Alimentación y nutrición animal

Artículos de investigación científica y tecnológica

Cambios bromatológicos y estructurales en *Megathyrsus maximus* bajo cuatro arreglos silvopastoriles

Bromatological and structural changes in *Megathyrsus maximus* in four silvopastoral arrangement systems

Wilson Andrés Barragán-Hernández,[1*] Yasmín Socorro Cajas-Girón[2]

[1] Investigador máster, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA), CI Turipaná. Cereté, Colombia. Correo: wbarraganh@agrosavia.co. Orcid: https://orcid.org/0000-0003-3528-4296
[2] Investigadora PhD (en retiro), Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA), CI Turipaná. Cereté, Colombia. Correo: yasminscg@gmail.com. Orcid: https://orcid.org/0000-0002-8740-9567

Editor temático: Edwin Castro Rincón (Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria [AGROSAVIA])

Fecha de recepción: 7/05/2018
Fecha de aprobación: 31/01/2019

Para citar este artículo: Barragán-Hernández, W. A., & Cajas-Girón, Y. S. (2019). Cambios bromatológicos y estructurales en *Megathyrsus maximus* bajo cuatro arreglos silvopastoriles. *Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, *20*(2), 231-244

DOI: https://doi.org/10.21930/rcta.vol20_num2_art:1458

Esta licencia permite distribuir, remezclar, retocar, y crear a partir de la obra de modo no comercial, siempre y cuando se dé el crédito y se licencien sus nuevas creaciones bajo las mismas condiciones.

* Autor de correspondencia. Kilómetro 13, Vía Montería-Cereté, Córdoba.

2019 Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria

Resumen

El objetivo de este estudio fue comparar el comportamiento bromatológico y estructural de *Megathyrsus maximus* (Poaceae) bajo cuatro arreglos silvopastoriles y una pradera sin árboles. Se utilizaron jaulas de exclusión para evaluar cuatro edades de rebrote: 7, 14, 21 y 28 días. En cada edad, se registró la proteína cruda, fibra en detergente neutro, fibra en detergente ácido y digestibilidad *in situ* de la materia seca (bromatológico), así como altura de planta, relación hoja:tallo y ancho de la hoja (estructural). El arreglo silvopastoril afectó el contenido de proteína en *M. maximus* ($p < 0,05$). El promedio de la proteína en los tratamientos Pasto y p-Arbust fue 2,42 % menor que el promedio de los tratamientos p-Arbor, p-Arbust-Arbor y p-Arbust-Arbor-M. Los contenidos de fibra en detergente neutro (65,16 %) y ácido (37,30 %) fueron mayores en época seca ($p < 0,05$). En la respuesta estructural, el tratamiento afectó la altura, la relación hoja:tallo y ancho de la hoja ($p < 0,05$), con los mayores registros en p-Arbor (80,26 cm), Pasto (51,75:1 g) y p-Arbust-Arbor (2,73 cm), respectivamente. Se registró interacción de la edad, la época y el arreglo ($p < 0,05$) en la altura y ancho de la hoja. En estas características, los arreglos silvopastoriles con cobertura arbórea evidenciaron una mejor respuesta en época seca a 28 días, comparado con los sistemas sin árboles. Se concluye que el arreglo silvopastoril influyó en la respuesta adaptativa de *M. maximus*, con incremento de proteína y mejor respuesta en alto y ancho de hoja.

Palabras clave: *Megathyrsus maximum*, Mombasa, *Panicum maximum*, plasticidad fenotípica, sistemas agrosilvopastoriles, valor nutritivo

Abstract

This study aimed to compare the bromatological and structural behavior of *Megathyrsus maximus* (Poaceae) in four silvopastoral arrangement systems and a treeless meadow. Exclusion cages were used to evaluate four regrowth ages: 7, 14, 21 and 28 days. In each stage, the following variables were assessed: crude protein, neutral detergent fiber, acid detergent fiber and *in situ* dry matter digestibility (bromatological), as well as plant height, leaf: stem ratio and leaf width (structural). Crude protein in *M. maximus* was affected by the silvopastoral arrangement ($p < 0.05$). The crude protein in the Pasto and p-Arbust treatments were 2.42 % lower compared to the means of the treatments p-Arbor, p-Arbust-Arbor, and p-Arbust-Arbor-M. The neutral (65.16 %) and acid (37.30 %) detergent fiber contents were higher in the dry season ($p < 0.05$). Regarding the structural response, treatment affected ($p < 0.05$) plant height, leaf: stem ratio and leaf width, with the highest values shown by p-Arbor (80.26 cm), Pasto (51.75:1 g), and p-Arbust-Arbor (2.73 cm), respectively. Interaction among age, season and arrangement was recorded ($p < 0.05$) in leaf height and width. In the silvopastoral arrangement system with tree cover, leaf height and width were higher at 28 regrowth days in the dry season, compared with the systems without trees. In conclusion, the silvopastoral arrangement system influenced the adaptative response of *M. maximus*, with an increase in crude protein and better response in leaf height and width.

Keywords: *Megathyrsus maximum*, Mombasa, nutritive value, *Panicum maximum*, phenotypic plasticity, silvopastoral systems

Introducción

Los sistemas silvopastoriles (SSP) se caracterizan como arreglos agroforestales que incluyen especies arbustivas, arbóreas o maderables, en compañía de un componente herbáceo generalmente asociado a gramíneas (Pezo & Ibrahim, 1998; Sinclair, 1999), que pueden ser desde intensivos (> 10.000 arbustos/ha) sin cobertura arbórea generalizada (Calle et al., 2013), hasta multiestratificados con baja densidad (< 100 árboles/ha) y cobertura arbórea generalizada (Cajas-Giron & Sinclair, 2001).

En el caso de los sistemas multiestratos, las interacciones de facilitación (disminución de la evapotranspiración, fijación de nitrógeno, entre otras) y competencia (agua, luz y nutrientes) entre el componente arbóreo y el herbáceo son elementos importantes en la sostenibilidad y productividad del sistema (Dohn et al., 2013; Guenni, Seiter, & Figueroa, 2008; Martínez, Cajas, León, & Osorio, 2014), especialmente bajo condiciones de pastoreo. Sin embargo, en ocasiones el potencial de productividad herbácea de los SSP con cobertura arbórea llega a ser limitado por el efecto de la sombra (Abraham et al., 2014; Paciullo et al., 2017). Usualmente, interceptaciones de radiación incidente por encima del 50 % pueden afectar la producción de biomasa en gramíneas tropicales (Guenni et al., 2008; Paciullo et al., 2017; Villanueva, Ibrahim, & Ríos, 2008), debido a la reducción en la tasa de fotosíntesis, especialmente en especies C4 (Dohn et al., 2013; Santiago-Hernández et al., 2016).

