

## Comportamiento ecofisiológico de *Brachiaria decumbens* en monocultivo y en asociación con *Leucaena leucocephala*

### Ecophysiological performance of *Brachiaria decumbens* in monocrop and in association with *Leucaena leucocephala*

A. Rodríguez-Petit<sup>1</sup>, F. Rada<sup>2</sup> y M. Colmenares<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Universidad Nacional Experimental Sur del Lago. Santa Bárbara de Zulia, Venezuela  
E-mail: arodrigu@ula.ve

<sup>2</sup> Instituto de Ciencias Ecológicas y Ambientales. Universidad de Los Andes. Venezuela

<sup>3</sup> Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda. Venezuela

#### Resumen

Con el objeto de estudiar las relaciones ecofisiológicas que determinan el crecimiento de *B. decumbens* en monocultivo (MO) y asociada a *L. leucocephala* (AS), se realizaron evaluaciones de radiación fotosintéticamente activa (RFA), asimilación (A), conductancia estomática (Gs), transpiración (E), humedad relativa (HR), potencial hídrico de la hoja ( $\Phi_h$ ), diferencial de presión vapor (DPV) e índice de área foliar (IAF) en ambas condiciones (AS y MO), en una zona de bosque húmedo tropical; estas evaluaciones se hicieron a los 5, 10 y 22 días después del pastoreo en ambas condiciones. Los valores más positivos de  $\Phi_h$  se encontraron en AS, al igual que los valores más bajos de RFA, con diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) para ambos indicadores en las fechas evaluadas; mientras que no se observaron diferencias para las variables microclimáticas HR y DPV. Las variables de intercambio de gases (E, Gs y A) mostraron valores significativamente mayores ( $P < 0,05$ ) en MO en todas las fechas. Los valores más altos ( $P < 0,05$ ) para IAF se obtuvieron en MO a partir de los 10 y 22 días de evaluación. Debido a la limitación en la capacidad fotosintética que ejerce la disminución de la luz sobre la gramínea, se concluye que la RFA es la variable que más determina el crecimiento y desarrollo de *B. decumbens* en AS.

Palabras clave: *Brachiaria decumbens*, intercambio de gases, sistemas silvopascícolas

#### Abstract

In order to study the ecophysiological relations that affect the growth of *B. decumbens* in monocrop (MO) and associated with *L. leucocephala* (AS), evaluations of photosynthetic active radiation (PAR), assimilation (A) stomatic conductance (Gs), transpiration (E), relative humidity (RH), water potential ( $\Phi_h$ ), differential of steam pressure (DSP) and leaf area index (LAI) were made in a tropical humid forest zone. The evaluations were made 5, 10 and 22 days after grazing under both conditions (MO and AS). The most positive values of  $\Phi_h$  ( $P < 0,05$ ) were found in AS, as well as the lowest values of PAR ( $P < 0,05$ ) in all the evaluated dates. RH and DSP did not show differences ( $P > 0,05$ ). The gas exchange parameters (E, Gs and A) showed significantly higher values in MO ( $P < 0,05$ ) in all dates. LAI was higher in MO after 10 and 22 days of evaluation. Due to the limitation of the photosynthetic capacity exerted by the light decrease on the grass, that PAR is concluded to be the most important factor that determine growth and development of *B. decumbens* in AS.

Key words: Silvopastoral systems, gas exchange, *B. decumbens*

### Introducción

En el trópico de Latinoamérica el desarrollo de los sistemas de pastoreo se ha sustentado casi en su totalidad en la adopción de esquemas tecnológicos basados en la explotación de especies de gramíneas en monocultivo, sin tener en cuenta las consecuencias negativas que este tipo de agricultura produce en el medio ambiente y el ecosistema en general, además de ser sistemas poco estables y de baja sostenibilidad (Iglesias, 1998; Sánchez, 1998).

Los problemas que ha generado esta forma de crecimiento agrícola son múltiples, pero su impacto está relacionado principalmente con la limitación de la biodiversidad, la deforestación, la erosión (Detweiler y Hall, 1988; Houghton, Skole y Lefkowitz, 1991; Fearnside y Barbosa, 1998) y la promoción de sistemas de cultivo altamente dependientes de la utilización de agroquímicos. Por otro lado, estos sistemas no han demostrado una alta eficiencia en el trópico, donde la productividad de los rumiantes por superficie es baja y alrededor del 50% de las áreas de pastoreo se encuentran degradadas (Pezo e Ibrahim, 1999), lo que contribuye al aumento del CO<sub>2</sub> atmosférico (Houghton *et al.*, 1991).

Los cambios necesarios pueden estar representados por las transformaciones en los modelos tradicionales o por mejoras en la eficiencia de técnicas de uso común.

El uso de los árboles y los arbustos forrajeros (asociaciones, cercas vivas, bancos de forraje, etc.) en los sistemas silvopastoriles (SSP), puede constituir la respuesta de los sistemas de explotación agropecuarios tropicales a los retos de la protección del ambiente. Su introducción ha tomado importancia debido a que, desde el punto de vista productivo, ofrecen forraje con un alto contenido de proteína y minerales esenciales, además de una alta digestibilidad (Rodríguez-Petit, Clavero y Razz, 2001); adicionalmente ayudan a la regeneración natural de las pasturas (Oliveira, Oliveira, Ferreira, Alves, Miranda, Vilela, Urquiaga y Boddey, 1999), son hábitat de diversas especies y favorecen la actividad de

### Introduction

In the Latin American tropic, the development of grazing systems has been almost completely supported by the adoption of technological schemes based on the exploitation of grass species in monocrop, without taking into consideration the negative consequences this type of agriculture produces on the environment and the ecosystem in general, besides being little stable and low sustainability systems (Iglesias, 1998; Sánchez, 1998).

