

## Avances de Investigación

# Estrategias de los árboles para el uso eficiente del agua y tolerancia a la sequía en sistemas silvopastoriles<sup>1</sup>

Pilar Bucheli<sup>2</sup>; Tamara Benjamin<sup>3</sup>, Graciela M. Rusch<sup>4</sup>; Muhammad Ibrahim<sup>5</sup>, Pere Casals<sup>6</sup>; Dalia Sánchez<sup>7</sup>, Francisco Pugnaire<sup>8</sup>

### RESUMEN

La adquisición de recursos del suelo por las plantas depende de la especie, las características del suelo y de otros factores del medio ambiente local. El fin de este estudio fue conocer la distribución y los tipos de rasgos radiculares asociados en la relación suelo-agua-planta y las estrategias de las especies para adquirir y conservar los recursos en ambientes con variaciones climáticas cíclicas de sequía y lluvia. Se determinaron los patrones de densidad de raíces finas, la longitud específica radicular y la longitud volumétrica a distintas profundidades del suelo y de posición bajo la copa de seis especies arbóreas: *Albizia saman*, *Guazuma ulmifolia*, *Coccoloba caracasana*, *Tabebuia rosea*, *Crescentia alata* y *Enterolobium cyclocarpum* en fincas con sistemas silvopastoriles de Rivas, Nicaragua. Se extrajeron y analizaron muestras de suelo-raíz; los datos se analizaron con el programa WinRhizo. De acuerdo con los rasgos radiculares de las especies, se conformaron cuatro tipos funcionales de plantas (TFP) en la época seca y tres en la época de lluvias. Los TFP se relacionan con estrategias adquisitivas y conservadoras de los recursos según la estacionalidad climática. *C. caracasana*, con valores altos de longitud y densidad radicular en la época seca, presenta una estrategia de conservación que le permite almacenar reservas y soportar la sequía. *A. saman*, *E. cyclocarpum* y *G. ulmifolia*, con valores bajos de densidad radicular fina que se asocian a una estrategia adquisitiva, tienen mayor accesibilidad a los recursos y humedad del suelo.

**Palabras claves:** Árboles dispersos, estacionalidad climática, raíces, recursos del suelo, trópico seco, Rivas, Nicaragua.

### ABSTRACT

#### Tree strategies for water use and drought tolerance in silvopastoral systems

The acquisition of soil resources depends on the tree species, soil characteristics, and local environment. The purpose of this study was to determine the distribution of root traits associated within the soil-water-plant relationships and the species strategies to acquire and conserve resources during cyclical climate variations of drought and rain. Patterns of fine root density, specific root length, and volumetric root length at different soil depths and positions under the canopy of six tree species (*Albizia saman*, *Guazuma ulmifolia*, *Coccoloba caracasana*, *Tabebuia rosea*, *Crescentia alata* and *Enterolobium cyclocarpum*) were explored on farms with silvopastoral systems in Rivas, Nicaragua. Root-soil samples were taken and the data were subsequently analyzed with the program WinRhizo. According to the interdependence of root traits and strategies related to resource acquisition or conservation, four plant functional types (PFT) were formed in the dry season and three PFT in the rainy season. *C. caracasana*, with high values for root length and density in the dry season, showed a conservative strategy for storing reserves and tolerating drought. *A. saman*, *E. cyclocarpum* and *G. ulmifolia*, with a low fine root density associated with an acquisitive strategy, showed easy access to soil resources and moisture.

**Keywords:** Scattered trees, climatic seasonality, roots, soil resources, dry tropics, Rivas, Nicaragua.

<sup>1</sup> Basado en Bucheli (2012).

<sup>2</sup> Mag. Sc. en Agroforestería Tropical, Turrialba, Costa Rica. Correo electrónico: pbucheli@catie.ac.cr

<sup>3</sup> Botany and plant Pathology/Forestry and Natural Resources Dept. Purdue University. Correo electrónico: tamara17@purdue.edu

<sup>4</sup> Norwegian Institute for Nature Research (NINA), Trondheim, Norway, correo electrónico: graciela.rusch@nina.no

<sup>5</sup> Representante Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura-Belice. Correo electrónico: mibrahim@catie.ac.cr

