

Producción de biomasa y calidad nutricional del estrato graminoide en un sistema silvopastoril dominado por samán (*Samanea saman* (Jacq) Merr)

Manuel Hernández¹ y Orlando Guenni^{2*}

¹Universidad Simón Rodríguez. Dirección de Producción y Educación Agrícola. Estación Experimental Santa Ana. Canoabo. Carabobo. Venezuela.

²Universidad Central de Venezuela. Facultad de Agronomía. Instituto de Botánica Agrícola. Apartado Postal 4579, Maracay 2101. Aragua. Venezuela. *Correo electrónico: guennio@agr.ucv.ve

RESUMEN

En la Estación Experimental La Antonia de la Universidad Central de Venezuela, se estudió el efecto de la sombra del samán (*Samanea saman*) sobre la producción forrajera. El experimento se llevó a cabo en dos potreros con distintas densidades de samán. El primero (PI) poseía un árbol y las especies dominantes en el estrato herbáceo fueron: *Digitaria swazilandensis* (Ds) y *Urochloa arrecta* (Ua); el segundo (PII) poseía un grupo de cuatro árboles con (Ua) y *Urochloa mutica* (Um). Se determinó la producción de biomasa, el contenido nutricional y algunos caracteres morfológicos del pasto durante 6 semanas de rebrote a lo largo de tres períodos: transición lluvia-sequía 2003 (P1), transición sequía-lluvia 2004 (P2) y transición lluvia-sequía 2004 (P3). En PI los porcentajes de densidad de flujo fotónico (DFF) bajo el dosel fueron 38, 82 y 41% a lo largo de P1, P2 y P3, respectivamente; mientras que para PII fueron de 33, 48 y 26%, respectivamente. La disminución en DFF produjo un aumento del área foliar específica en todas las gramíneas. En P1 y P3 el índice de área foliar aumentó en Ds y Ua y disminuyó en Um. Ds y Ua mostraron una alta plasticidad fenotípica a la reducción de luz, mientras que Um la tuvo solo en P2. En general, la reducción en la humedad edáfica durante P2 afectó el rendimiento en materia seca a pleno sol. En este período, una DFF de 48-82% pareció tener un efecto compensatorio sobre la producción forrajera, debido a que la humedad del suelo mejoró en algunos casos. Durante P1, el contenido proteico del forraje se incrementó como bajo la sombra, mientras que los valores de P, contenido de pared celular y degradabilidad de la materia seca no fueron tan modificados. La eficiencia de uso de la radiación (EUR) incrementó con la sombra, en rangos de 0,7 a 1,5 g/MJ y 1,4 a 2,4 g/MJ para Ds y Ua, respectivamente. Estos incrementos en la EUR pudieran contribuir significativamente a mejorar el grado de ajuste a la sombra en las especies mencionadas.

Palabras clave: Sistemas silvopastoriles, gramíneas forrajeras, sombra natural, acumulación de materia seca, contenido de nutrientes, digestibilidad, eficiencia de uso de radiación.

Biomass production and nutritive value of the grass stratum in a silvopastoral system dominated by saman (*Samanea saman* (Jacq) Merr)

ABSTRACT

A studied was carried out at La Antonia experimental station of Universidad Central de Venezuela to evaluate the effect of shade of saman (*Samanea saman*) on pasture production. The experiment was performed on two plots with different tree densities. The first plot (PI) had one saman tree and the herbaceous stratum was composed by *Digitaria swazilandensis* (Ds) and *Urochloa arrecta* (Ua). The second plot (PII) had four trees plus Ua and *Urochloa mutica* (Um). Biomass production, forage nutrient concentration and some plant morphological characters were measured during 6 consecutive regrowth weeks along three times of the year: 1) wet-dry period

2003 (P1), 2) dry-wet period 2004 (P2), and 3) wet-dry period 2004 (P3). At PI the percentages of photon flux density (PFD) beneath the single tree canopy were 38, 82, and 41% along P1, P2, and P3, respectively, whereas the corresponding values for PII were 33, 48, and 26%. Specific leaf area increased in all grasses as PFD decreased. At P1 and P3, leaf area index increased in Ds and Ua, and diminished in Um. Ds y Ua showed a high phenotypic plasticity to low PFD intensities, while Um had a greater response at P2. In general, the reduction in soil water content along P2 decreased dry matter yield at 100% light. In this case, a PFD of 48 to 82% appeared to have a compensatory effect on the pasture, since soil humidity was increased in some cases, improving total forage biomass under shade. During P1 the forage protein content of all grasses increased under shade when compared to full light, whereas phosphorus values, cell wall content and the dry matter degradability did not show any important variation under shade. Pasture radiation use efficiency (RUE) increased from full light to shade within the ranges 0.7 to 1.5 g/MJ and 1.4 to 2.4 g/MJ for Ds and Ua, respectively. These RUE increments may have a significant effect on improving the grasses responses to decreased light under tree cover.

Keywords: Silvopastoral system, forage grasses, natural shade, dry matter accumulation, nutrient content, digestibility, radiation use efficiency (RUE).

INTRODUCCIÓN

La deforestación acelerada en las regiones tropicales ha traído como consecuencia la sustitución de ecosistemas boscosos naturales por mosaicos de cultivos anuales, pasturas, vegetación secundaria y vegetación original (Sayer y Whitmore, 1991). Las pasturas resultantes de la expansión de tierras agrícolas están compuestas en general por árboles aislados y/o en grupos que son remanentes en muchos casos del bosque primario. Aparte de la influencia sobre la productividad y dinámica de las especies que conforman el estrato herbáceo, la permanencia de tal componente arbóreo en el ecosistema representa una ventaja tanto para el ganado como para el ser humano, dado la multiplicidad de usos del árbol para sombra, forraje, aporte de nutrientes al suelo, así como el hecho de que la madera es usada para diversos fines (Nair, 1993; Scholes y Archer, 1997; Jackson y Ash, 1998; Mahecha, 2003).

Tales combinaciones de árbol-pastura-animal son consideradas sistemas silvopastoriles (Nair, 1993) y representan una alternativa sostenible ante la acelerada deforestación y degradación de las tierras de pastoreo en el trópico (Humphreys, 1994)

En los sistemas silvopastoriles existen interacciones bióticas positivas y/o negativas entre el componente leñoso y la vegetación herbácea del sistema. Las interacciones entre los componentes de un sistema silvopastoril incluyen cambios en el microclima asociado a la pastura, de los cuales uno de los más notorios es la modificación de la intensidad y calidad

de la radiación solar que llega al componente herbáceo debido a la presencia del dosel arbóreo, cambiando así la productividad y valor nutritivo del forraje (Wilson y Ludlow, 1991; Ruiz y Febles 1998; Cruz *et al.*, 1999) y finalmente la productividad animal (Wong, 1991; Escalante y Boscan, 1993).

El estrato herbáceo bajo el dosel arbóreo responde a la modificación de la calidad e intensidad de luz a través de mecanismos de aclimatación. Estos ajustes incluyen un incremento tanto en el área foliar específica como en el índice de área foliar, mejor distribución del área foliar con la altura, coeficientes de extinción de luz más bajos y una reducción en la tasa respiratoria (Wong y Wilson, 1980), modificando la calidad forrajera de las gramíneas y variando la composición botánica de los potreros. Sin embargo, algunas especies pueden aclimatarse al sombreado con mayor eficacia que otras (Shelton *et al.*, 1991; Humphreys, 1994).