Many problems have been generated by this form of agricultural growth, but its impact is mainly related to the limitation of biodiversity, deforestation, erosion (Detweiler and Hall, 1988; Houghton, Skole and Lefkowitz, 1991; Fearnside and Barbosa, 1998) and the promotion of crop systems highly dependent on agrochemicals. On the other hand, these systems have not proven to be highly efficient in the tropic, where the productivity of ruminants per surface is low and about 50% of the grazing areas are degraded (Pezo and Ibrahim, 1999), which contributes to the increase of atmospheric CO<sub>2</sub> (Houghton *et al.*, 1991).

The necessary changes can be represented by transformations of traditional models or by improvements in the efficiency of common-use techniques.

The use of forage trees and shrubs (associations, living fences, forage banks, etc.) in silvopastoral systems (SSP), can constitute the response of tropical livestock exploitation systems to the challenges of environment protection. Their introduction has become important because, from the productive point of view, they provide forage with high content of protein and essential minerals, in addition to high digestibility (Rodríguez-Petit, Clavero and Razz, 2001); besides, they aid the natural regeneration of pastures (Oliveira, Oliveira, Ferreira, Alves, Miranda, Vilela, Urquiaga and Boddey, 1999), they are the habitat of various species and favor the activity of the soil fauna (Sánchez and Milera, 2002; Sileshi and Mafongoya, 2005).

la fauna del suelo (Sánchez y Milera, 2002; Sileshi y Mafongoya, 2005).

Aunque desde el punto de vista agronómico han sido ampliamente estudiados, es escaso el conocimiento acerca de la ecología de estos sistemas asociados, que involucran factores que les confieren a las gramíneas una condición de crecimiento diferente a la del monocultivo.

Esta situación se debe a que las gramíneas forrajeras tropicales son predominantemente de ruta fotosintética  $C_4$ , mientras que las leguminosas son  $C_3$ , lo que determina tasas de crecimiento diferentes que complican el manejo, ya que bajo este supuesto las gramíneas, al poseer mayor capacidad para aprovechar la radiación solar y fijar  $CO_2$ , tienen una recuperación posterior al pastoreo más rápida que las leguminosas, con lo cual alcanzan su óptimo forrajero mucho antes que la especie arbórea. Sin embargo, en las asociaciones la reducción de la intensidad de la luz bajo la copa de los árboles forrajeros es ecológicamente importante, no solo por su efecto directo en la asimilación, sino porque afecta también otros factores microclimáticos como la humedad relativa, la humedad del suelo y la temperatura, los cuales, en conjunto, influyen en la respuesta ecofisiológica de la gramínea asociada.

El objetivo del presente trabajo fue estudiar las principales relaciones ecofisiológicas en el comportamiento de *Brachiaria decumbens* en monocultivo y en asociación con *Leucaena leucocephala*, con el fin de comparar los factores que más influían en su desarrollo en ambas condiciones.

### Materiales y Métodos

#### Área de estudio

El ensayo se realizó en el año 2005 durante los meses de mayo a julio, después del primer pico de precipitación del año que ocurre en abril, en la Hacienda Judibana, propiedad de la Universidad de Los Andes al norte del Estado Mérida, Venezuela, a 68 msnm y ubicada geográficamente entre las coordenadas  $8^{\circ} 37' 10''$ ,  $8^{\circ} 37' 26''$  latitud Norte y  $71^{\circ} 41' 00''$ ,  $71^{\circ} 42' 22''$  longitud Oeste.

Although they have been widely studied from the agronomic point of view, the knowledge about the ecology of these associated systems, which involve factors that give grasses a growth condition different from monocrop, is scarce.

This occurs because tropical forage grasses are predominantly of  $C_4$  photosynthetic route, while legumes are  $C_3$ , which determines different growth rates that complicate management, because under this assumption grasses, having higher capacity to utilize solar radiation and fix  $CO_2$ , have a faster recovery after grazing than legumes, with which they reach their forage optimum peak long before the tree species. Nevertheless, in associations, the reduction of light intensity under the canopy of forage trees is ecologically important, not only because of its direct effect on assimilation, but because it also affects other microclimatic factors such as relative humidity, soil moisture and temperature, which, together, influence the ecophysiological response of the associated grass.

The objective of this work was to study the main ecophysiological relationships in the performance of *Brachiaria decumbens* as monocrop and in association with *Leucaena leucocephala*, aiming at comparing the factors that influenced its development the most under both conditions.

### Materials and Methods

#### Area of study

The trial was carried out in 2005, from May to July, after the first rainfall peak of the year, which occurs in April, at the Judibana Farm, property of the University of Los Andes, in the northern area of the Merida State, Venezuela, at 68 masl and geographically located between  $8^{\circ} 37' 10''$ ,  $8^{\circ} 37' 26''$  latitude north and  $71^{\circ} 41' 00''$ ,  $71^{\circ} 42' 22''$  longitude west.