Las interacciones entre la cobertura (dosel) de los árboles y la productividad de las especies herbáceas no son del todo lineales, particularmente en especies de gramíneas que pueden exhibir atributos de plasticidad morfológica y adaptativa (Abraham et al., 2014; Guenni et al., 2008), término que ha sido descrito como la habilidad que poseen algunas plantas para cambiar atributos bioquímicos, morfológicos y fisiológicos, como respuesta ante variaciones ambientales temporales o permanentes (De Kroon, Huber, Stuefer, & Van Groenendael, 2005; Dias-Filho, 2002). Según Guenni et al. (2008), estas adaptaciones en su mayor proporción están asociadas a reducciones en la tasa respiratoria, incremento en la relación parte área/raíz e incremento en el área foliar específica. Otros autores también han citado alongamiento de hojas (Paciullo et al., 2017) y reducción en la tasa de aparición de tallos e incremento en su longitud (Abraham et al., 2014).

En gramíneas (Poaceae) del género *Megathyrsus* se han reportado evidencias de plasticidad adaptativa bajo condiciones de sombra de árboles, con incremento en atributos morfológicos como altura de la planta, ancho y largo de la hoja, y tasa de aparición de tallos (Medinilla-Salinas et al., 2013; Paciullo et al., 2017; Santiago-Hernández et al., 2016; Silveira, Dos Santos, Rodrigues, Rodrigues, & Alencar, 2017; Viafara, Clavero, & Araujo-Febres, 1997), así como atributos bioquímicos como incrementos en el contenido de proteína cruda (Durr & Rangel, 2003; Paciullo et al., 2017; Santiago-Hernández et al., 2016).

El comportamiento del componente herbáceo, bajo condiciones de cobertura arbórea en un sistema silvopastoril, es parte fundamental de su éxito y adopción. Sin embargo, aún existe poco conocimiento sobre el potencial de las gramíneas en sistemas silvopastoriles con cobertura arbórea y restricción lumínica (Silveira et al., 2017).

El objetivo del presente estudio fue comparar el comportamiento bromatológico y estructural de la gramínea *Megathyrsus maximus* (Jacq.) B.K. Simon & S.W.L. Jacobs (Poaceae), bajo cuatro arreglos silvopastoriles de estratos múltiples y una pradera sin árboles.

Materiales y métodos

Área de estudio

La evaluación se llevó a cabo en el centro de investigación Turipaná, vinculado a la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA), localizado en Cereté, Córdoba,

2019 Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria

Colombia (08°51' N, 75°49' O, altitud de 18 m s. n. m.), correspondiente a la región Caribe colombiana. La zona presenta dos períodos climáticos definidos: un período de lluvias que se presenta de mayo a noviembre y otro seco entre los meses de diciembre a abril. La precipitación promedio anual es de 1.380 mm, con una temperatura media anual de 28 °C. Durante el año, se registra una evapotranspiración potencial de 1.240 mm y una humedad relativa de 81 % (datos de la estación climatológica AGROSAVIA-Turipaná). Según la clasificación de zonas de vida de Holdridge (1971), el área se clasifica ecológicamente como bosque seco tropical (bs-T).

En 1998 se establecieron cuatro tipos de sistemas silvopastoriles de diferente estructura y complejidad, y una pradera sin árboles (control) (Cajas-Giron & Sinclair, 2001). Los arreglos evaluados estuvieron compuestos por tres distintos estratos: pasturas, arbustos y árboles (productores de frutos o maderables). El tratamiento control (Pasto) estuvo conformado solo por pasturas (*Cynodon nlemfuensis* Vanderyst, *Dichanthium aristatum* (Poir.) C. E. Hubb. y *M. maximus*). El primer arreglo silvopastoril presentó solamente arbustos *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. y *Crescentia cujete* L. (p-Arbust); el segundo incluyó un estrato de árboles *Cassia grandis* L. F., *Pithecellobium saman* (Jacq.) Benth. y *Guazuma ulmifolia* Lam. (p-Arbor); el tercero (p-Arbust-Arbor), la combinación de pasturas, arbustos y árboles, y el cuarto arreglo (p-Arbust-Arbor-Mad) incluyó los estratos anteriores más la inclusión de especies maderables *Pachira quinata* W.S. Alverson y *Swietenia macrophylla* King (tabla 1).

El experimento se desarrolló en un área de 30 ha, dividida por un efecto diferencial de drenaje en tres sectores caracterizados como bloques (drenaje deficiente, moderado y óptimo). En cada bloque, se estableció una repetición de los tratamientos evaluados en un área de 2 ha (100 m de ancho por 200 m de largo), para un total de tres repeticiones por tratamiento y 15 parcelas (figura 1). Cada tratamiento estuvo dividido en 5 franjas de 4.000 m^2, sujetas a un esquema de pastoreo de 2 días de ocupación y 28 días de descanso.

Figura 1. Imagen satelital de la distribución espacial de los sistemas silvopastoriles en el CI Turipaná (AGROSAVIA), en Cereté (Córdoba, Colombia). Bloque 1: naranja; bloque 2: rojo, y bloque 3: amarillo.
Fuente: Elaboración propia. Imagen satelital de DigitalGlobe® Google 2019. Foto a 1.338 m del suelo.

Tabla 1. Composición botánica y estructural de los arreglos silvopastoriles evaluados y de la pradera sin árboles. Centro de Investigación Turipaná, en Cereté (Córdoba, Colombia). 2011.