Las pasturas tropicales, con predominio de plantas C4, alcanzan su máxima producción con niveles altos de intensidad lumínica. Por lo tanto, considerando solamente la intersección de la radiación solar, se espera que la sombra de los árboles resulte en una reducción de la tasa de producción de biomasa, en comparación con pasturas en áreas abiertas (Giraldo y Vélez, 1993). Sin embargo, se han reportado valores de materia seca comparables o aún aumentos en la disponibilidad del forraje cuando los pastos están asociados con árboles (Scholes y Archer 1997; Cruz *et al.* 1999; Mahecha *et al.*, 1999). Estos aumentos en la mayoría de los casos se han obtenido en condiciones

de sombreado moderado (30-40%) y donde el nivel de nitrógeno en el suelo es bajo (Wilson, 1990). Sin embargo, en algunos casos la disponibilidad de la materia seca total y el valor nutritivo ha sido inferior bajo la copa de los árboles (Ribaski, 2000). Por otra parte, la producción de materia seca se ha visto afectada por la sombra, pero no el valor nutritivo (Viáfara *et al.*, 1997; Penton *et al.*, 1998; Paciullo *et al.*, 2007)

Un efecto beneficioso adicional de la sombra sobre los pastos es su influencia sobre la duración del crecimiento. En este sentido, Shelton *et al.* (1991) observaron que el crecimiento de los pastos bajo sombra continuó en períodos muy secos debido a un mayor contenido de humedad en el suelo, mientras que en los pastos sin sombra la tasa de producción de biomasa cesó tempranamente por una mayor evaporación del agua en el suelo.

Por consiguiente, dada la importancia que el componente arbóreo tiene sobre la productividad del ecosistema pastizal, este estudio tuvo como objetivo el evaluar los cambios estacionales en la producción de biomasa del estrato herbáceo que crece a pleno sol y bajo la sombra de árboles de samán aislados y agrupados que quedaron remanentes del bosque original, en un sistema silvopastoril de más de 15 años de establecido.

MATERIALES Y MÉTODOS

Ubicación y caracterización del sitio experimental

El estudio se efectuó en la Estación Experimental La Antonia perteneciente a la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad Central de Venezuela, en las cercanías de la población de Marín, estado Yaracuy. Datos sobre el sitio experimental ya han sido reportados previamente (Hernández *et al.*, 2007).

La caracterización del clima se realizó utilizando datos recabados de la estación meteorológica de DANAC (Fundación para la Investigación Agrícola), ubicada a 3 km de la Estación Experimental La Antonia. La precipitación promedio anual (1980-1995) es de 1480 mm, lo que convierte al sitio de estudio en una transición entre la zona de vida de bosque húmedo tropical y bosque seco tropical (Ewell y Madriz, 1968). Las lluvias se concentran desde abril hasta octubre. La evapotranspiración potencial anual es de 1.720 mm. Los valores promedios de las temperaturas

máximas y mínimas presentan pocas oscilaciones a través del año (31°C en octubre y mínimas inferiores a 20°C durante diciembre y febrero).

El trabajo de campo se concentró en dos potreros: “Ceibita” y “El mango”. El primero conforma un área de 2,5 ha con topografía plana. Los suelos hasta 50 cm de profundidad, poseen una textura de franca a areno-arcillosa y pH de 6,5 a 6,8. Estos suelos presentan de baja a mediana fertilidad, con valores bajos a medios de MO (0,6-2,1%), bajos en P (4-9 mg/kg), altos en K (28-31 mg/kg) y finalmente, bajos a medios en Ca (132-360 mg/kg) y Mg (114-128 mg/kg), con una conductividad eléctrica entre 0,04 y 0,14 ds/m. El potrero El Mango abarca un área de casi 2 ha, con un relieve igualmente plano. El suelo hasta los 50 cm, posee una textura franca pero con lento drenaje interno y un pH ligeramente alcalino (7,6-8,2). También presentan una fertilidad de baja a media, con una MO baja (0,27-1,53%), P: 4-10 mg/kg, K: 33 mg/kg y valores de Ca (562-656 mg/kg) y Mg (142-200 mg/kg) altos. La conductividad eléctrica varía entre 0,10 y 0,17 ds/m (J. Ron 2003, comunicación personal).

Composición florística, estructura y manejo de los potreros estudiados

El potrero Ceibita está establecido con los pastos tanner (*Urochloa (Brachiaria) arrecta* (Hack. ex T. Dur & Schinz), Morrone & Zuloaga) y swazi (*Digitaria swazilandensis* Stent). En adelante, estos pastos serán identificados como Ua y Ds, respectivamente. En este potrero están presentes dos árboles de samán. Para efecto del presente estudio se utilizó un área efectiva de 2.000 m², en la cual está ubicado uno de los árboles de samán y ambas especies forrajeras se encuentran presentes tanto debajo como fuera de la copa del mismo. Cada pasto se encuentra en una posición fisiográfica diferente dentro del potrero, estando Ds ubicado en la parte más alta y Ua en la más baja (Hernández *et al.*, 2007); produciendo esto probablemente un drenaje superficial distinto en cada caso.

En el potrero El Mango los pastos dominantes fueron Ua y pará (*Urochloa (Brachiaria) mutica* (Forssk.) T. Q. Nguyen.). Este último identificado como Um en el resto del trabajo. En esta área se seleccionó un sector de 4.000 m² dentro del cual se encontraban cuatro árboles de samán. De nuevo, cada

especie de pasto se hallaba en un lugar fisiográfico diferente dentro del área seleccionada, de tal manera que Ua estaba ubicada en la parte alta, mientras Um dominaba en la posición fisiográfica más baja.

Una semana antes de comenzar cada muestreo, se realizaba un corte de uniformidad con una segadora rotativa acoplada a un tractor, a una altura de 20 cm sobre el suelo. No se aplicaron fertilizantes químicos en ningún caso. El potrero Ceibita no se regó durante la sequía, mientras que en el potrero El Mango se aplicó riego por inundación durante la transición sequía-lluvias. En ambos potreros no se hizo ninguna exclusión en las áreas de estudio, siendo las mismas pastoreadas de manera rotacional. Sin embargo, durante cada período de muestreo los animales no fueron introducidos en el área de estudio. Cada período de muestreo duró 42 días, correspondiente a 6 semanas consecutivas de rebrote del pasto. La escogencia de cada período en el tiempo estuvo acorde con el patrón local de distribución de las lluvias a lo largo del año. Así, en el potrero Ceibita los períodos de muestreo fueron los siguientes: 1) transición lluvia-sequía (01-10-2003 al 12-11-2003), 2) transición sequía-lluvia (27-02-2004 al 09-04-2004) y 3) transición lluvia-sequía (17-09-2004 al 29-10-2004). En el caso del potrero El Mango los períodos fueron: 1) transición lluvia-sequía (28-08-2003 al 09-10-2003), transición sequía-lluvia (27-02-2004 al 09-04-2004), 3) transición lluvia-sequía (16-10-2004 al 26-11-2004).

La precipitación diaria se midió utilizando un pluviómetro manual que fue ubicado en un área despejada de la estación. La variación en el porcentaje gravimétrico de humedad en el suelo se determinó semanalmente a 20 cm de profundidad, con 4 repeticiones por medición.

VARIABLES MEDIDAS EN LA COBERTURA HERBÁCEA

El total diario de radiación fotosintéticamente activa que llegaba al pasto bajo sombra se obtuvo a partir del cálculo del área bajo la curva que relaciona el cociente R_i/R_o con la hora del día; donde R_i representa la densidad de flujo fotónico (DFF) instantánea que llegaba al pasto y R_o la que llegaba a la copa del árbol. Para tal fin, se utilizó un censor cuántico lineal (LI-191SB; LICOR Inc., USA), tomándose mediciones de R_i/R_o cada dos horas a lo largo de un día soleado.

Esta medición, diariamente se repitió 4 veces durante cada período de muestreo.