The climatic conditions characterize the zone as Tropical Humid Forest, according to the classification of Holdridge (Ewel and Madriz, 1968), with annual average rainfall of 1 990 mm, temperature  $26,8^{\circ}C$ , relative humidity 80,74% and 2 776 mm of evaporation.

Las condiciones climáticas ubican a la zona como Bosque Húmedo Tropical según la clasificación de Holdridge (Ewel y Madriz, 1968), con promedios anuales de precipitación de 1 990 mm, temperatura de 26,8°C, humedad relativa de 80,74% y 2 776 mm de evaporación.

Se compararon dos condiciones de pastoreo: el monocultivo (MO) de *B. decumbens* (Gramineae, Poaceae), y la asociación (AS) en sistema silvopastoril de esta gramínea y *L. leucocephala* (Leguminosae, Mimosoideae) con una arquitectura de siembra en hileras, distancia entre estas de 6 m y árboles continuos dentro de la hilera.

Ambas condiciones se desarrollan próximas una a la otra, se encontraban completamente establecidas y en plena producción desde hace unos 15 años, y eran manejadas bajo pastoreo rotativo según el caso. Las mediciones se hicieron después del pastoreo, y coincidió el inicio de estas el mismo día en ambas condiciones.

#### *Variables evaluadas*

**Índice de área foliar.** En cada condición en estudio (AS y MO) se determinó el índice de área foliar (IAF), mediante el medidor portátil de área foliar LAI-2000 Plant Canopy Analyzer (Li-Cor®). Se realizaron tres mediciones de IAF en cada condición, a los 5, 22 y 30 días después del pastoreo.

**Intercambio de gases.** Se tomaron registros de radiación fotosintéticamente activa (RFA), asimilación (A), conductancia estomática (Gs) y transpiración (E), con el uso del equipo portátil de intercambio de gases LCA-4 (ADC®); se hicieron 11 repeticiones de la medición en cada fecha y condición en estudio.

**Relaciones hídricas.** Se registró la humedad relativa (HR) mediante un medidor infrarrojo de humedad y la temperatura del aire y de la hoja mediante termocuplas, a fin de estimar los cambios en el diferencial de presión vapor (DPV). También se determinó el potencial hídrico de la hoja ( $\Psi_h$ ) mediante el método de la bomba de presión de Scholander. Se hicieron nueve repeticiones de la medición en cada fecha y condición evaluada.

Two grazing conditions were compared: monocrop (MO) of *B. decumbens* (Graminae, Poaceae), and the association (AS) in a silvopastoral system of this grass and *L. leucocephala* (Leguminosae, Mimosoideae) sown in rows, separated by a distance of 6 m and continuous trees within the row.

Both conditions are closely developed, they were completely established and under full production since 15 years ago, and they were managed under rotational grazing, according to the case. The measurements were made after grazing, and the starting date of the measurements coincided for both conditions.

#### *Evaluated variables*

**Leaf area index.** In each condition studied (AS and MO) the leaf area index (LAI) was determined by means of the portable leaf area measurer LAI-2000 Plant Canopy Analyzer (Li-COR®). Three LAI measurements were performed in each condition, 5, 22 and 30 days after grazing.

**Gas exchange.** Records of the photosynthetically active radiation (PAR), assimilation (A), stomatic conductance (Gs) and transpiration (E) were taken using the portable gas exchange equipment LCA-4 (ADC®) with 11 repetitions in each date and condition studied.

**Hydric relationships.** The relative humidity (RH) was recorded by means of an infrared humidity measurer and air and leaf temperature were recorded through thermocouples, with the objective of estimating the changes in the differential of steam pressure (DSP). The water potential of the leaf ( $\Psi$ ) was also determined by the pressure pump method of Scholander. Nine repetitions were made in each evaluated date and condition.

The measurements for gas exchange and hydric relationships were carried out 5, 10 and 22 days after grazing in both conditions.

In the analysis of the results the statistical pack SAS (Statistical Analysis System, 1990) was used. For the variance analysis, the PROC GLM procedure was used, with a completely randomized block design. The means were

Las mediciones para intercambio de gases y relaciones hídricas se realizaron a los 5, 10 y 22 días después del pastoreo en ambas condiciones.

En el análisis de los resultados se utilizó el paquete estadístico SAS (Statistical Analysis System, 1990). Para el análisis de varianza se utilizó el procedimiento PROC GLM, con un modelo de bloques completamente al azar. Las medias se compararon con la prueba de mínima diferencia significativa con el procedimiento LS MEANS. Las pruebas de correlación de Pearson se realizaron con el procedimiento PROC CORR.

### Resultados y Discusión

La tabla 1 muestra los datos registrados para las variables microclimáticas medidas en ambas condiciones durante el ensayo.

En la HR y el DPV no existieron diferencias significativas en las fechas evaluadas para ambas condiciones. Sin embargo, en el DPV se observó en el monocultivo una ligera tendencia a registrar valores más altos, lo que pudo deberse a una mayor demanda de agua en esta condición entre la hoja y el ambiente, relacionada con las altas temperaturas.