<sup>6</sup> Ecology and management of silvopastoral systems, Centro Tecnológico Forestal de Cataluña (CTFC), Ctra de St. Llorenç de Morunys, km 2, 25280 Solsona, Spain. Correo electrónico: pere.casals@ctfc.es

<sup>7</sup> Investigadora Programa Ganadería y Manejo del Medio Ambiente, CATIE, Nicaragua. Correo electrónico: dsanchez@catie.ac.cr

<sup>8</sup> Estación Experimental de Zonas Áridas Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), Ctra. Sacramento s/n E-04120 La Cañada, Almería, España. Correo electrónico: fip@eeza.csic.es

## INTRODUCCIÓN

El agropaisaje del sur de Nicaragua corresponde al 34% del territorio nacional (Wafra 2007), con elementos del bosque seco natural y producción agrícola y ganadera (Rusch *et al.* 2010). Esta producción es susceptible a los impactos del cambio climático (aumento de las temperaturas e intensificación de los eventos de lluvias y de los períodos de sequía) debido a su alta dependencia y sensibilidad a las variaciones del clima (Ospina *et al.* 2012). En la ganadería, el impacto del cambio climático implica una menor disponibilidad de alimento y forrajes, lo que genera vulnerabilidad (Thomas *et al.* 2007). En Rivas, Nicaragua, los productores manejan la ganadería con sistemas silvopastoriles, como árboles dispersos en potreros y cercas vivas (Ineter 2010). Las especies leñosas de SSP contribuyen a la generación de servicios ecosistémicos, como el uso eficiente del agua y la tolerancia a la sequía, y pueden responder de forma compleja a la variación climática. Así, el sistema radicular de estas plantas leñosas ha desarrollado adaptaciones en los diferentes gradientes ambientales (Kursar *et al.* 2009, Liu *et al.* 2010). Por ejemplo, la densidad y longitud de las raíces finas puede cambiar para tolerar o evitar los efectos de las sequías temporales y cíclicas (Olivero 2011). Estos mecanismos se relacionan con las estrategias de adquisición de recursos (agua y nutrientes) (Jackson *et al.* 1997, Morales 1997, Ostonen *et al.* 2007, Raats 2007).

Las raíces cumplen funciones fisiológicas fundamentales en la planta, como la absorción y asimilación de nutrientes y agua (Jensen 1994, Morales 1997, Flores 1999). Las raíces finas son una de las estructuras más dinámicas y activas de la planta, en tanto que las raíces leñosas o perennes se encargan del soporte mecánico y proveen la red de conducción de las sustancias asimiladas por las raíces finas en micrositos del suelo (Morales 1997). En este sentido, la dinámica espacial y temporal del sistema radicular de las plantas ha generado gran interés, pues se sabe poco sobre el comportamiento de las raíces finas y el papel que desempeñan en la relación suelo-agua-planta, particularmente por la dificultad metodológica que implica su estudio (Escamilla *et al.* 1991).

Esta investigación tuvo como objetivo investigar los patrones de distribución de la densidad y longitud específica de raíces finas de distintas especies arbóreas presentes en SSP del trópico seco nicaragüense. Se considera que las raíces finas tienen que ver con las estrategias adquisitivas o conservadoras de recursos de la planta y responden a patrones generales de

disponibilidad de agua en el suelo. Se espera que la información generada sea un insumo para proponer arreglos silvopastoriles diversos y acordes a las condiciones socioeconómicas de Nicaragua.

## METODOLOGÍA

La investigación se realizó con árboles dispersos en potreros del municipio de Belén (Rivas, Nicaragua). El área se caracteriza por una sequía estacional entre noviembre y abril, por lo que la vegetación ha debido adaptarse a un largo período de déficit hídrico (Alvarado *et al.* 2009, Ramírez *et al.* 2010). La precipitación promedio durante los últimos 30 años ha sido de 25,5 mm mensuales y la temperatura promedio de 24,9°C (Ineter 2012). En la estación lluviosa (mayo – octubre), la precipitación media mensual alcanza 216,2 mm (Ineter 2012). Los sitios de estudio estuvieron ubicados entre 100 y 200 msnm, en dos tipos de suelos: vertisoles y molisoles (Buurman y Hoosbeek 2009, Sánchez *et al.* 2004).