Dado que no se disponía de instrumentos que permitieran el monitoreo continuo de la radiación incidente, la fracción promedio de DFF transmitida diariamente por el pasto se tomó como aquella que se medía al mediodía con cielo despejado. Esto se hizo una vez por semana. En este caso, se medía la radiación incidente en el tope del dosel (DFFi) y aquella por debajo del mismo (DFFt) a la altura del corte de uniformidad. El censor de luz se colocaba dentro y fuera de la vegetación en un área fija de 0,5 m² (1 x 0,5 m) hasta completar cuatro lecturas. La tramitación de radiación por debajo del dosel del pasto se calculó como $T = DFFt/DFFi$. La determinación del total diario de DFF interceptado por el pasto tanto en la condición de sol como de sombra se obtuvo a partir del método utilizado por Guenni *et al.* (2005).

En cada potrero y para la condición de sol y sombra de los pastos escogidos, se colocaban semanalmente y al azar durante el rebrote, 4 marcos de metal de 0,5 m² (1 x 0,5 m), con el fin de medir la biomasa aérea total acumulada y la de cada uno de sus componentes (hojas, tallos y material muerto), teniendo cuidado de dejar una marca visible en el sitio cosechado para evitar hacer un nuevo muestreo en las semanas sucesivas. El material cosechado se secó en una estufa a 60°C hasta peso constante para determinar el peso seco respectivo. La relación hoja:tallo (H:T) en el forraje se derivó posteriormente.

Adicionalmente a las mediciones de biomasa, se tomaba una alícuota de hojas para calcular el área foliar específica (AFE) y el índice de área foliar (IAF). El área foliar de la muestra de hojas se determinó mediante el uso de un medidor electrónico de área foliar (CI-202; CID Inc., USA). Posteriormente, la muestra de hojas se llevaba a estufa para determinar peso seco. De esta forma se obtuvo la relación área foliar/peso seco de las hojas verdes.

El valor de la eficiencia de uso de la radiación (EUR) se obtuvo a partir de las pendientes derivadas de las regresiones lineales de la materia seca aérea acumulada vs. el valor de DDF acumulado a lo largo del período de rebrote respectivo, tal como fue reportado por Hernández *et al.* (2007).

El porcentaje de N y P en la biomasa aérea (hojas + tallos) se midió a través de los métodos Kjeldahl

y azul de molibdeno, respectivamente, mientras que la fibra detergente neutra (FDN) por el método Van Soest (1963). La degradabilidad *in vivo* de la materia seca en la biomasa cosechada se determinó por el método de Orskov *et al.* (1980). Para cada tratamiento (sombra y sol) y en las especies de pasto seleccionadas, se introdujo un total de cuatro bolsas de nylon en el rúmen de una vaca Holstein-Brahman fistulada por un lapso de 48 h. Cada bolsa contenía 4 g de biomasa aérea con un tamaño de la fibra de aproximadamente 2 mm. Posteriormente a la incubación, las bolsas se removieron del rúmen y fueron lavadas a mano con agua durante 15 min. Los residuos de las bolsas se secaron en estufa a 60°C hasta peso constante para luego determinar las pérdidas de la materia seca. El valor nutritivo y la degradabilidad *in situ* de la materia seca aérea solo pudieron determinarse al final del período 1 en cada potrero.

Diseño experimental y tratamiento estadístico de los datos

Tal y como fue reportado por Hernández *et al.* (2007), debido a que la humedad y otras características edáficas pudieran verse afectadas por el cambio en la topografía dentro de cada potrero, en este estudio se consideró relevante solo la comparación directa a lo largo del tiempo

de las dos condiciones de luminosidad dentro de un mismo pasto y posición fisiográfica. Por consiguiente, en cada potrero y especie estudiada se usó un diseño de bloques completamente aleatorizados con un arreglo factorial 2x3 (2 condiciones de radiación y 3 períodos de muestreo). Los datos se sometieron a un análisis de varianza (ANOVA de una y dos vías), y las medias obtenidas entre y dentro de cada período del año se compararon por medio de la prueba de mínima diferencia significativa (MDS), a un nivel de significancia de $\alpha=0,05$ y utilizando el paquete estadístico STATISTIX® (2005).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Condiciones ambientales y humedad del suelo durante los períodos de rebrote

El patrón de precipitación (PP) y evapotranspiración (ETP) durante el experimento se muestra en la Figura 1. La precipitación total durante el primer período de muestreo fue ligeramente inferior a los datos históricos, mientras que para los otros dos la lluvia acumulada fue mayor que el promedio, especialmente aquellos correspondientes al potrero El Mango. La evapotranspiración potencial presentó un incremento de 70 mm en el primer período de muestreo del potrero

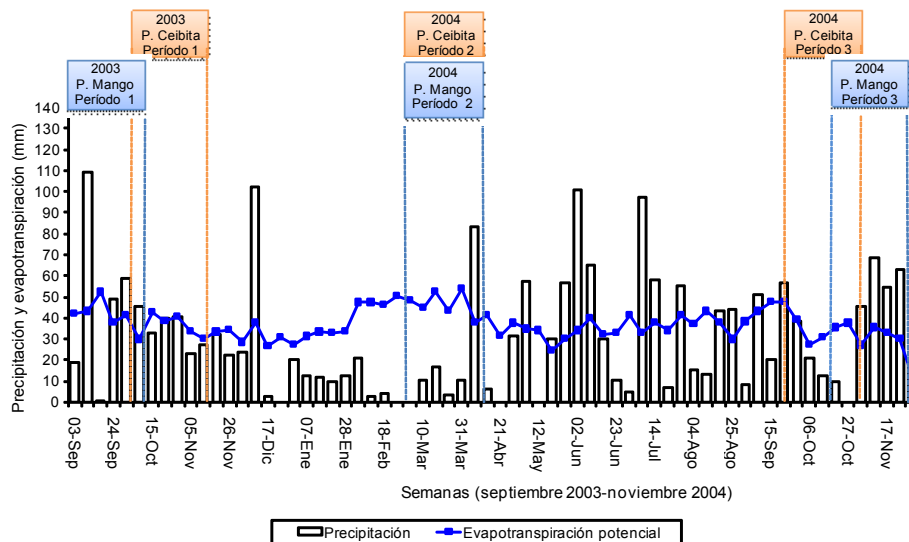


Figura 1. Precipitación y evapotranspiración potencial semanal durante las tres épocas de muestreo. Los cuadros encima de la figura, representan el potrero y la época respectiva de muestreo. El ancho de los mismos equivale a las 6 semanas de rebrote extrapoladas sobre el eje horizontal.

El Mango al compararla con los valores promedios de varios años. Al estimar el balance hídrico en términos de la diferencia PP-ETP, en general la transición sequía-lluvia 2004 (período 2) tuvo el balance hídrico más negativo (Figura 1). Las temperaturas máximas y mínimas no presentaron oscilaciones significativas con respecto a los promedios históricos.

La humedad del suelo en ambos potreros mostró diferencias significativas entre condiciones de radiación, siendo esas diferencias más marcadas en la época más seca de muestreo, la transición sequía-lluvia 2004 (período 2) (Cuadro 1). Este fue el caso de Ds y Ua en los potreros Ceibita y El Mango, respectivamente. Así, los valores del contenido gravimétrico de humedad se mostraron superiores bajo el dosel arbóreo en comparación con aquellos observados en condiciones de cielo abierto.

El período 3 (transición lluvia-sequía 2004) tendió a mostrar los valores mayores de humedad edáfica, debido a la mayor precipitación registrada al final del mismo. Sin embargo, en general los períodos 1 y 3 tendieron a ser más húmedos que el 2 (Cuadro 1). Por consiguiente, las diferencias significativas ($P < 0,05$) encontradas entre épocas de muestreo (Cuadro 1), fueron debidas a diferencias en el total y distribución de la lluvia en cada una de ellas.