En términos generales las plantas en ambas condiciones presentaron valores de  $\Psi_h$  que están alejados del punto de pérdida de turgor para estas especies, lo cual es explicable debido a las condiciones subhúmedas de la zona. Guenni, Gil, Baruch, Márquez y Núñez (2006) encontraron que los síntomas de marchitez en las especies del género *Brachiaria* (incluida *B. decumbens*) se presentan con valores de  $\Psi_h$  de -2.0 MPa;

compared with the minimum significant difference test, with the LS MEANS procedure. Pearson's correlation tests were made with the PROC CORR procedure.

### Results and Discussion

Table 1 shows the data recorded for the microclimatic variables measured in both conditions during the essay.

In RH and DSP there were no significant differences in the evaluated dates for both conditions. However, in DSP a slight trend to record higher values was observed in the monocrop, which could have been due to a higher water demand in this condition between the leaf and the environment, related to the high temperatures.

In general, the plants in both conditions showed  $\Psi_h$  values that are far from the point of turgor loss for these species, which can be explained by the sub-humid conditions of the zone. Guenni, Gil, Baruch, Márquez and Núñez (2006) found that wilt symptoms in the species of the *Brachiaria* genus (including *B. decumbens*) appear with  $\Psi_h$  values of -2,0 MPa; while in this study the lowest values were close to -1,0MPa.

Yet, the results showed that, even under these conditions, the plants in the AS recorded significantly higher ( $P<0,05$ )  $\Psi_h$  values than the ones observed in the MO plants. It has been suggested that the protection under the tree canopy causes a decrease in the water loss of plants (Baruch and Fisher, 1991) and, on the

Tabla 1. Variables microclimáticas evaluadas.  
Table 1. Evaluated microclimatic variables.

Días	Condición	HR (%)	$\Psi_h$ (MPa)	RFA ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	DPV
5	Monocultivo	56,0 ± 4,35	-0,94 <sup>a</sup> ± 0,09	1 295,8 <sup>a</sup> ± 50,14	1,98 ± 0,31
	Asociación	58,7 ± 1,75	-0,36 <sup>b</sup> ± 0,04	631,8 <sup>b</sup> ± 90,54	1,72 ± 0,14
10	Monocultivo	55,9 ± 4,15	-0,92 <sup>a</sup> ± 0,14	1 652,6 <sup>a</sup> ± 119,13	2,06 ± 0,34
	Asociación	60,3 ± 3,38	-0,48 <sup>b</sup> ± 0,09	644,3 <sup>b</sup> ± 128,98	1,71 ± 0,16
22	Monocultivo	58,6 ± 4,78	-0,90 <sup>a</sup> ± 0,10	1 681,7 <sup>a</sup> ± 136,74	1,96 ± 0,32
	Asociación	58,6 ± 5,84	-0,63 <sup>b</sup> ± 0,09	317,3 <sup>b</sup> ± 15,91	1,72 ± 0,28

Medias (± ES) con letra diferente dentro de la misma fecha de evaluación, difieren estadísticamente ( $P<0,05$ )



mientras que en el presente estudio los valores más bajos estuvieron cercanos a -1.0 MPa.

Sin embargo, los resultados mostraron que, aun bajo estas condiciones, las plantas que se encontraban en la AS registraron valores de  $\Delta h$  significativamente mayores ( $P < 0,05$ ) a los observados en las plantas de MO. Se ha sugerido que la protección bajo la copa de los árboles provoca una disminución en la pérdida de agua de las plantas (Baruch y Fisher, 1991) y, por otro lado, esta protección también disminuye la temperatura del suelo, por lo que la pérdida de agua por evaporación es menor (Wilson y Wild, 1991), de modo que el complejo suelo-planta presenta más disponibilidad de humedad.

Existió diferencia significativa ( $P < 0,05$ ) en todas las fechas para la RFA entre las condiciones evaluadas.

En AS se observó una disminución progresiva de la RFA a lo largo de las mediciones, en comparación con los valores registrados en MO. En términos porcentuales esta disminución de la luz incidente fue de 51,3% a los cinco días; 61,1% a los 10 días y 81,2% a los 22 días de evaluación.

Este comportamiento se debió a que la luz incidente fue inicialmente interceptada por la planta arbórea (*L. leucocephala*), y esta interceptación aumentó progresivamente a medida que la planta recuperó su biomasa aérea después de la defoliación. En plantaciones de cualquier leñosa perenne, la transmisión de luz hacia el estrato herbáceo tiende a declinar con el tiempo; el grado de esta disminución responde principalmente a la relación entre la edad y la morfología de la leñosa (Wilson y Ludlow, 1991).

Los valores significativamente más altos de E, Gs y A se registraron en MO (tabla 2).

Los estomas desempeñan un papel determinante tanto en la difusión del  $\text{CO}_2$  como en la transpiración. Su funcionamiento está regulado por la fotosíntesis, en función de cambios en la presión parcial interna de  $\text{CO}_2$ , y por la luz disponible; por otro lado, también está regulado por la diferencia entre el  $\Delta h$  y el del aire ( $\Delta \Delta h$  hoja-aire).

other hand, this protection also decreases soil temperature, for which water loss to evaporation is lower (Wilson and Wild, 1991), so the soil-plant complex shows more humidity availability.