Para la selección de las seis especies arbóreas a evaluar (*Guazuma ulmifolia*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Crescentia alata*, *Tabebuia rosea*, *Albizia saman* y *Coccoloba caracasana*) se utilizaron los siguientes criterios: a) abundancia y frecuencia de árboles aislados en potreros para tener un número suficiente de repeticiones; b) árboles en terreno plano o ligeramente ondulado para evitar sesgos por topografía; c) potreros con más de ocho meses sin disturbios del suelo por caminos, paso de ganado, manejo agropecuario u otra actividad agrícola establecida; d) determinación de la perennidad o caducidad de las hojas según la época climática; e) existencia de estudios anteriores en la misma zona. Para cada especie seleccionada se utilizaron cinco repeticiones, con un total de 30 individuos muestreados.

El contenido de humedad del suelo se determinó mediante el método gravimétrico en el Laboratorio de suelos de la Escuela Internacional de Agricultura y Ganadería (EIAG) de Rivas. Se tomaron muestras de suelo de aproximadamente 100 g de peso a dos profundidades (0-20 y 20-40 cm) bajo la copa de los árboles en los puntos 50% y 100% del radio de la copa (Figura 1). También se estimó la densidad aparente mediante el método del cilindro (Henríquez y Cabalceta 1999). Las muestras se recolectaron en los mismos sitios donde se realizó el muestreo de contenido de humedad del suelo. Además, se evaluó la composición botánica de especies herbáceas (pastos y herbáceas de hoja ancha) en cada anillo ubicado al 25, 50, 75 y 100% del radio, bajo la copa del árbol (Figura 1); para ello se hizo un muestreo al

azar con un marco cuadrado de 50 x 50 cm que permitió registrar la cobertura porcentual de especies herbáceas dentro del marco.

Para la determinación de la densidad de raíces finas vivas se colectaron muestras de suelo-raíces por medio de un barreno con volumen de 1256,6 cm<sup>3</sup> (cilindro de 8 cm de diámetro por 25 cm de longitud). Las muestras se tomaron en dos momentos estacionales (periodo de lluvias y periodo seco) y a las distancias indicadas en la Figura 1. El procesamiento de las muestras fue el siguiente: prelavado, lavado, identificación y selección de las raíces arbóreas y de pasturas, escaneo con el equipo HPJET 6200, con resolución de 100 dpi y 24 bits de profundidad de campo. Se analizaron las imágenes con el programa WinRHIZO *Arabidopsis* 2012a (Regent Instruments Inc., Quebec, Canadá). Después del escaneo, las muestras se empacaron en bolsas de papel previamente codificadas y se secaron a 65°C durante 48 horas.

### Análisis estadístico

Se empleó estadística descriptiva (media, desviación estándar, error estándar, coeficiente de variación mínima y máxima) para todas las variables. El nivel de significación considerado fue  $p \leq 0,05$ . El diseño estadístico fue de parcelas sub-sub-sub-divididas; las épocas estacionales (lluviosa y seca) constituyeron la parcela principal; cada individuo muestreado fue la subparcela 1; los cuatro puntos de muestreo bajo la copa fueron la subparcela 2 y las dos profundidades (0-20 y 20-40 cm) fueron la subparcela 3. Se utilizó el análisis de modelos mixtos para comparar las diferencias entre las especies y una prueba de diferencias de Fisher (LSD). Asimismo, se realizó un análisis de conglomerados con el objetivo de agrupar a las especies a partir de los rasgos funcionales por medio del método de *Ward* y la distancia *Euclidea*. Se utilizó un análisis de componentes principales con el fin de analizar la interdependencia entre los rasgos funcionales y los tipos funcionales de plantas. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el *software* estadístico InfoStat, actualización 2011 (Di Rienzo 2008).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

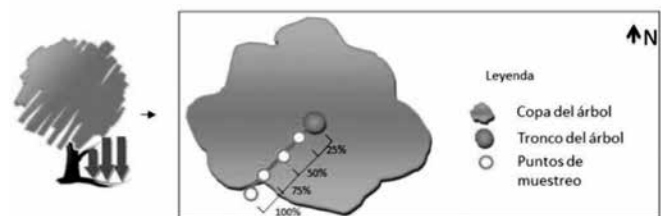
### Componentes del suelo

La densidad aparente del suelo bajo las seis especies estudiadas fue de 1,1 g cm<sup>3</sup>; valor considerado como muy suelto (1-1,2 g cm<sup>3</sup>) en una clase textural franca-arcillosa a arcillosa (Ad-hoc-AG-Boden 2005); no hubo diferencias significativas entre las especies ( $p = 0,3633$ ). En el contenido de humedad se encontraron diferencias significativas entre épocas climáticas ( $p < 0,0001$ ); el contenido