En ecosistemas tropicales de sabana donde abundan árboles aislados, la modificación del microclima generada por la presencia del dosel o copa favorece un mayor contenido de humedad en el suelo durante plena época lluviosa, debido a las temperaturas más bajas y menores tasas de evapotranspiración registradas en esa zona en comparación con el suelo del estrato herbáceo que está alrededor; esta situación sin embargo, puede revertirse a inicios de lluvia a razón de la mayor tasa de evaporación del árbol, tal como es reportado por Belsky y Canham (1994).

Radiación incidente por debajo del dosel arbóreo

En ambos potreros, la defoliación parcial del samán durante la sequía, indujo cambios importantes en la radiación disponible para el crecimiento del pasto. En el potrero Ceibita, la DFF diaria incidente sobre el pasto bajo la copa del árbol varió de 41% (períodos 1 y 3, transición lluvia-sequía 2003 y 2004, respectivamente) a 82% del total recibido (período 2, transición sequía-lluvia 2004). En el potrero El Mango, la DFF promedio bajo la sombra de los cuatro samanes fue de 33%, 48% y 26% para los períodos 1, 2 y 3, respectivamente. Esto corrobora lo señalado por Penton (2000), en cuanto a que la foliación y defoliación del samán están estrechamente vinculadas a variaciones en el hidroperíodo.

Cuadro 1. Contenido gravimétrico de humedad del suelo al final de tres períodos de muestreo en los diferentes potreros y pastos estudiados.

Potrero	Período					
	Lluvias-sequía 2003		sequía-lluvias 2004		Lluvias-sequía 2004	
Especie	Sombra	Sol	Sombra	Sol	Sombra	Sol
	----- % -----					
<u>Ceibita</u>						
<i>D. swazilandensis</i>	10,8Ac†	7,2Bc	14,1Ab	11,8Bb	18,0Aa	16,2Aa
<i>U. arrecta</i>	14,5Ab	15,3Aa	18,4Aab	16,3Ba	20,2Aa	16,1Aa
<u>El Mango</u>						
<i>U. arrecta</i>	20,4Ab	18,4Bb	25,0Aa	16,7Bb	21,4Aab	24,8Aa
<i>U. mutica</i>	23,1Aa	23,6Aa	19,7Ab	18,6Ab	21,6Aab	18,6Ab

† Letras mayúsculas diferentes dentro de un mismo período indican diferencias estadísticas significativas ($P < 0,05$) entre las dos condiciones lumínicas. Letras minúsculas diferentes para la misma condición lumínica indican diferencias estadísticas significativas entre períodos ($P < 0,05$).

Producción de materia seca en el estrato graminoide

El patrón de acumulación de biomasa forrajera durante el período 1 en las dos especies dominantes del potrero Ceibita: Ds y Ua, ha sido reportado anteriormente (Hernández *et al.*, 2007). En este caso, el rendimiento de materia seca a lo largo del rebrote en Ds no se vio afectado aún por un 62% de sombreado producido por el samán. Al igual que con la biomasa total acumulada, tampoco se encontraron diferencias entre condiciones de radiación en relación a la materia seca final de hojas y tallos (Cuadro 2). La respuesta neutral a la sombra se observó en Ds durante los tres períodos (Cuadro 2).

Un efecto contrario ocurrió en Ua (Cuadro 3), donde los rendimientos finales en la transición lluvia-sequía variaron significativamente entre sombra (184 g/m²) y sol (257 g/m²). Estas diferencias se debieron a que bajo esta intensidad de radiación (38% DFF), se afectó más la producción de tallos que hojas en esta especie (Cuadro 3). Sin embargo, el rendimiento final de Ua fue igual en los otros dos períodos (Cuadro 3). En el caso del período más seco, los valores más altos de materia seca de hojas bajo sombra (P<0,05), se observaron incluso en todas las semanas de rebrote excepto en la cuatro (datos no señalados).

El patrón de acumulación de biomasa aérea de Ua en el potrero El Mango y durante el período 1, contrastó con lo observado en el potrero Ceibita. En este caso, el crecimiento del pasto fue similar para las dos condiciones de radiación (considerando una DFF promedio de 33% bajo la copa de los árboles), con un incremento sostenido de biomasa a lo largo de todo el rebrote. Igualmente, el rendimiento final de materia seca no difirió significativamente entre sol (172 g/m²) y sombra (167 g/m²) (Cuadro 3). Esta respuesta a la sombra se repitió durante la época seca del año (DFF incidente sobre el pasto: 48%), pero al disminuir aún más la DFF (26%) y mejorar las condiciones de humedad disponible en el suelo para el período 3, los rendimientos finales de materia seca a pleno sol fueron de nuevo significativamente mayores (P<0,05) que bajo la sombra (233 g/m² vs. 136 g/m²) (Cuadro 3). Este mayor rendimiento en pleno sol estuvo asociado esta vez a un aumento proporcional tanto de hojas como tallos (Cuadro 3).

La reducción en la biomasa aérea acumulada de Ua en los potreros Ceibita y El Mango (28 y 42%, respectivamente), no fue sin embargo, proporcional a la disminución respectiva en la DFF (67 y 74%), pudiendo estar otros factores ambientales involucrados en la disminución del rendimiento.

Cuadro 2. Biomasa aérea acumulada, relación hoja:tallo (H:T), área foliar específica (AFE), índice de área foliar (IAF) y eficiencia de uso de radiación (EUR) en *D. swazilandensis* bajo dos condiciones de intensidad lumínica, al final de tres períodos de muestreo. Potrero Ceibita.

Parámetro	Período					
	lluvias-sequía 2003		sequía-lluvias 2004		lluvias-sequía 2004	
	Sombra	Sol	Sombra	Sol	Sombra	Sol
Biomasa total, g/m ²	113,7Aa†	106,5Aa	38,5Ab	35,6Ab	127,4Aa	126,0Aa
Hojas, g/m ²	54,4Aa	58,4Aa	23,4Ab	20,1Ab	61,4Aa	61,9Aa
Tallos, g/m ²	59,2Aa	48,1Ab	15,1Ab	15,4Ac	65,9Aa	64,1Aa
H:T	0,94Bb	1,22Aab	1,55Aa	1,33Aa	0,94Ab	0,98Ab
AFE, g/cm ²	295Ab	256Ab	881Aa	652Ba	362Ab	206Bb
IAF	1,6Ab	1,5Aa	2,1Aa	1,3Ba	2,2Aa	1,3Ba
EUR, g/MJ	1,48A	0,70B	nd	nd	nd	nd

† Letras mayúsculas diferentes dentro de un mismo período indican diferencias estadísticas significativas (P<0,05) entre las dos condiciones lumínicas. Letras minúsculas diferentes en cada condición de luz indican diferencias estadísticas significativas entre períodos (P<0,05). nd: No determinada.

Cuadro 3. Biomasa aérea acumulada, relación hoja:tallo (H:T), área foliar específica (AFE), índice de área foliar (IAF) y eficiencia de uso de radiación (EUR) en *U. arrecta* bajo dos condiciones de intensidad lumínica, al final de tres periodos de muestreo.