There was significant difference ( $P < 0,05$ ) in all the dates for PAR between the evaluated conditions.

In AS a progressive decrease of PAR was observed among the measurements, as compared to the values recorded in MO. In percentage terms, this decrease of the affecting light was 51,3% after five days; 61,1% after 10 days and 81,2% after 22 days of evaluation.

This performance was due to the fact that the affecting light was initially intercepted by the tree (*L. leucocephala*), and this interception progressively increased as the plant recovered its aerial biomass after defoliation. In plantations of any perennial ligneous plant, light transmission towards the herbaceous stratum tends to decline in time, the degree of this decrease responds mainly to the relationship between the age and morphology of the ligneous plant (Wilson and Ludlow, 1991).

The significantly highest values of E, Gs and A were recorded in MO (table 2).

Stomata play an essential role in the diffusion of  $\text{CO}_2$  as well as in transpiration. Its functioning is regulated by photosynthesis, according to changes in the internal partial pressure of  $\text{CO}_2$ , and by the available light; on the other hand, it is also regulated by the difference between  $\Delta h$  and air potential ( $\Delta \Delta h$  leaf-air).

As shown in table 1, the lowest  $\Delta h$  values were recorded in MO, which could exert a signal of stomatic closing in order to avoid water loss (E). However, as it is observed in table 2, the highest Gs was recorded for MO, which seems to be associated to the need of a high diffusion of  $\text{CO}_2$  to the photosynthetic system of the plant, because the highest A values were likewise recorded in this condition.

In AS the significantly lowest values of Gs and E ( $P < 0,05$ ) were observed. Under adequate hydric conditions (low DSP and adequate  $\Delta h$  in the plant), shade plants can experience stomatic

Tabla 2. Intercambio de gases.  
Table 2. Gas exchange.

Días	Condición	E (mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	Gs ( $\mu$ mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	A ( $\mu$ mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )
5	Monocultivo	4,35 <sup>a</sup> ± 0,33	387,58 <sup>a</sup> ± 60,18	38,45 <sup>a</sup> ± 0,99
	Asociación	2,38 <sup>b</sup> ± 0,21	130,55 <sup>b</sup> ± 13,95	16,12 <sup>b</sup> ± 1,89
10	Monocultivo	5,74 <sup>a</sup> ± 1,01	375,52 <sup>a</sup> ± 11,57	27,40 <sup>a</sup> ± 1,70
	Asociación	1,74 <sup>b</sup> ± 0,32	94,91 <sup>b</sup> ± 23,69	12,42 <sup>b</sup> ± 1,48
22	Monocultivo	4,94 <sup>a</sup> ± 0,39	342,57 <sup>a</sup> ± 74,91	27,61 <sup>a</sup> ± 1,33
	Asociación	3,98 <sup>b</sup> ± 0,77	144,99 <sup>b</sup> ± 14,70	8,67 <sup>b</sup> ± 0,75

Medias (± ES) con letra diferente dentro de la misma fecha de evaluación, difieren estadísticamente (P<0,05)

Como se muestra en la tabla 1 los valores más bajos de  $\text{O}_2$  se registraron en MO, lo cual podría ejercer una señal de cierre estomático en función de evitar la pérdida de agua (E). Sin embargo, como se observa en la tabla 2 la mayor Gs se registró para MO, lo que parece estar asociado a la necesidad de una alta difusión de  $\text{CO}_2$  al aparato fotosintético de la planta, debido a que los valores más altos de A igualmente se hallaron en esta condición.

En AS se observaron los valores significativamente más bajos de Gs y E (P<0,05). En condiciones hídricas adecuadas (bajo DPV y adecuado  $\text{O}_2$  en la planta), las plantas de sombra pueden experimentar conductancias estomáticas que permiten una adecuada suplencia de  $\text{CO}_2$  al mesofilo, lo cual aumenta la capacidad de las gramíneas  $\text{C}_4$  asociadas de responder a la luz difusa y a los haces o flecos de luz (*sunflecks*). Lambers, Chapin y Pons (1998) sugieren que las plantas de sombra en condiciones hídricas favorables, son capaces de mantener mejores ganancias de carbono que cuando presentan algún grado de estrés hídrico.

El comportamiento descrito para Gs y E, en MO y AS, estuvo en concordancia con la asimilación de  $\text{CO}_2$  (A) en ambas condiciones. La A más alta (P<0,05) se registró en MO en todas las fechas evaluadas y el mayor valor se encontró a los cinco días, lo cual puede coincidir con un comportamiento compensatorio posterior a la defoliación. Por su parte, los valores de A en AS disminuyeron progresivamente en la medida que

conductances that allow an adequate supply of  $\text{CO}_2$  to the mesophyll, which increases the capacity of associated  $\text{C}_4$  grasses to respond to diffuse light and to light bundles or sun flecks. Lambers, Chapin and Pons (1998) suggest that shade plants under favorable hydric conditions, are capable of maintaining better carbon gains than when they show some degree of water stress.

The performance described for Gs and E, in MO and AS, was in agreement with the assimilation of  $\text{CO}_2$  (A) under both conditions. The highest A (P<0,05) was recorded in MO in all evaluated dates and the highest value was found after five days, which can coincide with a compensatory behavior after defoliation. On the other hand, the values of A in AS progressively decreased as the resting period passed, to almost half from five to 22 days.