Tratamiento	Descripción	Estratos	Especies (% composición herbácea)
Pasto	Pasto	1	Estrato herbáceo = *Megathyrsus maximus* (40 %), *Dichanthium aristatum* (34 %), *Cynodon nlemfuensis* (13 %), otras especies (5 %) y leguminosas herbáceas (8 %).
p-Arbust	Pasto + Arbustos productores de hojas	2	Estrato herbáceo = *Megathyrsus maximus* (49 %), *Dichanthium aristatum* (25 %), *Cynodon nlemfuensis* (10 %), otras especies (10 %) y leguminosas herbáceas (6 %) Estrato arbustivo = *Leucaena leucocephala* y *Crescentia cujete*. Densidad de arbustos = 625 árboles/ha. Distancia de siembra 4 m × 4 m.
p-Arbor	Pasto + Arboles	2	Estrato herbáceo = *Megathyrsus maximus* (68 %), otras especies (19 %) Estrato arbóreo = *Cassia grandis*, *Pithecellobium saman* y *Guazuma ulmifolia*. Densidad de árboles = 39 árboles/ha. Distancia de siembra = 16 m × 16 m.
p-Arbust-Arbor	Pasto + Arbustos + Arboles	3	Estrato herbáceo = *Megathyrsus maximus* (60 %), otras especies (15 %). Estrato arbustivo = *Leucaena leucocephala* y *Crescentia cujete* Estrato arbóreo = *Cassia grandis* L. F., *Pithecellobium saman* y *Guazuma ulmifolia* Densidad de arbustos = 468 arbustos/ha. Densidad de árboles = 39 árboles/ha. Distancia de siembra arbustos = 4 m × 4 m. Distancia de siembra árboles = 16 m × 16 m.
p-Arbust-Arbor-Mad	Pasto + Arbustos + Arbóreas + Especies Maderables	3	Estrato herbáceo = Megathyrsus maximus (62 %), otras especies (18 %). Estrato arbustivo = *Leucaena leucocephala* y *Crescentia cujete* Estrato arbóreo = *Cassia grandis*, *Pithecellobium saman* y *Guazuma ulmifolia* Estrato maderable = *Pachira quinata* y *Swietenia macrophylla*. Densidad de arbustos = 468 arbustos/ha. Densidad de árboles = 39 árboles/ha. Densidad de maderables = 22 árboles/ha Distancia de siembra arbustos = 4 m × 4 m. Distancia de siembra árboles o maderables = 16 m × 16 m.

Fuente: Adaptada de Barragán-Hernández, Mahecha-Ledesma y Cajas-Girón (2015)

2019 Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria

Registro de información

Los cambios bromatológicos y estructurales de la gramínea *M. maximus* se evaluaron a cuatro edades: 7, 14, 21 y 28 días de rebrote. En cada tratamiento se seleccionaron cuatro puntos centrales para evitar el efecto de borde y recibir las condiciones de sombra propias de cada arreglo silvopastoril. En cada punto (previo corte de uniformización en la gramínea a 25 cm del suelo) se instaló una jaula de exclusión (2 m de largo × 0,5 m ancho; área 1 m^2), construida en malla y armadura metálica, para evitar el forrajeo de animales en pastoreo. Cada jaula representó una edad de corte.

En cada una de las parcelas se evaluó la altura de la planta —medida en centímetros, como el promedio de las 5 hojas bandera más altas (Viafara et al., 1997; Wong & Wilson, 1980)—, ancho de la hoja —obtenida en centímetros, de la parte media más ancha de la hoja como el promedio de 5 hojas en la parcela (Guerin, Wen, & Lowe, 2012)—, y relación hoja:tallo (RHT) —obtenida a partir de la cosecha total de la parcela y separación manual de hojas y tallos—, para su posterior secado en estufa de ventilación forzada a 60 °C por 48 horas y división del peso seco de las hojas sobre el peso seco de los tallos.

En cada edad, se cosechó una submuestra de forraje para análisis bromatológico. Las muestras de forraje fueron analizadas en el Laboratorio de Nutrición Animal de AGROSAVIA, CI Turipaná, en donde se determinó la proteína cruda (PC), las fibras en detergentes neutro (FDN) y ácido (FDA), según el método de la Association of Official Analytical Chemist (AOAC, 2002), y la degradabilidad in situ de la materia seca (DMS), según la técnica de la bolsa de nylon descrita por Ørskov, Hovell y Mould (1980). El registro de la información se llevó a cabo durante la época de lluvias (agosto-noviembre del 2010) y seca (enero-abril del 2011), en las cuales se realizaron dos repeticiones cada una.

Análisis estadístico

La información se colectó bajo una estructura de diseño de bloques completos al azar. Cada uno de los registros fue consignado en hojas de cálculo para su revisión y posterior análisis. El análisis de los datos se llevó a cabo considerando un modelo mixto con arreglo de medidas repetidas. Para cada variable, se modelaron los efectos aleatorios mediante un sobreajuste de la parte fija del modelo (época, tratamiento y edad). Posterior a la identificación de la mejor estructura de efectos aleatorios (varianza constante del bloque más la varianza aleatoria para cada uno de los niveles del factor edad menos uno), se procedió a la modelación de la parte fija, evaluada desde el modelo que no incluía interacciones (modelo más simple), hasta el modelo que tenía todas las interacciones posibles, a través de estimador de máxima verosimilitud.

Luego de la identificación de la mejor estructura que describía tanto la parte fija como la aleatoria, a través de los criterios de información AIC y BIC (datos no presentados), se procedió al análisis de las variables, con el uso del estimador de máxima verosimilitud restringida (Cayuela, 2018; Di Rienzo, Macchiavelli, & Casanoves, 2009). El análisis de los datos se realizó con la función lme del paquete estadístico *nlme* (Pinheiro, Bates, DebRoy, & Sarkar, 2018), en el software R-Project (Team R, 2018). En el caso de las variables FDA, altura de planta, RHT y ancho de la hoja, que no cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza, se procedió a la transformación mediante la función logaritmo. Cuando se rechazó la hipótesis nula, se empleó el test de Tukey, para realizar la separación de las medias. En todos los casos se consideró 0,05 como valor crítico.

Resultados y discusión

El tratamiento afectó significativamente ($p < 0,05$) la proporción de PC en la gramínea *M. maximus*. El promedio de la PC en los tratamientos Pasto y p-Arbust (sin cobertura arbórea) fue 2,42 puntos porcentuales menos que el promedio de los tratamientos p-Arbor, p-Arbust-Arbor y p-Arbust-Arbor-M (con cobertura arbórea). Para el caso de las fibras, se observó efecto ($p < 0,05$) de la época sobre las fibras en detergente neutro y ácido. La FDN

y la FDA para el período seco (65,16 % y 37,30 %, respectivamente) fueron mayores a la registrada en el período lluvioso (63,28 % y 37,30 %, respectivamente). Como era de esperarse, la edad afectó significativamente todas las variables evaluadas ($p < 0,05$), con aumento para las fibras y disminución en la proteína y de la DMS, al pasar de los 7 a los 28 días (tabla 2).

