los efectos aleatorios: pdIdent

Formula: ~1|Especie dentro de Árbol

Desvíos estándares relativos al residual y correlaciones

<u>(const)</u>
(const) 7.2E-05

Modelo de covarianzas de los efectos aleatorios: pdIdent

Formula: ~1|Ubicacion dentro de Especie dentro de Árbol

Desvíos estándares relativos al residual y correlaciones

 (const)
(const) 0.19

Estructura de varianzas

Modelo de varianzas: varIdent

*Formula: ~ 1 | Especie * Ciclo*

Parámetros de la función de varianza

Parámetro Estim

Genízaro*1	1.00
Genízaro*2	0.69
Genízaro*3	1.63
Genízaro*4	1.17
Coyote*1	0.56
Coyote*2	1.47
Coyote*3	0.04
Coyote*4	0.28

Medias ajustadas y errores estándares para Especie

LSD Fisher (alfa=0.05)

<u>Especie</u>	<u>Medias</u>
Genízaro	31.10 A
Coyote	20.59 B

Letras distintas indican diferencias significativas (p<= 0.05)

Medias ajustadas y errores estándares para Ubicación

LSD Fisher (alfa=0.05)

<u>Ubicación</u>	<u>Medias</u>
Abierta	28.24 A
Sombr	23.45 B

Letras distintas indican diferencias significativas (p<= 0.05)

Medias ajustadas y errores estándares para Ciclo

LSD Fisher (alfa=0.05)

<u>Ciclo</u>	<u>Medias</u>
4	29.01 A
1	27.69 A
2	27.63 A
3	19.04 B

Letras distintas indican diferencias significativas (p<= 0.05)