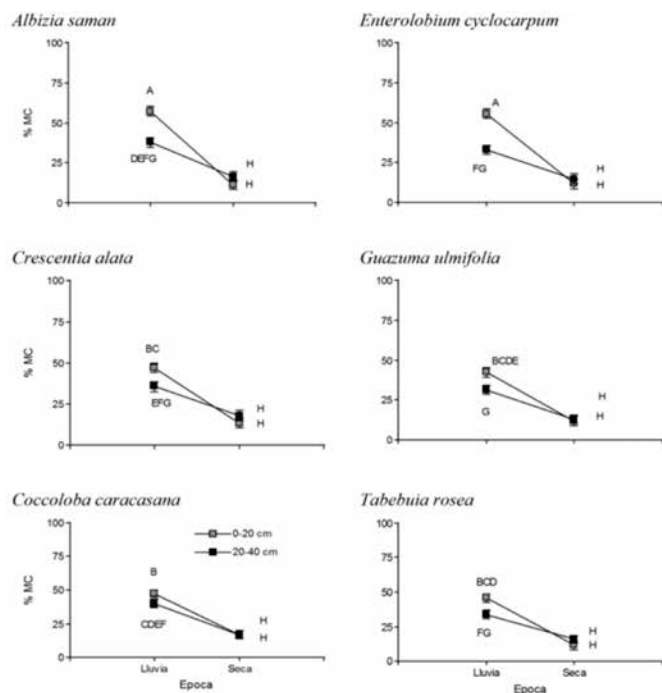
de humedad en época de lluvia fue de 42,72% vs. 14,25% en época seca. Además, se encontró un efecto significativo de la interacción entre especie y profundidad del suelo ( $p = 0,014$ ) para la humedad de suelo. Estas interacciones se observaron en la época lluviosa, cuando todas las especies mostraron diferencias significativas entre las dos profundidades. En la época seca no hubo diferencias entre especie ni entre profundidades (Figura 2).

El contenido de humedad del suelo refleja la dinámica del agua, especialmente en la época de lluvias y con las profundidades de suelo muestreadas. Zapata (2010) encontró la misma variabilidad debido a la influencia de las precipitaciones en la época de lluvia. También, encontró una menor humedad del suelo en pastizales asociados con *Cassia grandis* (26,4%), en comparación con *G. ulmifolia* (35,5%) y *T. rosea* (33,3%). En nuestro estudio, *A. saman* (57,1%) y *E. cyclocarpum* (55,51%) presentaron un mayor contenido de humedad en la profundidad de 0-20 cm que a los 20-40 cm. Es de suponer que este resultado tiene que ver con el porcentaje de transferencia de agua de lluvia a través de la copa. Según Miranda (2012), *E. cyclocarpum* (84%) y *A. saman* (67%) son las especies que mayor cantidad de agua transfieren desde la copa al suelo. *A. saman* presenta un movimiento de sus hojas (cierre de hojas en días nublados y días lluviosos, así como en horas de la noche) que podría favorecer el paso de las gotas de lluvia a través de la copa del árbol (World Agroforestry Center 2010). La alta densidad de copa, además, influye en la baja evaporación del agua y aumenta la cantidad de horas de sombra bajo la copa (Olivero 2011). Nuestros resultados apoyan la hipótesis de que las distintas especies arbóreas afectan el contenido de humedad del suelo de manera diferente.