Tabla 2. Composición bromatológica en porcentajes de la gramínea *Megathyrsus maximus* en cuatro arreglos silvopastoriles y en una pradera sin árboles, en el CI Turipaná, en 2011

Tratamiento	PC (%)	FDN (%)	FDA (%)	DMS (%)
Pasto	13,87 b	63,93	34,45	66,47
p-Arbust	13,95 b	64,18	35,58	66,89
p-Arbor	16,14 a	64,08	36,98	65,94
p-Arbust-Arbor	16,32 a	64,24	35,06	66,10
p-Arbust-Arbor-M	16,53 a	64,55	36,01	65,01
EEM	2,75	5,22	1,01	7,40
Tratamiento	0,0009	0,9583	0,297	0,697
Edad	0,0001	0,0034	0,0001	0,0001
Época	0,6952	0,0046	0,0001	0,5053
Edad × Trat	0,0409	0,8087	--	0,306
Edad × Época	--	--	--	0,0001
Época × Trat	--	--	--	0,9094
Edad × Época × Trat	--	--	--	0,5891

PC: proteína cruda; FDN: fibra en detergente neutro; FDA: fibra en detergente ácido; DMS: digestibilidad de la materia seca; EEM: error estándar de la media.

Nota: Letras diferentes entre promedios en la misma columna indican diferencia estadística significativa $p < 0,05$, según el test de Tukey.

Fuente: Elaboración propia

2019 Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria

Se observó efecto de la interacción de tratamiento y edad ($p < 0,05$) para la variable PC. Todos los tratamientos evidencian una tendencia decreciente para el contenido de PC a medida que avanza la edad. Sin embargo, la tendencia es más acentuada en los tratamientos Pasto y p-Arbust (sin cobertura arbórea), comparado con los tratamientos p-Arbor, p-Arbust-Arbor y p-Arbust-Arbor-M (cobertura arbórea). A partir del día 14, los resultados obtenidos para PC difieren significativamente entre el grupo de tratamientos con y sin cobertura arbórea (figura 2).

La tabla 3 ilustra el comportamiento estructural de la gramínea *M. maximus*, evaluado para los cuatro arreglos silvopastoriles y para la pastura sin árboles. El tratamiento afectó significativamente ($p < 0,05$) las características altura de la planta, RHT y ancho de la hoja. El tratamiento p-Arbor presentó la mayor altura media por planta (80,2 cm), que superó significativamente ($p < 0,05$) la altura media registrada en el tratamiento Pasto (68,8 cm). Este comportamiento fue consistente con la variable ancho de la hoja, en la que se observó que los tratamientos p-Arbor y p-Arbust-Arbor evidenciaron la hoja más ancha (2,68 cm y 2,71 cm, respectivamente) con diferencia significativa del tratamiento Pasto (2,16 cm). Con relación a la variable RHT, la tendencia fue contraria a las variables antes descritas. El tratamiento Pasto registró la mejor relación hoja:tallo, con 51,7 g de hojas por cada gramo de tallo. Este registro fue diferente significativamente ($p < 0,05$) de los registros reportados en los tratamientos con cobertura arbórea p-Arbor (16,6 g), p-Arbust-Arbor (13,6 g) y p-Arbust-Arbor-M (16,5 g).

La época afectó significativamente ($p < 0,05$) las variables altura y ancho de la hoja. La época seca presentó la mayor altura de planta (79,89 cm) y, en promedio, la hoja más ancha (2,61 cm), comparado con el período lluvioso (70,19 cm y 2,41 cm, respectivamente).

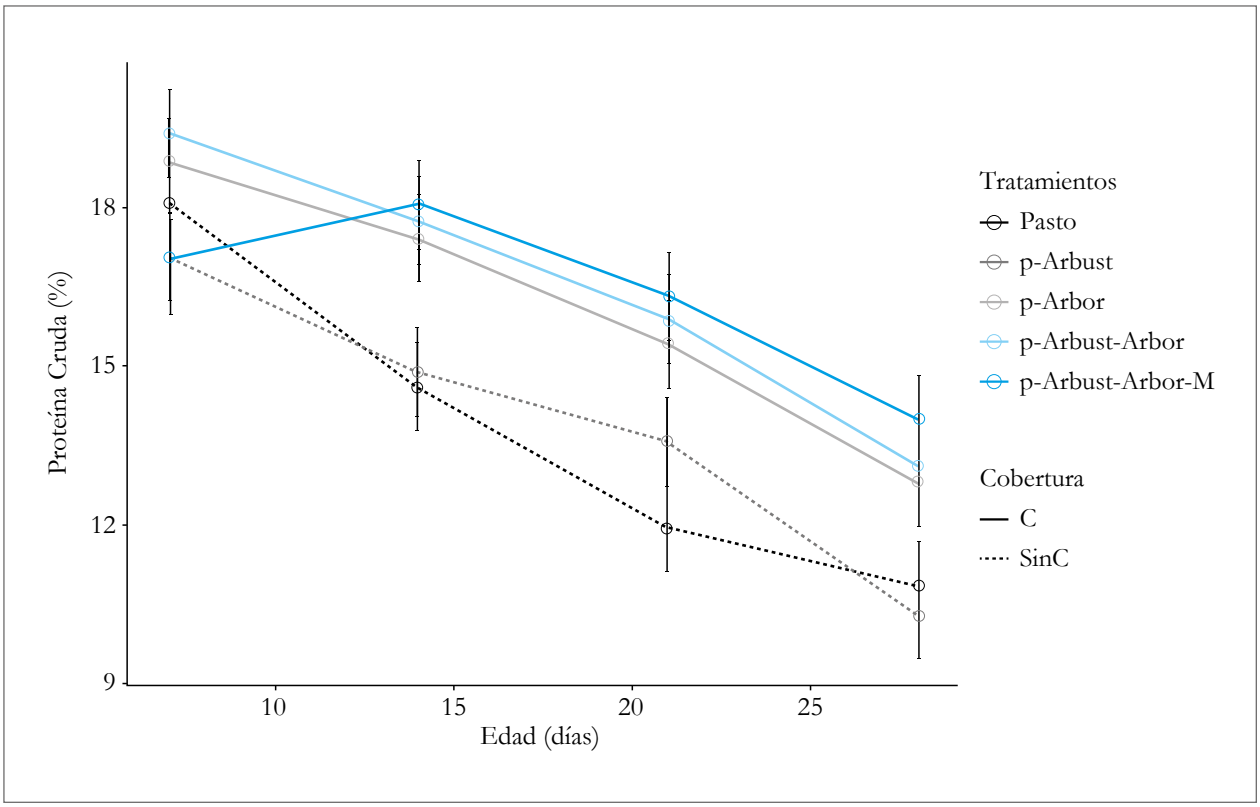

Figura 2. Efecto del arreglo silvopastoril y la edad sobre la proteína cruda en la gramínea *Megathyrsus maximus*, en CI Turipaná, 2011. C = Cobertura arbórea; SinC = Sin cobertura arbórea. Barras verticales indican el error estándar de la media.
Fuente: Elaboración propia