In MO the adequate light supply stimulated the high A rates. These plants showed higher Gs, for which they were able to absorb enough  $\text{CO}_2$  so as to maintain an adequate carbon gain. In AS, the plants did not have access to an adequate PAR supply, which limited their photosynthetic response (low A); thus, maintaining a low Gs was enough to allow the adequate supply of  $\text{CO}_2$  to their photosynthetic system.

The correlation analysis performed on the PAR-A relationship shows that there is dependence of A on PAR, in MO as well as AS ( $r = 0,893$ ,  $p < 0,001$  and  $r = 0,752$ ,  $p < 0,001$  for MO and AS, respectively). The PAR-A curves

trascurió el período de descanso, hasta casi la mitad, de los cinco a los 22 días.

En MO la adecuada suplencia de luz estimuló las altas tasas de A. Estas plantas presentaron una Gs más alta, por lo que fueron capaces de absorber suficiente CO<sub>2</sub> como para mantener una adecuada ganancia de carbono. En AS las plantas no tenían acceso a una adecuada suplencia de RFA, lo que limitó su respuesta fotosintética (baja A); por lo tanto, mantener Gs bajas fue suficiente para permitir el suministro adecuado de CO<sub>2</sub> a su aparato fotosintético.

El análisis de correlación practicado a la relación RFA-A muestra que existe dependencia de A con RFA, tanto en MO como en AS ( $r=0,893$ ,  $p<0,001$  y  $r=AS: 0,752$ ,  $p<0,001$ ; para MO y AS, respectivamente). Las curvas RFA-A que se muestran en la figura 1, describen una fuerte relación exponencial de la luz sobre la asimilación.

A iguales tasas de RFA las plantas de MO presentaron una mayor capacidad asimilatoria que las de AS, situación descrita anteriormente por Horne y Blair (1991) y que se atribuye a los cambios estructurales y bioquímicos de la planta para adaptarse a las condiciones de luz limitada.

that are shown in figure 1 describe a strong exponential relationship of light on assimilation.

At equal PAR rates, the MO plants showed a higher assimilatory capacity than the AS ones, a situation described before by Horne and Blair (1991) and ascribed to the structural and biochemical changes of the plant to adapt to limited light conditions.

Shade plants have less chloroplasts, less components of the electron-transport chain, less Rubisco (Ribulose 1,5- bisphosphate carboxylase/oxygenase) and less nitrogen per area unit.

This, together with other morphological and physiological factors, reduces the carboxylation and electron-transport capacity, thus limiting the photosynthetic capacity of these plants (Lambers et al., 1998).

The values recorded for LAI are shown in table 3. After five days of grazing there was no recovery of the defoliated biomass and no difference was found between the values for AS and MO. After 22 days significant difference ( $P<0,05$ ) was found between both conditions, a situation that was maintained 30 days after grazing.

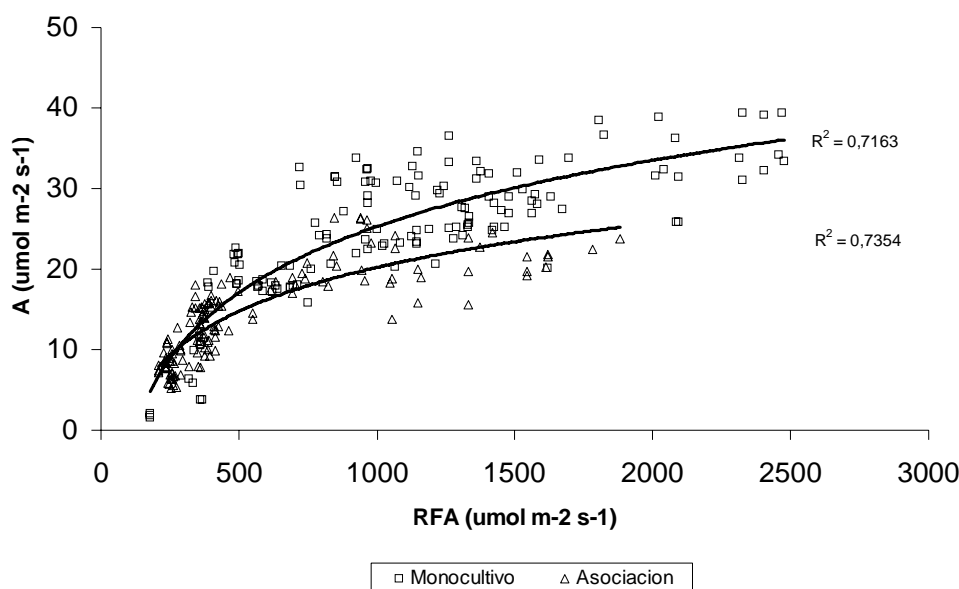


Fig. 1. Relación RFA – A en *B. decumbens* en monocultivo y en asociación con *L. leucocephala*.

Fig. 1. PAR-A relationship in *B. decumbens* in monocrop and in association with *L. leucocephala*.



Las plantas de sombra poseen menos cloroplastos, menos componentes de la cadena transportadora de electrones, menos Rubisco (Ribulosa 1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa) y menos nitrógeno por unidad de área. Esto, en conjunto con otros factores morfológicos y fisiológicos, reduce la capacidad de carboxilación y de transporte de electrones, lo que limita la capacidad fotosintética de estas plantas (Lambers *et al.*, 1998).