En cuanto a la composición botánica, el análisis de correspondencia muestra que las especies arbóreas se



**Figura 1.** Sitios definidos para la toma de muestras de contenido de humedad del suelo, densidad aparente, composición botánica de especies herbáceas y rasgos de raíces finas bajo la copa de las seis especies de árboles dispersos en SSP en Rivas, Nicaragua



**Figura 2.** Contenido de humedad bajo la copa de seis especies arbóreas en dos épocas y profundidades del suelo en SSP de Rivas, Nicaragua

Las barras indican el error estándar. Importancia para LSD de Fisher  $p < 0,05$  (letras diferentes indican diferencias entre profundidades)

asocian con distintas especies herbáceas (se encontraron 56 especies herbáceas de cobertura). *C. alata* se separa del grupo de especies leñosas, pues se asocia sólo con el 10,7% del total de herbáceas encontradas en el área de estudio. Según Zapata (2010), la cobertura de especies herbáceas es similar bajo árboles de *T. rosea* y *G. ulmifolia* en un agropaisaje ganadero de la zona central de Nicaragua. En nuestro estudio encontramos que *A. saman* y *C. caracasana* presentan una similitud en la cantidad de especies herbáceas asociadas, al igual que *T. rosea*, *E. cyclocarpum* y *G. ulmifolia*.

### Rasgos de raíces finas

La longitud radicular fue mayor en la época seca que en la de lluvias ( $p = 0,002$ ). Al analizar todas las especies en conjunto, la longitud fue de 13,0 y 10,0 cm/cm<sup>3</sup> para la época seca y de lluvia, respectivamente; también hubo un efecto significativo de la interacción de la especie con la profundidad del suelo ( $p < 0,0001$ ). Las especies mostraron mayor longitud de raíces finas (13,2 vs. 10,7 cm/cm<sup>3</sup>) en la profundidad de 0-20 cm. *C. caracasana* presentó los valores de longitud radicular más altos, en tanto que *C. alata* presentó los más bajos en las dos pro-

fundidades (Cuadro 1). La longitud de las raíces finas de *T. rosea* disminuyó en forma marcada con la profundidad (Cuadro 1). Este resultado coincide con los altos contenidos de humedad en la profundidad 0-20 cm para todas las especies, lo que evidencia una correspondencia positiva entre la longitud de las raíces y la humedad en el suelo. Makita *et al.* (2011) obtuvieron resultados similares, además de una gran concentración de raíces finas de árboles en las capas superficiales del suelo: aproximadamente 12,9 veces superior en el estrato superficial (0-10 cm y 20-40 cm) que en las profundidades de 40 y 50 cm (9,3 veces).

La densidad de raíces finas (DRF) fue afectada por interacciones entre la época climática, las especies y la posición bajo la copa ( $p = 0,037$ ). Sin embargo, hubo una respuesta general de la DRF a la estación climática. En conjunto, las especies tuvieron mayores DRF en época de lluvias (0,9 vs. 0,7 g/cm<sup>3</sup>). Este resultado apoya la hipótesis de que hay diferencias de densidad de raíces finas entre épocas climáticas (mayor densidad en época lluviosa), ya que un ambiente más húmedo favorece la densidad de raíces y la disponibilidad de nutrientes. Rytter y Rytter (2012) demostraron que, al aumentar la humedad del suelo, la densidad de raíces finas de *A. incana* se incrementó de 2,29 a 3,41 g/dm<sup>3</sup> y de 0,55 a 0,76 g/dm<sup>3</sup> la de *S. viminalis*.

De acuerdo con la posición bajo la copa, *T. rosea* presentó mayor DRF en la posición del 25% (1,5 g/cm<sup>3</sup>) en la época de lluvias. Las especies con menor DRF fueron *A. saman* y *C. caracasana* (0,4 g/cm<sup>3</sup>) en el 100% de la copa, aunque en la posición del 25% de la copa, en la época seca, ambas especies presentaron mayor densidad (Figura 3). Este resultado confirma que la DRF es mayor cerca del fuste y disminuye con la distancia hacia el perímetro de la copa. Olsthoorn *et al.* (1999) y Catalin *et al.* (2011) encontraron una relación negativa entre la biomasa de raíces finas y la distancia al tronco de árbol debido a la heterogeneidad estructural en la distribución de las raíces finas y al patrón específico de enraizamiento de las especies (Comas y Eissenstat 2004).