Potrero	Período					
	Lluvias-sequía 2003		Sequía-lluvias 2004		Lluvias-sequía 2004	
	Sombra	Sol	Sombra	Sol	Sombra	Sol
Potrero Ceibita						
Biomasa total, g/m ²	184,0Ba†	256,9Aa	78,1Ab	56,5Bc	156,9Aa	158,9Ab
Hojas, g/m ²	84,9Aa	101,2Aa	54,9Ab	35,5Bc	78,2Aa	73,2Ab
Tallos, g/m ²	991Ba	1 557Aa	23,2Ab	21,0Ac	78,7Aa	85,7Ab
H:T	0,9Ab	0,7Bc	2,4Aa	1,7Ba	1,0Ab	0,9Ab
AFE, g/cm ²	403Ab	306Ba	533Aa	318Ba	307Ac	259Bb
IAF	3,4Aa	3,1Aa	2,9Aab	1,1Bc	2,4Ab	1,9Ab
EUR, g/MJ	2,36A	1,44B	nd	nd	nd	nd
Potrero El Mango						
Biomasa total, g/m ²	167,0Aa	172,1Ab	88,6Ab	93,0Ac	135,6Ba	232,9Aa
Hojas, g/m ²	59,7Aa	61,1Ab	64,2Aa	68,9Ab	50,9Ba	96,1Aa
Tallos, g/m ²	107,3Aa	111,0Aa	24,4Ab	24,1Ab	84,7Ba	136,8Aa
H:T	0,58Ab	0,53Ab	2,68Aa	2,85Aa	0,60Ab	0,70Ab
AFE, g/cm ²	284Ac	270Ab	664Aa	434Ba	435Ab	371Aa
IAF	1,7Ab	1,7Ab	4,3Aa	3,0Ba	2,2Bb	3,4Aa

† Letras mayúsculas diferentes dentro de un mismo período indican diferencias estadísticas significativas ($P < 0,05$) entre las dos condiciones lumínicas. Letras minúsculas diferentes en cada condición de luz indican diferencias estadísticas significativas entre períodos ($P < 0,05$). nd: No determinada.

Aunque no se pretendió en este estudio comparar el comportamiento de una especie en particular en ambos potreros, los resultados obtenidos en Ua (la única especie presente en ambas zonas), parecen indicar que los mayores rendimientos observados en el potrero El Mango, aún en la transición sequía-lluvia, obedecen a contenidos de humedad en el suelo más altos, consecuencia a su vez de un sustrato más arcilloso.

El pasto Um domina, en concordancia con su hábitat natural, las zonas más bajas y con suelos más pesados, y por ende más propensas a sobresaturación de agua en el potrero El Mango, dada la abundancia de un sub-horizonte arcilloso en el área. Esta especie es reconocida por su relativa poca tolerancia a la sequía (Baruch, 1994; Guenni *et al.*, 2006) comparada con otros forrajes, por lo que se esperaría una disminución en su crecimiento durante aquellos periodos con menor precipitación. Esto se evidenció al comparar las tres épocas muestreadas bajo el sol (Cuadro 4), donde los rendimientos finales de materia seca oscilaron entre 59 g/m² (período 2) y 194-292 g/m² (períodos 1 y 3). Sin embargo, en el período más

seco el incremento en biomasa de este pasto bajo una DFF de alrededor del 50% fue casi el doble del obtenido a pleno sol (126 g/m² vs. 59 g/m², Cuadro 4), debido quizás a una mayor disponibilidad promedio de humedad bajo la sombra, aunque no evidenciada en este estudio. Aquí, el incremento en la biomasa aérea fue proporcional al observado tanto en la biomasa de hojas como de tallos (Cuadro 4). En los periodos con mayor precipitación, la foliación de los árboles de samán redujo la DFF bajo sus copas a un 26-33%, por lo que el rendimiento final de biomasa forrajera en esta zona se redujo significativamente ($P < 0,05$) en un 34-35%. Pero al igual que con Ua, dicha reducción no fue proporcional a la observada en la DFF.

En general, una menor precipitación y por ende, acumulación de humedad en el suelo, produjo en todas las gramíneas estudiadas, una menor acumulación de biomasa forrajera en el período 2 en relación a las otras épocas de muestreo.

En condiciones de baja disponibilidad de nutrientes en el suelo, algunos pastizales de gramíneas tropicales y subtropicales creciendo bajo la sombra de árboles

Cuadro 4. Biomasa aérea acumulada, relación hoja:tallo (H:T), área foliar específica (AFE) e índice de área foliar (IAF) en *U. mutica* bajo dos condiciones de intensidad lumínica, al final de tres periodos de muestreo. Potrero El Mango.

Parámetro	Período					
	Lluvias-sequía 2003		Sequía-lluvias 2004		Lluvias-sequía 2004	
	Sombra	Sol	Sombra	Sol	Sombra	Sol
Biomasa total, g/m ²	128,5Bb†	193,5Ab	126,4Ab	59,0Bc	191,1Ba	292,2Aa
Hojas, g/m ²	51,1Ba	86,2Ab	48,6Aa	22,5Bc	68,8Ba	116,5Aa
Tallos, g/m ²	77,4Bb	107,3Ab	77,8Ab	36,5Bc	122,3Ba	175,7Aa
H:T	0,70Aa	0,83Aa	0,63Aab	0,62Ab	0,55Ab	0,68Ab
AFE, g/cm ²	404Ab	390Aa	497Aa	321Ba	364Ab	328Aa
IAF	2,0Ba	3,4Aa	2,4Aa	0,75Bb	2,5Ba	3,8Aa

†Letras mayúsculas diferentes dentro de un mismo período indican diferencias estadísticas significativas ($P < 0,05$) entre las dos condiciones lumínicas. Letras minúsculas diferentes en cada condición de luz indican diferencias estadísticas significativas entre períodos ($P < 0,05$). nd: No determinada.

mejoran notablemente su producción de biomasa (Wilson *et al.*, 1990; Wilson y Wild, 1991). Además, en este estudio, la mayor producción de biomasa en algunos pastos durante la época de muestreo más seca, pudo haber estado asociada a una menor competencia por agua entre las gramíneas y los árboles a lo largo del año. En contraste, Wilson (1998) atribuyó el poco beneficio de la sombra de cuatro especies arbóreas sobre el mejoramiento de pastizales degradados de *Panicum maximum*, a una secuencia de años secos donde la intensa competencia por agua favoreció más a los árboles acompañantes. Por su parte, Oliveria *et al.* (2007) concluyeron que el menor rendimiento de materia seca en *U. brizantha* cv. Marandu bajo las hileras de eucalipto sembrado en distintos arreglos espaciales, fue debido a una mayor radiación incidente sobre las mismas, lo que promovía a su vez una mayor temperatura y evapotranspiración y consecuentemente, una disminución en la disponibilidad de humedad para la gramínea.

Por otro lado, si bajo condiciones óptimas la reducción en biomasa es proporcional a la disminución en la DFF (Wilson y Wild 1995), bajo condiciones moderadas de sombra, y dependiendo del grado de tolerancia de la especie, se esperaría un mayor beneficio de la presencia del componente arbóreo sobre la producción de forraje (Paciullo *et al.*, 2007). Los resultados de este estudio, en particular para *Um*, confirman tanto el efecto favorable de la presencia del samán sobre la productividad de la cobertura herbácea, como el grado de plasticidad fenotípica de las especies de gramínea estudiadas, lo que explica

en gran medida la persistencia de las mismas en ese ecosistema bajo pastoreo discontinuo.

Los efectos variados de la sombra sobre el crecimiento de los pastos, son el resultado de la compleja interacción entre la naturaleza de la competencia árbol-gramínea, las condiciones del suelo y clima, y el grado de modificación del microclima y los nutrientes del suelo por parte del componente arbóreo (Scholes y Archer, 1997; Wilson, 1998; Cruz *et al.*, 1999).

La biomasa muerta en pie estuvo conformada por restos de vaina y lámina foliar, representando en todos los casos un máximo del 5% de la materia seca aérea, por lo que no fue tratada en detalle en este estudio.

Cambios en la relación hoja:tallo, área foliar específica e índice de área foliar

En el caso de *Ds*, únicamente en el primer período el cociente H:T mostró diferencias significativas ($P < 0,05$) entre condiciones de luz, con valores de 0,9 y 1,2 bajo la sombra del árbol y en la condición de pleno sol, respectivamente (Cuadro 2). La plasticidad morfológica ante la disminución en la radiación fue más evidente en *Ua* creciendo en el potrero Ceibita, donde mostró bajo sombra una mayor relación H:T que a pleno sol, con una variación máxima de 1,7 (sol) a 2,4 (sombra) en el período sequía-lluvia. Estas diferencias entre condiciones de radiación fueron sin embargo, más atenuadas en el potrero El Mango (Cuadro 3). En el caso de *Um*, especie fuertemente estolonífera, la distribución de materia seca en el

forraje no se vio modificada por la presencia del dosel arbóreo (Cuadro 4).