Tabla 3. Características estructurales de la gramínea *Megathyrsus maximus* en cuatro arreglos silvopastoriles y en una pradera sin árboles, en el CI Turipaná, en 2011

Tratamiento	Altura (cm/planta)	RHT (g)	Ancho de hoja (cm/planta)
Pasto	68,89 b	51,75 a	2,18 d
p-Arbust	75,87 ab	27,63 ab	2,42 c
p-Arbor	80,26 a	13,64 b	2,70 ab
p-Arbust-Arbor	76,53 ab	12,63 b	2,73 a
p-Arbust-Arbor-M	73,66 ab	16,54 b	2,53 bc
EEM	4,91	1,61	0,03
Tratamiento	0,0435	0,0058	0,0001
Edad	0,0001	0,0001	0,1477
Época	0,0025	0,1567	0,0003
Edad × Trat	0,0001	0,7251	0,0001
Edad × Época	0,0001	--	0,2046
Época × Trat	0,0001	--	0,0113
Edad × Época × Trat	0,0377	--	0,0016

RHT: relación hoja: tallo; EEM: error estándar de la media.
Nota: Letras diferentes entre promedios en la misma columna indican diferencia estadística significativa $p < 0,05$ según el test Tukey.

Fuente: Elaboración propia

2019 Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria

La interacción del arreglo SSP, edad y época presentó efecto significativo ($p < 0,05$) sobre la altura de la planta y el ancho de la hoja. La altura para el período seco a los 28 días fue mayor en los arreglos SSP p-Arbor (104,77 cm), p-Arbust-Arbor (102,62 cm) y p-Arbust-Arbor-M (111,31 cm), comparado con los tratamientos sin cobertura arbórea (86,39 cm en p-Arbust y 70,97 cm en Pasto). El ancho de la hoja presentó un comportamiento similar a la altura de la planta. Durante el período seco a los 28 días de rebrote, los arreglos SSP con cobertura arbórea registraron los mayores promedios en acho de la hoja (2,80, 2,81 y 2,74 cm para p-Arbust-Arbor-M, p-Arbust-Arbor y p-Arbor, respectivamente), comparados con el tratamiento Pasto y el SSP p-Arbust, que registraron un ancho medio de la hoja del orden de 2,1 y 2,3 cm, respectivamente (figura 3).

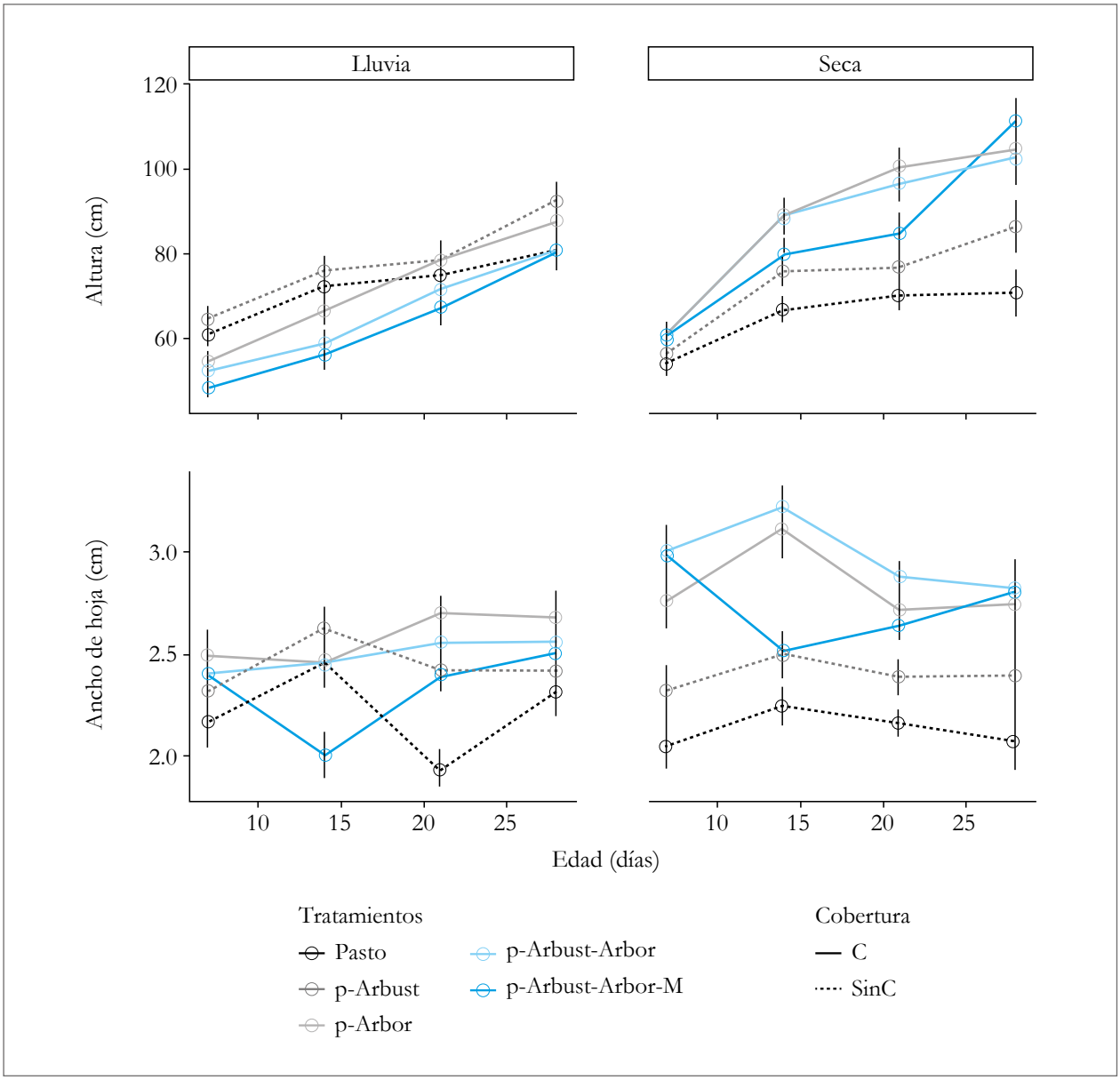

Figura 3. Efecto del arreglo silvopastoril y de la edad en algunas características estructurales de la gramínea *Megathyrsus maximus*, en CI Turipaná, 2011. C = Cobertura arbórea, SinC = Sin cobertura arbórea. Barras verticales indican el error estándar de la media.
Fuente: Elaboración propia