Los valores registrados para el IAF se muestran en la tabla 3. A los cinco días de pastoreo no había una recuperación de la biomasa defoliada y no se encontró diferencia entre los valores para AS y MO. A los 22 días se halló diferencia significativa ( $P < 0,05$ ) entre ambas condiciones, situación que se mantuvo a los 30 días después del pastoreo.

Tabla 3. Índice de área foliar.

Table 3. Leaf area index.

Días	Condición	IAF
5	Monocultivo	1,03 <sup>a</sup> ± 0,13
	Asociación	0,75 <sup>a</sup> ± 0,03
22	Monocultivo	2,15 <sup>a</sup> ± 0,02
	Asociación	1,73 <sup>b</sup> ± 0,01
30	Monocultivo	3,02 <sup>a</sup> ± 0,15
	Asociación	1,94 <sup>b</sup> ± 0,11

Medias (error estándar) con letra diferente dentro de la misma fecha de evaluación, difieren estadísticamente ( $P < 0,05$ )

Podría esperarse a los 30 días que el efecto acumulativo de la biomasa recuperada por el estrato arbóreo y el herbáceo en la AS comenzara a igualar los valores de IAF observados en MO en la misma fecha; sin embargo, aparentemente a los 30 días la participación de la biomasa de *L. leucocephala* en la biomasa total en AS aun era baja, lo cual puede ser explicado por su condición de  $C_3$  que le confiere una menor tasa de crecimiento que la de la gramínea.

La respuesta en el IAF estuvo en concordancia con lo que ocurrió en RFA y A, lo cual se manifestó en una producción de biomasa más rápida en MO que en AS. En AS una parte de la

It could be expected that after 30 days the cumulative effect of the biomass recovered by the tree and herbaceous stratum in AS would begin to equal the LAI values observed in MO in the same date; nevertheless, apparently, after 30 days the participation of the biomass of *L. leucocephala* in the total biomass in AS was still low, which can be explained by its  $C_3$  condition that gives it a lower growth rate than that of the grass.

The response in LAI was in harmony with what occurred in PAR and A, which was shown in a faster biomass production in MO than in AS. In AS, part of the LAI reduction is a consequence of the low light intensity on net photosynthesis; however, it must be considered that the alterations in the photosynthetic system, including the declination of the activity of the electron-transport chain and the carboxylating enzymes, can also be an important cause of this decrease (Lin, McGraw, George and Garrett, 1999).

Pezo and Ibrahim (1999) stated that the response to shade is different among  $C_4$  tropical pasture species, and there are species that can or can not tolerate shade. Such tolerance is expressed mainly in the decrease of the growth rate in a same species under shade conditions. These authors describe *B. decumbens* as a tolerant species to moderate levels of shade. Norton, Wilson, Shelton and Hill (1991) suggest that these species are very important for their inclusion in agroforestry (silvopastoral) systems.

### Conclusions and Recommendations

According to the results, it can be concluded that the light conditions in the monocrop favored a better response of *B. decumbens* in terms of photosynthesis, which was translated into better growth, until the evaluated ages. In the association the response of the plant was strongly determined by the PAR that passes through the tree legume.

Although the objective of this work was not to evaluate the forage quality in these systems, it is convenient to obtain such information, because quality variations due to shade have been

reducción del IAF es consecuencia de la baja intensidad de luz sobre la fotosíntesis neta; sin embargo, debe considerarse que las alteraciones en el aparato fotosintético, que incluyen la declinación de la actividad de la cadena transportadora de electrones y de las enzimas carboxiladoras, pueden ser también una causa importante de esta disminución (Lin *et al.*, 1999).

Pezo e Ibrahim (1999) plantearon que la respuesta a la sombra es diferente entre las especies de pastos tropicales ( $C_4$ ) y existen algunas que pueden tolerar o no el sombreado. Dicha tolerancia se expresa principalmente en la disminución de la tasa de crecimiento en una misma especie en condiciones de sombra. Estos autores describen a *B. decumbens* como tolerante a niveles medios de sombreado. Norton, Wilson, Shelton y Hill (1991) sugieren que estas especies resultan de gran importancia para su inclusión en sistemas agroforestales (silvopastoriles).

#### Conclusiones y Recomendaciones

De acuerdo con los resultados se puede concluir que las condiciones de luz en el monocultivo favorecieron una mejor respuesta de *B. decumbens* en términos de fotosíntesis y que se manifestaron en un mejor crecimiento, hasta las edades evaluadas. En la asociación la respuesta de la planta estuvo fuertemente determinada por la RFA que pasa a través de la leguminosa arbórea.

Aunque no fue objetivo del trabajo hacer evaluaciones de calidad del forraje en estos sistemas, es conveniente obtener dicha información, ya que se ha reportado variaciones de la calidad por efecto de la sombra, principalmente en lo que se refiere a proteína y digestibilidad (Pezo e Ibrahim, 1999). Esto constituye una información importante desde el punto de vista del uso forrajero.