A excepción de Um (Cuadro 4), los valores de H:T fueron en general superiores ($P < 0.05$) durante el período sequía-lluvia en comparación con la transición lluvia-sequía; esto debido a que a mitad del primero se produjo un rebrote importante por el inicio de las lluvias, estimulando en gran medida la producción de follaje (Cuadros 2 y 3).

La distribución de materia seca en la biomasa aérea puede también ser influenciada por la época del año. El estrés causado por el déficit hídrico a comienzos de la transición sequía-lluvia pudo disminuir el crecimiento y retrasar el desarrollo de tallos, dando como resultado una pastizal con una relación H:T mas alta (Wong y Wilson, 1980; Valles *et al.*, 1995); mientras que en la época de lluvias y transición hacia la sequía, ocurrió una mayor elongación de los tallos, aumentando su proporción y como consecuencia induciendo una disminución en la relación H:T.

De la misma forma, posibles efectos causados por la variación en la calidad de la luz bajo el dosel arbóreo y controlados por el fitocromo, pudieran ser responsables de estos cambios en la relación hoja:tallo dentro del pasto (Humphreys, 1994; Gautier *et al.*, 1995).

Un efecto común en Ds e independiente del período de muestreo fue el incremento significativo ($P < 0,05$) del AFE y el IAF bajo la condición de sombra, con porcentajes máximos de incremento (período 3) del orden de 73 y 76% para el IAF y AFE, respectivamente (Cuadro 2). Esta tendencia se observó también en Ua en ambos potreros a excepción del período 3, con incrementos máximos (período 2) de 164 y 68% para IAF y AFE en el potrero Ceibita, y de 42 y 53% en el caso del potrero El Mango, respectivamente (Cuadros 2 y 3). En ambos pastos se observó claramente como se compensó por una menor radiación disponible incrementando la superficie asimilatoria para el final del rebrote. La especie Um mostró menos plasticidad morfológica en estos caracteres; pero aún en la transición sequía-lluvia los incrementos en IAF y AFE por efecto de la sombra fueron de 220 y 55%, respectivamente (Cuadro 4).

El aumento sustancial en el AFE con una masa foliar relativamente menor en condiciones de baja intensidad lumínica, es considerado como una

respuesta de aclimatación típica de plantas con alta plasticidad fenotípica (Humphreys, 1994; Lambers *et al.*, 1998), y ha sido demostrado en otros estudios de campo con *U. decumbens* (Paciullo *et al.*, 2007; Gómez y Guenni, datos sin publicar) y también en invernadero con esta especie y con *U. brizantha* y *U. dictyoneura* (Guenni *et al.*, 2008). Las hojas de sombra normalmente son mayores en longitud y ancho, siendo también más delgadas que aquellas producidas bajo elevadas intensidades lumínicas (Norton *et al.*, 1991; Castro *et al.*, 1999; Guenni *et al.*, 2008). Un valor más alto de AFE implica una superficie asimilatoria más eficiente en la captación de luz; esto aunado a una mayor proporción de radiación difusa incidente bajo la copa de los árboles, pudiera compensar así por la menor cantidad de radiación directa bajo el dosel arbóreo.

Valor nutricional y eficiencia de uso de radiación del estrato graminoide

En el potrero Ceibita, la concentración de N en la biomasa aérea de Ds y Ua al final del rebrote y durante la primera transición lluvia-sequía (período 1), fue mayor ($P < 0,05$) bajo 62% de sombra que fuera del área de influencia del árbol, con un rango de variación de 1,3-1,8% y 1,3-1,9% para Ds y Ua, respectivamente. En el potrero El Mango tales diferencias se mantuvieron solo en el caso de Um (rango de variación: 1,4-1,8%), no existiendo efecto del dosel arbóreo sobre la concentración de N en el forraje de Ua (Cuadro 5). De forma general, las gramíneas presentaron valores de proteína por encima del valor crítico de 6-8% necesario para cumplir los requerimientos del ganado (Minson, 1992).

En el caso del P, los valores bajo sombra ($0,33 \pm 0,009$) fueron significativamente superiores ($P < 0,05$) a la condición de sol ($0,25 \pm 0,02$), solo para Ua presente en el potrero Ceibita. En los otros casos, los valores de P fueron en general más altos (30-49% de incremento) fuera de la copa de los árboles (Cuadro 5). Independientemente de la condición de radiación solar, las tres especies estudiadas presentaron niveles de fósforo similares a los mínimos requeridos para bovinos a pastoreo (McDowell, 1992).

En relación a la FDN y la degradabilidad in vivo de la materia seca, la sombra no alteró significativamente los valores correspondientes, a excepción del potrero Ceibita donde los valores de

Cuadro 5. Concentración de nitrógeno (N) y fósforo (P), fibra detergente neutra (FDN) y degradabilidad *in situ* de la materia seca en la biomasa forrajera de tres especies de pasto bajo dos condiciones de intensidad lumínica, al final del período lluvias-sequía 2003.

Potrero	N		P		FDN		Degradabilidad	
	Sombra	Sol	Sombra	Sol	Sombra	Sol	Sombra	Sol
Especie	-----%							
<u>Ceibita</u>								
<i>D. swazilandensis</i>	1,8a†	1,3b	0,43b	0,64a	58,3b	62,1a	62,9a	63,5a
<i>U. arrecta</i>	1,9a	1,3b	0,33a	0,25b	60,6b	72,3a	62,0a	61,5a
<u>El Mango</u>								
<i>U. arrecta</i>	1,7a	1,7a	0,27b	0,35a	65,4a	64,9a	67,1a	65,2a
<i>U. mutica</i>	1,8a	1,4b	0,30b	0,39b	64,0a	65,3a	65,7a	64,0a

† Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas ($P < 0,05$) entre las dos condiciones lumínicas.

fibra fueron menores en la sombra. Los rangos para las tres especies, potreros y condiciones de radiación para FDN y degradabilidad de la materia seca fueron 58-72% y 61-67%, respectivamente (Cuadro 5). Con valores relativamente similares de pared celular no se esperarían diferencias marcadas en la degradabilidad ruminal del forraje; los valores altos obtenidos (>50%) muestran en todo caso el potencial de estos pastos para la alimentación animal (Milford, 1967).

Al respecto, algunos autores (Cruz, 1997; Wilson, 1998; Carvalho *et al.*, 2002; Paciullo *et al.*, 2007) también coinciden en afirmar que el contenido de proteína cruda de algunos pastos tropicales incrementa debajo de la copa de los árboles. Ello sugiere que dada las variaciones que se producen bajo el dosel arbóreo en cuanto a una disminución de la temperatura y aumento de la humedad en los primeros centímetros del suelo, así como el incremento asociado en el contenido de materia orgánica y de la actividad de la biota edáfica (Belsky y Canham, 1994; Wilson, 1996/1998; Sánchez *et al.*, 1997; Scholes y Archer, 1997; Cruz *et al.*, 1999; Xavier *et al.*, 2003), puede ocurrir un incremento en la disponibilidad de los elementos del suelo para las gramíneas sombreadas, asociado en algunos casos a una disminución en el contenido de fibra cruda y por ende, un mejoramiento en la digestibilidad de la materia seca (Belsky *et al.*, 1989; Carvalho *et al.*, 1994; de Oliveira *et al.*, 2007; Paciullo *et al.*, 2007).