Los cambios composicionales y morfológicos observados en *M. maximus* se ajustan a las descripciones reportadas para especies C4 bajo sombra (Sage & McKown, 2006). Las plantas C4, como la gramínea *M. maximus* (Giraldo-Cañas, 2010), han evolucionado para adaptarse a ambientes altamente luminosos, calurosos y con baja saturación de CO_2, a través de modificaciones bioquímicas y anatómicas que se enfocan en la fijación del carbono a la enzima Rubisco (Edwards & Smith, 2010). Sin embargo, la plasticidad de las C4 a las condiciones de sombra gira en torno a la economía del carbono, en la que la planta incrementa su eficiencia fotosíntetica mediante el aumento del área foliar, la disminución del grosor de las hojas, el cambio la relación parte aérea/raíz y el incremento de la concentración de clorofila, todo ello mediado por la disponibilidad de nitrógeno (Valadares & Niinemets, 2008), que puede ser influenciada por la presencia de árboles leguminosos (Pentón & Blanco, 1997).

En el presente trabajo, los cambios bromatológicos de la gramínea *M. maximus* bajo condiciones de sombra fueron evidentes, principalmente para la PC, con un diferencial de al menos 2,4 % entre los SSP con cobertura arbórea y los tratamientos p-Arbusto y Pasto. Autores como Paciullo et al. (2017) reportan incrementos del contenido de PC para la gramínea *M. maximus* del orden de 3,3 % bajo condiciones de sombra artificial (hasta 58 % retención con tela de polipropileno negra); Santiago et al. (2016) registraron incrementos en PC del orden de 2,5 % en hojas y 0,8 % en tallos bajo la cobertura de *Melia azedarach* L.

Por otra parte, Durr y Rangel (2003) reportaron incrementos 4,7 % en el contenido de PC bajo sombra de árboles de *Pithecellobium saman*. Contrario a esto, Obispo, Espinoza, Gil, Ovalles y Rodríguez (2008), en la evaluación de niveles de sombra entre 10 % y 30 % generados por *P. saman*, no reportaron efecto significativo de la sombra en el contenido PC en *M. maximus*, al igual que Medinilla et al. (2013) bajo cobertura de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth ex Walp.; estos últimos, probablemente fueron influenciados por la disminución en los contenidos de carbono orgánico en el suelo durante el período experimental.

Con relación al aumento de PC en SSP, Cruz (1997) ha reportado que los incrementos de nitrógeno en gramíneas bajo sombra de árboles están asociados a fenómenos como el reciclaje de nutrientes a través de la caída de hojarascas y a la facilitación de nitrógeno promovida por especies leguminosas. Martínez et al. (2014), evaluando los arreglos SSP objeto del presente estudio, reportaron que, bajo los arreglos con cobertura arbórea (p-Arbor, p-Arbust-Arbor y p-Arbust-Arbor-M), la dinámica de reciclaje de nutrientes mejora los contenidos de P, K, Ca y materia orgánica, comparado con la pradera sin árboles.

Asimismo, autores como Abule, Smit y Snyman (2005), mediante la evaluación de la influencia de los árboles en la composición vegetal y los nutrientes del suelo, han acuñado el término "isla de fertilidad", para describir las interacciones entre la microfauna del suelo y la acumulación de hojarasca en las mejoras del nitrógeno y la materia orgánica bajo la copa de los árboles. En este sentido, Avendaño-Yanez, López-Ortiz, Perroni y Pérez-Elizalde (2018) determinaron que sistemas naturales de árboles (*Vachellia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Seigler & Ebinger y *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth.) y pastos (*M. maximus* y *Hyparrhenia rufa* (Nees) Stapf) incrementan los contenidos de carbono orgánico, materia orgánica, amonio y fósforo total, mediante mecanismos como fijación de nitrógeno, secuestro de nitrógeno y fósforo, por actividad microbiana y a través de la caída y descomposición de la hojarasca.

Estos incrementos de proteína también pueden estar asociados a adaptaciones fisiológicas y bioquímicas evidenciadas en gramíneas bajo sombra. Al respecto, Penton y Blanco (1997) afirman que, bajo condiciones de sombra, se puede presentar una acumulación de nitratos en ausencia de carbohidratos necesarios para su reducción a amoniaco. Esta acumulación de nitratos finalmente conduce al incremento de la participación porcentual de la proteína (N × 6,25) en la materia seca. De igual forma, Dias-Filho (2002) indica que especies de gramíneas C4 son

2019 Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria

capaces de incrementar significativamente la concentración total de clorofila bajo sombra, comparadas con la misma gramínea a pleno sol. Este incremento de clorofila obedece a la posibilidad de disponer el nitrógeno para la producción de la molécula y de las proteínas ligadas a los pigmentos fotosintéticos (Valadares & Niinemets, 2008), en aras de mejorar la eficiencia en la fotosíntesis.

Los cambios estructurales evidenciados en la altura de la planta, el ancho de la hoja y la RHT, influenciados por los arreglos silvopastoriles en la gramínea *M. maximus*, pueden estar relacionados a la plasticidad morfológica y adaptativa propia de la gramínea, y a los microcambios ambientales (mayor ingreso de luz) que genera el sistema al pasar del período lluvioso al período seco, en el que los árboles (productores de frutos y maderables) experimentan un fenómenos de defoliación total (*P. quinata* y *P. saman*) o parcial (*C. grandis* y *G. ulmifolia*), como mecanismo de defensa ante la disminución de precipitaciones (Olivero-Lora, 2011; Rusch et al., 2014). El mayor ingreso de luz, producto de la pérdida de hojas de los árboles productores de frutos y maderables en el período seco, pudo estimular la plasticidad morfológica de *M. maximus*, lo que resultó en mayor incremento de altura media de la planta y ancho de la hoja en los arreglos p-Arbor, p-Arbust-Arbor y p-Arbust-Arbor-M.