#### Agradecimientos

Los autores desean expresar su agradecimiento al personal de Hda. Judibana de la Universidad de Los Andes por ceder el uso de sus instalaciones y su colaboración en el trabajo de campo.

reported, mainly concerning protein and digestibility (Pezo and Ibrahim, 1999). This constitutes important information from the point of view of forage use.

#### Acknowledgements

The authors wish to thank the staff of the Judibana Farm from the University of Los Andes for allowing the use of its facilities and their collaboration in the field work, and also the support of the Institute of Environmental and Ecological Sciences of the University of Los Andes for providing the equipment and logistics in this research.

--End of the English version--

Igualmente, el apoyo del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE) de la Universidad de Los Andes por facilitar los equipos y la logística en esta investigación.

#### Referencias bibliográficas

- Baruch, Z. & Fisher, M. 1991. Factores climáticos y de competencia que afectan el crecimiento de la planta en el establecimiento de pasturas. En: Establecimiento y renovación de pasturas: conceptos, experiencias y enfoques de investigación. (Eds. C. Lascano y J. Spain). 6ta. Reunión Comité Asesor RIEPT. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Cali, Colombia
- Detweiler, R. & Hall, C. 1988. Tropical forest and the global carbon cycle. *Science*. 239:42
- Durr, P. & Rangel, J. 2000. The response of *Panicum maximum* to simulated subcanopy environment. 1. Soil x shade interaction. *Tropical Grasslands*. 34:110
- Ewel, J. & Madriz, A. 1968. Zonas de vida de Venezuela. Dirección de Investigación. Ministerio de Agricultura y Cría. Venezuela. p. 65
- Fearnside, P. & Barbosa, R. 1998. Soil carbon changes from conversion of forest to pastures in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management*. 80:35
- Guenni, O.; Gil, J.; Baruch, Z.; Márquez, L. & Nuñez, C. 2006. Respuesta al déficit hídrico en especies forrajeras de *Brachiaria* (Trin.) Griseb. (Poaceae). *Interciencia*. 31:505
- Horne, P. & Blair, G. 1991. Forage tree legumes: Productivity of leucaena/grass mixtures. *Australian J. Agric. Res.* 42:1231

- Houghton, R.; Skole, D. & Lefkowitz, D. 1991. Changes in landscape of Latin America between 1850 and 1985. II: Net release of CO<sub>2</sub> to the atmosphere. *Forest Ecology and Management*. 38:173
- Iglesias, J. 1998. Los sistemas silvopastoriles como alternativa para la producción animal en el trópico. En: Estrategias de alimentación para la ganadería tropical. (Ed. T. Clavero). Centro de Transferencia de Tecnología en Pastos y Forrajes. La Universidad del Zulia. Maracaibo, Venezuela. p. 174
- Lambers, H.; Chapin, S. & Pons, T. 1998. Plant physiological ecology. Springer-Verlag. New York. p. 392
- Lin, C.; McGraw, R.; George, M. & Garrett, H. 1999. Shade effects on forage crops with potential in temperate agroforestry practices. *Agroforestry Systems*. 44:109
- Norton, B.; Wilson, J.; Shelton, H. & Hill, K. 1991. The effect of shade on forage quality. In: Forages for plantation crops. (Eds. M. Shelton and W. Stür). ACIAR Proceedings No. 32. Canberra, Australia. p. 83
- Oliveira, O.; Oliveira, I.; Ferreira, E.; Alves, B.; Miranda, C.; Vilela, L.; Urquiaga, S. & Boddey, R. 1999. Response of degraded pastures in the Brazilian Cerrado to chemical fertilization. *Pasturas Tropicales*. 23:14
- Pezo, D. & Ibrahim, M. 1999. Sistemas silvopastoriles. Proyecto Agroforestal CATIE/GTZ, Turrialba, Costa Rica. p. 276
- Rodríguez-Petit, A.; Clavero, T. & Razz, R. 2001. Efecto de la altura y la frecuencia de poda en la producción de materia seca de *Acacia mangium* Willd. *Rev. For. Centroamericana*. 35:38
- Sánchez, M. 1998. Sistemas agroforestales para intensificar de manera sostenible la producción animal en América Latina. *Revista Pecuaria de Nicaragua*. 2 (19):12
- Sánchez, Saray & Milera, Milagros. 2002. Dinámica de la macrofauna edáfica en la sucesión de un sistema de manejo de gramíneas a un sistema con árboles intercalados en el pasto. *Pastos y Forrajes*. 25:189
- Sileshi, G. & Mafongoya, P. 2005. Variation in macrofaunal communities under contrasting land use systems in eastern Zambia. *Applied Soil Ecology*. 33:49
- Statistical Analysis System (SAS). 1990. SAS/STAT User's guide Version 6. 4<sup>th</sup> edition. SAS Institute Inc. Cary, NC.
- Wilson, J. & Ludlow, M. 1991. The environment and potential growth of herbage under plantations. In: Forages for plantation crops. (Eds. M. Shelton and W. Stür). ACIAR Proceedings No. 32. Canberra, Australia. p. 10
- Wilson, J. & Wild, D. 1991. Improvement of nitrogen nutrition and grass growth under shading. In: Forages for plantation crops. (Eds. M. Shelton and W. Stür). ACIAR Proceedings No. 32. Canberra, Australia. p. 77

Recibido el 20 de julio del 2007

Aceptado el 17 de abril del 2008