La eficiencia de uso de la radiación fotosintéticamente activa fuera y bajo la copa de los árboles solo fue estimada en el potrero Ceibita y durante el período 1. Para los dos pastos evaluados, la EUR bajo el dosel arbóreo fue alrededor del doble de lo encontrado en el pasto bajo la condición de plena luz, con valores de 1,5 vs. 0,7 g/MJ (Cuadro 2) y 2,4 vs. 1,4 g/MJ (Cuadro 3), para Ds y Ua, respectivamente.

Los valores de EUR obtenidos fuera del área de influencia del árbol de samán fueron menores o iguales a aquellos (1,3-1,7 g/MJ) obtenidos por Guenni *et al.* (2005) en varias especies de *Urochloa* cultivadas en campo durante la época lluviosa. En este trabajo, los pastos estudiados no recibieron ningún tipo de fertilización, por lo que el valor reportado de 2,4 g/MJ para Ua bajo la sombra y que coincide con el rango potencial (2-4 g/MJ) propuesto para gramíneas C4 (Squire, 1990; Cruz 1995/1996), solo puede ser explicado por un incremento sustancial en la disponibilidad de nitrógeno en el pasto, lo cual fue demostrado anteriormente para esta y las otras especies de pasto estudiadas.

Un mejoramiento de la nutrición mineral bajo la sombra (Belsky, 1992; Cruz *et al.*, 1999) estaría asociado a una mayor actividad fotosintética del estrato herbáceo y por ende, a una mejor eficiencia de conversión de CO₂ en biomasa, a menos que el cociente vástago:raíz se vea incrementado significativamente con una reducción en la DFF (Cruz, 1995). Sin embargo, este incremento sustancial en la EUR en

la primera transición lluvia-sequía no fue suficiente para compensar por una reducción de alrededor de 50% en la luz disponible, dado que los rendimientos finales bajo la sombra no fueron mayores que aquellos a pleno sol.

CONCLUSIONES

Para las condiciones agroecológicas de este estudio, rendimientos similares o mayores de materia seca a lo largo del año, aunado a un incremento en el valor nutricional del forraje bajo la copa de los árboles, indica que la sombra ejercida por este componente puede tener efectos beneficiosos sobre las gramíneas dominantes del pastizal.

De los pastos estudiados, *D. swazilandensis* mostró la mayor tolerancia a la sombra, dado que su acumulación de biomasa no fue afectada dentro del rango (38-82%) de intensidades lumínicas encontradas a lo largo del año bajo el dosel arbóreo.

Las otras dos especies, *U. arrecta* y *U. mutica*, fueron relativamente menos tolerantes a niveles bajos (26-33%) de radiación incidente, cuando los árboles de samán están en máxima foliación. Sin embargo, bajo condiciones más secas y con una radiación disponible de 48% del total incidente, la acumulación de biomasa en *U. mutica* fue mayor bajo la copa de los árboles que fuera de la misma. La persistencia de esta especie en el sistema silvopastoril parece estar entonces determinada por el efecto beneficioso producido por el dosel arbóreo en la época más crítica del año.

LITERATURA CITADA

- Baruch Z. 1994. Responses to drought and flooding in tropical forage grasses. I. Biomass allocation, leaf growth and mineral nutrients. *Plant and Soil*, 164: 87-96.
- Belsky A.J. 1992. Effects of trees on nutritional quality of understory gramineous forage in tropical savannas. *Trop. Grasslands*, 26: 12-20.
- Belsky A.J., R.G. Amundson, J.M. Duxbury, S.J. Riha, A.R. Ali y S.M. Mwonga. 1989. The effects of trees on their physical, chemical, and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *J. Applied Ecol.*, 26: 1005-1024.
- Belsky A.J. y C.D. Canham. 1994. Forest gaps and isolated savanna trees. An application of patch dynamics in two ecosystems. *BioScience*, 44: 77-84.
- Carvalho M.M., V.P. Freitas y D.F. Xavier. 2002. Inicio de florecimiento, produção e valor nutritivo de gramíneas forrageiras tropicais sob condição de sombreado natural. *Pesquisa Agropec.Bras.*, 37(5): 717-722.
- Carvalho, M.M, V.P. Freitas, D.S. Almeida y H.A. Villaca. 1994. Efeito de árvores isoladas sobre a disponibilidade e composição mineral da forragem de pastagens de braquiária. *Rev. Soc. Bra. Zootecnia*, 23: 709-718.
- Castro, C.R.T. de, R. García, M.M. Carvalho y L. Couto. 1999. Produção forrageira de gramíneas cultivadas sob luminosidade reducida. *Rev.Bra. Zootecnia*, 28: 919-92.
- Cruz P. 1995. Use of the RUE concept for analysing growth of pure and mixed tropical forage crops. En Sinoquet H. y P. Cruz (Eds.). *Ecophysiology of Tropical Intercropping*. INRA. Paris, France. pp: 319-330.
- Cruz P. 1996. Growth and nitrogen nutrition of a *Dichanthium aristatum* pasture under shading. *Trop. Grasslands*, 30: 407-413.
- Cruz P. 1997. Effect of shade on the growth and mineral nutrition of a C4 perennial grass under field conditions. *Plant and Soil*, 188: 227-237.
- Cruz P., J. Siera, J.R. Wilson, M. Dulornme y R. Tournebize. 1999. Effects of shade on the growth and mineral nutrition of tropical grasses in silvopastoral systems. *Ann. Arid Zone*, 38(3&4): 335-361.
- Escalante E. y L. Boscan. 1993. Inventario preliminar de sistemas agroforestales en Venezuela. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables. Servicio Forestal Venezolano. Caracas. Mimeo.
- Ewell J. y A. Madriz. 1968. Zonas de Vida de Venezuela. Memoria Explicativa sobre el Mapa Ecológico. Ministerio de Agricultura y Cría. Dirección de Investigación. FONAIAP. Caracas, Venezuela.