La elongación de los tallos en gramíneas bajo condiciones de sombra se considera un mecanismo adaptativo que busca incrementar la capacidad de competencia y mejorar la distribución de la luz a lo largo del dosel (Guenni et al., 2008); de igual forma, el ancho de la hoja refleja una respuesta adaptativa de especies vegetales sometidas a condiciones de estrés (Baruch et al., 2017; Guerin et al., 2012). Paciullo et al. (2017) registraron tasas de elongación de tallo de 0,06 a 0,19 mm/día en *M. maximus*, al pasar de 0 a 58 % de interceptación de luz. Medinilla et al. (2013) reportaron incrementos de un 12% de altura en planta para *M. maximus*, en condiciones de cobertura de *G. sepium*, comparado con crecimiento a pleno sol. Con relación al ancho de la hoja, Gómez, Navarro y Pérez (2016) indicaron que, bajo cobertura de *P. saman*, *M. maximus* registró un incremento significativo de 0,3 cm, comparados con la gramínea a pleno sol.

Conclusiones

Los sistemas silvopastoriles con cobertura arbórea influenciaron una respuesta adaptativa en la gramínea *M. maximus*, en la proporción de proteína cruda, altura de la planta, ancho de la hoja y relación hoja: tallo. Las respuestas evidenciaron que la gramínea se adaptó a las condiciones de reducción lumínica en los SSP, lo que resulta promisorio en el manejo del pastoreo, con posibles beneficios en el aporte de forraje con mayor calidad proteica a la dieta de los bovinos en pastoreo.

Agradecimientos

Los autores agradecen a AGROSAVIA (anteriormente Corpoica) por el soporte logístico y financiero en el desarrollo de este estudio. También agradecen al Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, por la financiación del proyecto en el que se desarrolló la presente investigación.

Descargo de responsabilidad

Esta investigación se desarrolló en el marco del proyecto "Valoración Integral de los Beneficios de Sistemas Silvopastoriles de Estratos Múltiples sobre la Sostenibilidad del Suelo y la Productividad Animal en el Sistema Doble Propósito de la Región Caribe de Colombia", financiado por el Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural en convocatoria 2010, y ejecutado por AGROSAVIA (anteriormente Corpoica).

Referencias

Abraham, E. M., Kyriazopoulos, A. P., Parissi, Z. M., Kostopoulou, P., Karatassiou, M., Anjalanidou, K., & Katsouta, C. (2014). Growth, dry matter production, phenotypic plasticity, and nutritive value of three natural populations of *Dactylis glomerata* L. under various shading treatments. *Agroforestry Systems, 88*(2), 287-299. doi: 10.1007/s10457-014-9682-9.

Abule, E., Smit, G. N., & Snyman, H. A. (2005). The influence of woody plants and livestock grazing on grass species composition, yield and soil nutrients in the Middle Awash Valley of Ethiopia. *Journal of Arid Environments, 60*(2), 343-358. doi:10.1016/j.jaridenv.2004.04.006.

Association of Official Analytical Chemist (AOAC). (2002). *Official methods of analysis of AOAC international* (17th ed.). Gaithersburg, EE. UU.: autor.

Avendaño-Yáñez, M. de la L., López-Ortiz, S., Perroni, Y., & Pérez-Elizalde, S. (2018). Leguminous trees from tropical dry forest generate fertility islands in pastures. *Arid Land Research and Management, 32*(1), 57-70. doi:10.1080/15324982.2017.1377782.

Barragán-Hernández, W. A., Mahecha-Ledesma, L., & Cajas-Girón, Y. S. (2015). Variables fisiológicas-metabólicas de estrés calórico en vacas bajo silvopastoreo y pradera sin árboles. *Agronomía Mesoamericana, 26*(2), 211-223. doi:10.15517/am.v26i2.19277.

Baruch, Z., Christmas, M. J., Breed, M. F., Guerin, G. R., Caddy-Retalic, S., McDonald, J., ... Lowe, A. J. (2017). Leaf trait associations with environmental variation in the wide-ranging shrub *Dodonaea viscosa* subsp. *angustissima* (Sapindaceae). *Austral Ecology, 42*(5), 553-561. doi:10.1111/aec.12474.

Cajas-Giron, Y. S., & Sinclair, F. L. (2001). Characterization of multistrata silvopastoral systems on seasonally dry pastures in the Caribbean Region of Colombia. *Agroforestry Systems, 53*(2), 215-225. doi:10.1023/A:1013384706085.

Calle, Z., Murgueitio, E., Chará, J., Molina, C. H., Zuluaga, A. F., & Calle, A. (2013). A Strategy for Scaling-Up Intensive Silvopastoral Systems in Colombia. *Journal of Sustainable Forestry, 32*(7), 677-693. doi:10.1080/10549811.2013.817338.

Cayuela, L. (2018). *Modelos lineales mixtos (LMM) y modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) en R*. Recuperado de https://dl.orangedox.com/XpAzAQ0duvnoBmWZJ2/5-Modelos%20lineales%20mixtos%20en%20R.pdf.

Cruz, P. (1997). Effect of shade on the growth and mineral nutrition of a C 4 perennial grass under field conditions. *Plant and Soil, 188*(1990), 227-237.

De Kroon, H., Huber, H., Stuefer, J. F., & Van Groenendael, J. M. (2005). A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist, 166*(1), 73-82. doi:10.1111/j.1469-8137.2004.01310.x.

Di Rienzo, J. A., Macchiavelli, R., & Casanoves, F. (2009). *Modelos mixtos en InfoStat*. Recuperado de http://academic.uprm.edu/rmacchia/agro6998/TutorialMMesp.pdf.

Dias-Filho, M. B. (2002). Photosynthetic light response of the C4 grasses *Brachiaria brizantha* and *B. humidicola* under shade. *Scientia Agricola, 59*(1), 65-68. doi:10.1590/S0103-90162002000100009.

Dohn, J., Dembélé, F., Karembé, M., Moustakas, A., Amévor, K. A., & Hanan, N. P. (2013). Tree effects on grass growth in savannas: Competition, facilitation and the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology, 101*(1), 202-209. doi:10.1111/1365-2745.12010.

Durr, P. A., & Rangel, J. (2003). The response of *Panicum maximum* to a simulated subcanopy environment: 2. soil x shade x water interaction. *Tropical Grasslands, 37*, 1-10. Recuperado de http://www.tropicalgrasslands.asn.au/Tropical Grasslands Journal archive/Abstracts/Vol_37_2003/Abs_01_03_pp01_10.html.

Edwards, E. J., & Smith, S. A. (2010). Phylogenetic Analyses Reveal the Shady History of C_4 Grasses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 107*(6), 2532-2537. doi:10.1073/pnas.0909672.