- Gautier H., C. Varlet-Grancher, F. Gastal y B. Moulia. 1995. Evolution of the leaf area index in a white clover and tall fescue intercrop: possible regulation by light quality. *En* Sinoquet H. y P. Cruz (Eds.). *Ecophysiology of Tropical Intercropping*. INRA. Paris, France. pp: 275-284.
- Giraldo L. y G. Vélez. 1993. El componente animal en los sistemas silvopastoriles. *Industrias & Producción Agropecuaria*. Azoodea, Medellín, 1(3): 27-31.
- Guenni O., J.L. Gil y Y. Guédez. 2005. Growth, forage yield and light interception and use by stands of five *Brachiaria* species in a tropical environment. *Trop. Grasslands*, 39: 42-53.
- Guenni O., J.L. Gil, Z. Baruch, L. Márquez y Núñez, C. 2006. Respuestas al déficit hídrico en especies forrajeras de *Brachiaria* (Trin.) Griseb. (Poaceae). *Interciencia*, 31(7): 505-511.
- Guenni O., S. Seiter y R. Figueroa. 2008. Growth responses of three *Brachiaria* species to light intensity and nitrogen supply. *Trop. Grasslands*. En prensa.
- Hernández M.J., O. Guenni y J.L. Gil. 2007. Acumulación de biomasa e intercepción y uso de luz en dos gramíneas forrajeras bajo un sistema silvopastoril en el estado Yaracuy, Venezuela. *Rev. Facultad de Agronomía LUZ*, 24(Supl. 1): 342-347.
- Humphreys L.R. 1994. *Tropical Pastures: Their Role in Sustainable Agriculture*. Longman Scientific and Technical/John Wiley and Sons. New York, USA.
- Jackson, J. y A.J. Ash. 1998. Tree-grass relationships in open eucalypt woodlands of Northeastern Australia: influence of trees on pasture productivity, forage quality and species distribution. *Agroforestry Syst.*, 40: 159-176.
- Lambers H., F.S. Chapin III y T.L. Pons. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag. New York, USA.
- Mahecha L. 2003. Importancia de los sistemas silvopastoriles y principales limitantes para su implementación en la ganadería colombiana. *Rev. Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 16(1): 11-18.
- Mahecha L., M. Rosales y C. Molina. 1999. Experiencias en un sistema silvopastoril de *Leucaena leucocephala* - *Cynodon plectostachyus* - *Prosopis juliflora* en el Valle del Cauca. *En* Sánchez M. y M. Rosales (Eds.). *Agroforestería para la Producción Animal en Latinoamérica*. Serie FAO Producción y Salud Animal, No. 143. Roma, Italia. pp. 407-420.
- McDowell L.R. 1992. *Minerals in Human and Animal Nutrition*. Academic Press. San Diego, USA.
- Milford R. 1967. Nutritive value and chemical composition of seven tropical legumes and Lucerne grain in subtropical south-eastern Queensland. *Aust. J. Exp. Agr. Ani. Husb.*, 7: 540-545.
- Minson J. 1992. Composición química y valor nutritivo de las gramíneas tropicales. *En* Skerman P.J. y F. Riveros (Eds.). *Gramíneas Tropicales*. FAO. Roma, Italia. p.181-189.
- Nair P.K.R. 1993. *An Introduction to Agroforestry*. Kluwer. Dordrecht, Netherlands.
- Norton B.W., J.R. Wilson, H.M. Shelton y K.D. Hill. 1991. The effect of shade on forage quality. *En* Shelton H.M. y W.W. Stür (Eds.). *Forages for Plantations Crops*. ACIAR Proceedings No. 32. Bali, Indonesia. 1990. ACIAR. Canberra, Australia. pp. 83-88.
- Oliveira, T.K. de, R.L.G. Macedo, I.P.A. dos Santos, E.M. Higashikawa y N. Venturin. 2007. Productividade de *Brachiaria brizantha* (Hochst. ex A. Rich) Staff cv. Marandu sob diferentes arranjos estruturais de sistema agrossilvipastoril com eucalipto. *Ciência e Agrotecnologia*, Lavras, 31(3): 748-757.
- Orskov E., E. Hovell y F. Mould. 1980. The use of the nylon bag technique for the evaluation of feedstuffs. *Trop. Ani. Prod.*, 5: 195-213.
- Paciullo, D.S.C., C.A.B. de Carvalho, L.J.M. Aroeira, M.J.F. Morenz, F.C.F. Lopes y R.O.P. Rossiello. 2007. Morfofisiologia e valor nutritivo do capim-braquiária sob sombreamento natural e a sol pleno. *Pesq. Agr. Bra.*, 42(4): 573-579.

- Penton G. 2000. Efecto de la sombra de los árboles sobre el pastizal en un sistema seminatural. Tesis de Maestría en Pastos y Forrajes. Universidad de Matanzas, Camilo Cienfuegos. EEPF Indio Hatuey, Cuba.
- Penton G., F. Blanco y M. Soca. 1998. La sombra de los árboles como fuente de variación de la composición botánica y la calidad del pastizal en una finca pastoril. Memorias III Taller Internacional Silvopastoril: Los árboles y los Arbustos en la Ganadería. Matanzas, Cuba. pp. 32-34.
- Ribaski J. 2000. Influência da algaroba (*Prosopis juliflora* (SW.) DC.) sobre a disponibilidade e qualidade da forragem de capim-búfel (*Cenchrus ciliaris*) na região semi-árida brasileira. Tese Doutorado. Escola de Florestas. Universidade Federal do Paraná. Curitiba, Brasil.
- Ruiz T. y G. Febles. 1998. Agronomía y manejo de *Leucaena leucocephala*. Curso Internacional sobre los sistemas silvopastoriles en la ganadería tropical. EEPF Indio Hatuey. Matanzas, Cuba.
- Sánchez L.F., J. García-Miragaya y N. Chacón. 1997. Nitrogen mineralization in soils under grasses and under trees in a protected Venezuelan savanna. *Acta Oecologica*, 18(1): 27-37.
- Sayer J.A. y T.C. Whitmore. 1991. Tropical moist forest: Destruction and species extinction. *Biol. Conservation*, 55: 199-213.
- Scholes R.J y S.R. Archer. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 28: 517-544.
- Shelton H., J. Lowry, R. Gutteridge, R. Bray y J. Wildin. 1991. Sustaining productive pastures in the tropics, 7. Tree & shrubs legumes in improved pastures. *Trop. Grasslands*, 25: 119-128.
- Squire G.R. 1990. *The Physiology of Tropical Crop Production*. CAB International. Wallingford, Inglaterra.
- STATISTIX. 2005. Analytical software. Florida. USA.
- Van Soest, P. 1963. Use of detergents in the analysis of fibrous feed. 1: Preparation of fiber residues of low nitrogen content. *J. Asso. Agr. Chem.*, 46: 825-882.
- Valles B., E. Castillo y L. Herrera 1995. Rendimiento de forraje y proporción de hojas de accesiones de pasto guinea (*Panicum maximum* Jacq.). *Pasturas Trop.*, 17(2): 32-35.
- Viáfara B., T. Clavero y O. Araujo-Febres. 1997. Efecto de sombreado de samán (*Pithecellobium saman* Jacq. (Benth)) sobre el crecimiento y desarrollo del pasto guinea (*Panicum maximum* Jacq.). *Arch. Latin. Prod. Animal*, 5(Supl. 1): 39-41.
- Wilson J.R. 1990. The eleventh hypothesis: Shade. *Agroforestry Today*, 2: 14-15.
- Wilson J.R. 1996. Shade-stimulated growth and nitrogen uptake by pasture grasses in a subtropical environment. *Aus. J. Agr. Res.*, 47: 1075-1093.
- Wilson J.R. 1998. Influence of planting four tree species on the yield and soil water status of green panic pasture in subhumid south-east Queensland. *Trop. Grasslands*, 32: 209-220.
- Wilson J.R. y D.W.M. Wild 1995. Nitrogen availability and grass yield under shade environments. *En* Mullen B.F. (Ed.). *Integration of Ruminants in Plantation Systems in South East Asia*. ACIAR Proceedings No. 64. North Sumatra, 1994. ACIAR. Canberra, Australia. pp. 42-48.
- Wilson J.R. y D.W.M. Wild. 1991. Improvement of nitrogen nutrition under shading. *En* Shelton H.M. y W.W. Stür (Eds.). *Forages for Plantations Crops*. ACIAR Proceedings No. 32. Bali, Indonesia. 1990. ACIAR. Canberra, Australia. pp. 77-82.
- Wilson J.R. y M.M. Ludlow. 1991. The environment and potential growth of herbage under plantations. *En* Shelton H.M. y W.W. Stür (Eds.). *Forages for Plantations Crops*. ACIAR Proceedings No. 32. Bali, Indonesia. 1990. ACIAR. Canberra, Australia. pp. 10-24.
- Wilson J.R., K. HILL, D.M. Cameron y H.M. Shelton. 1990. The growth of *Paspalum notatum* under the shade of a *Eucalyptus grandis* plantation or in full sun. *Trop. Grasslands*, 24: 24-28.

- Wong C.C. 1991. Shade tolerance of tropical forages: A Review. *En* Shelton H.M. y W.W. Stür (Eds.). Forages for Plantations Crops. ACIAR Proceedings No. 32. Bali, Indonesia. 1990. ACIAR. Canberra, Australia. pp. 64-69.
- Wong C.C. y J.R. Wilson. 1980. Effects of shading on the growth and nitrogen content of green panic and siratro in pure and mixed swards defoliated at two frequencies. *Aus. J. Agr. Res.*, 31: 269-285.
- Xavier D.F., M.M. Carvalho, M.J. Alvim y M.A. Botrel. 2003. Melhoramiento da fertilidade do solo em pastagem de *Brachiaria decumbens* associada com leguminosas arbóreas. *Pasturas Trop.*, 25: 23-26.