Giraldo-Cañas, D. (2010). Distribution and invasion of C 3 and C 4 grasses (Poaceae) along an altitudinal gradient in the Andes of Colombia. *Caldasia, 32*(1), 65-86. Recuperado de www.unal.edu.co/icn/publicaciones/caldasia.htm.

Goméz, M., Navarro, O., & Pérez, A. (2016). Evaluacion de la frecuencias de corte del pasto guinea mombaza (*Megathyrsus maximus*, Jacq), en condiciones de sol y sombra natural en el municipio de Sampués, Sucre-Colombia. *Revista Colombiana de Ciencia Animal, 8*, 283-292.

Guenni, O., Seiter, S., & Figueroa, R. (2008). Growth responses of three *Brachiaria* species to light intensity. *Tropical Grasslands, 42*(1), 75-87.

Guerin, G. R., Wen, H., & Lowe, A. J. (2012). Leaf morphology shift linked to climate change. *Biology Letters, 8*(5), 882-886. doi:10.1098/rsbl.2012.0458.

Holdridge, L. R. (1971). *Forest environments in tropical life zones; a pilot study*. Recuperado de https://searchworks.stanford.edu/view/609670.

Martínez, J., Cajas, Y. S., León, J. D., & Osorio, N. W. (2014). Silvopastoral systems enhance soil quality in grasslands of Colombia. *Applied and Environmental Soil Science, 2014*, Article ID 359736. doi:10.1155/2014/359736.

Medinilla-Salinas, L., Vargas-Mendoza, M. D. la C., López-Ortiz, S., Ávila-Reséndiz, C., Campbell, W. B., & Gutiérrez-Castorena, M. del C. (2013). Growth, productivity and quality of *Megathyrsus maximus* under cover from *Gliricidia sepium*. *Agroforestry Systems, 87*(4), 891-99. doi:10.1007/s10457-013-9605-1.

Obispo, N. E., Espinoza, Y., Gil, J. L., Ovalles, F., & Rodríguez, M. F. (2008). Efecto del sombreado sobre la producción y calidad del pasto guinea (*Panicum maximun*) en un sistema silvopastoril. *Zootecnia Tropical, 26*(3), 285-288.

2019 Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria

Olivero-Lora, S. (2011). *Functional trait approach to assess the ecological processes of drought tolerance and water use efficiency in silvopastoral systems in Rivas Department, Nicaragua*. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE).

Ørskov, E. R., Hovell, D., & Mould, F. (1980). The use of the nylon bag technique for the evaluation of feedstuffs. *Tropical Animal Production, 5*(3), 195-203. Recuperado de http://www.fao.org/Ag/aga/AGAP/FRG/TAP53/53_1.pdf.

Paciullo, D. S. C., Gomide, C. A. M., Castro, C. R. T., Maurício, R. M., Fernandes, P. B., & Morenz, M. J. F. (2017). Morphogenesis, biomass and nutritive value of *Panicum maximum* under different shade levels and fertilizer nitrogen rates. *Grass and Forage Science, 72*(3), 590-600. doi:10.1111/gfs.12264.

Pentón, G., & Blanco, F. (1997). Influencia de la sombra de los arboles en la composicion quimica y el rendimiento de los pastos. *Pastos y Forrajes, 20*(2), 101-110. Recuperado de https://payfo.ihatuey.cu/index.php?journal=pasto&page=article&op=view&path %5B %5D=1301&path %5B %5D=803.

Pezo, D., & Ibrahim, M. (1998). *Sistemas silvopastoriles*. Turrialba, Costra Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE).

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., & Sarkar, D. (2018). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. Recuperado de https://cran.r-project.org/package=nlme.

R Core Team. (2018). *The R Project for Statistical Computing*. Recuperado de http://www.R-project.org/.

Rusch, G. M., Zapata, P. C., Casanoves, F., Casals, P., Ibrahim, M., & DeClerck, F. (2014). Determinants of grassland primary production in seasonally-dry silvopastoral systems in Central America. *Agroforestry Systems, 88*(3), 517-526. doi:10.1007/s10457-014-9711-8.

Sage, R. F., & McKown, A. D. (2006). Is C4 photosynthesis less phenotypically plastic than C3 photosynthesis? *Journal of Experimental Botany, 57*(2), 303-317. doi:10.1093/jxb/erj040.

Santiago-Hernández, F., López-Ortiz, S., Ávila-Reséndiz, C., Jarillo-Rodríguez, J., Pérez-Hernández, P., & de Dios Guerrero-Rodríguez, J. (2016). Physiological and production responses of four grasses from the genera *Urochloa* and *Megathyrsus* to shade from *Melia azedarach L. Agroforestry Systems, 90*(2), 339-349. doi:10.1007/s10457-015-9858-y.

Silveira, O., Dos Santos, A. C., Rodrigues, M. O. D., Rodrigues, M. O. D., & Alencar, N. M. (2017). Productive efficiency of mombasa grass in silvopastoral system under pasture deferment and nitrogen fertilizer. *Semina: Ciencias Agrarias, 38*(5), 3307-3318. doi:10.5433/1679-0359.2017v38n5p3307.

Sinclair, F. L. (1999). A general classification of agroforestry practice. *Agroforestry Systems, 46*(2), 161-180. doi:10.1023/A:1006278928088.

Valadares, F., & Niinemets, Ü. (2008). Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review Of Ecology, Evolution, and Systematics, 39*, 237-257.doi:10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506.

Viafara, B., Clavero, T., & Araujo-Febres, O. (1997). Efecto del sombreamiento de samán (*Pithecelobium saman* Jacq. (Benth)) sobre el crecimiento y desarrollo del pasto guinea (*Panicum maximum* Jacq). *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal, 5*(Supl. 1), 39-41.

Villanueva, C., Ibrahim, M., & Ríos, J. (2008). Disponibilidad de *Brachiaria brizantha* en potreros con diferentes niveles de cobertura arbórea en el trópico subhumedo de Costa Rica. *Zootecnia Tropical, 26*(3), 293-296. Recuperado de https://tspace.library.utoronto.ca/bitstream/ 1807/64242/1/zt08049.pdf.

Wong, C. C., & Wilson, J. R. (1980). Effects of shading on the growth and nitrogen content of green panic and Siratro in pure and mixed swards defoliated at two frequencies. *Australian Journal of Agricultural Research, 31*(2), 269-285. doi:10.1071/AR9800269.