Las especies mostraron diferencias en DRF en profundidad, a excepción de *T. rosea* y *C. alata*. La DRF fue mayor en la capa superficial (0,9 g/cm<sup>3</sup> vs. 0,6 g/cm<sup>3</sup> para 0-20 y 20-40 cm, respectivamente) ( $p < 0,0001$ ). La densidad más alta fue para *C. caracasana* en la profundidad de 0-20 cm (1,24 g/cm<sup>3</sup>) y la más baja es para *C. alata* en la profundidad 20-40 cm (Cuadro 2). Otros estudios han

demostrado este mismo comportamiento, ya que el contenido de arcilla, la humedad, el contenido de nutrientes y temperatura juega un papel importante especialmente en la capa superficial del suelo. Rodríguez (2011) encontró diferencias en cantidades de nutrientes en los suelos debajo de *G. ulmifolia* y *C. alata* y entre profundidades. Las raíces finas responden muy rápidamente a los cambios en dichas características y condiciones del suelo (Pregitzer *et al.* 1998, Joslin *et al.* 2006, Majdi *et al.* 2008).

La longitud radicular específica (LRE) responde a la interacción entre época estacional, especie y profundidad ( $p = 0,0004$ ). En general, la LRE fue mayor a 20-40 cm de profundidad. En la época lluviosa, la especie que presentó mayor LRE fue *A. saman* a 20-40 cm (0,77 cm mg) y *E. cyclocarpum* fue la de menor LRE en la capa de 0-20 cm del suelo. En la época seca, *G. ulmifolia* mostró diferencias entre las dos profundidades: 0,16 en la capa 0-20 cm y 0,51 cm mg a 20-40 cm (Figura 4).

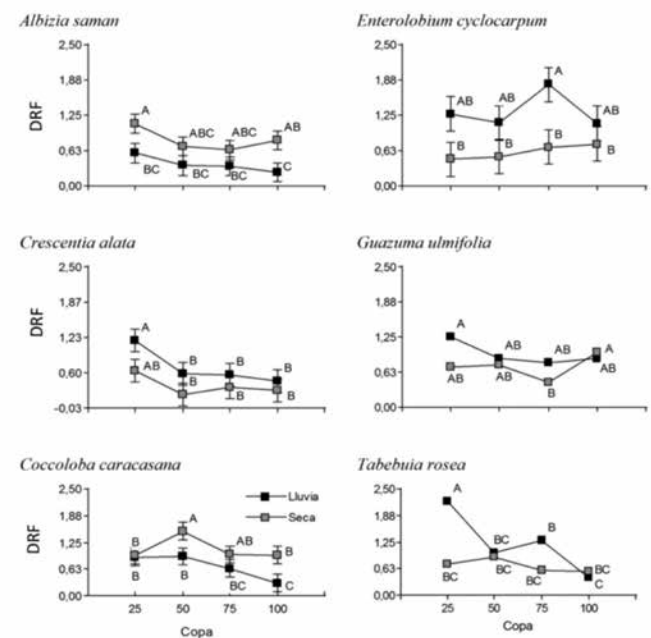
### Tipos funcionales de plantas y estrategias de vida

Las seis especies arbóreas estudiadas se agruparon en tipos funcionales a partir de los rasgos de las raíces finas. Para la época de lluvia se conformaron tres tipos funcionales de plantas (TFP1: *T. rosea*, *E. cyclocarpum* y *C. alata*; TFP2: *C. caracasana*; TFP3: *G. ulmifolia* y *A. saman*). Para la época seca se conformaron cuatro TFP (TFP1: *E. cyclocarpum*, *G. ulmifolia* y *A. saman*; TFP2: *C. caracasana*; TFP3: *C. alata*; TFP4: *T. rosea*). La interdependencia entre rasgos funcionales de raíces finas y los tipos funcionales de plantas se muestra en la Figura 5. *C. caracasana* y *C. alata* parecieran ser las especies que más contribuyen a la diferenciación a lo largo del segundo eje; los rasgos asociados a estas diferencias son longitud de raíces y DRF para la primera especie y LRE para la segunda.

Las especies presentan distintas estrategias o conjuntos de atributos radiculares que les permiten utilizar los recursos agua y nutrientes. Tales estrategias responden a los niveles característicos de humedad en el suelo y, con ello, a la disponibilidad de nutrientes de un sitio (Grime *et al.* 1997). Las estrategias de vida de las plantas se relacionan también con el cambio de condiciones a lo largo de un año y con las características climáticas regionales. De esta manera, el TFP1 en la época de lluvia se relaciona con valores bajos de longitud de raíces finas y con valores levemente altos de LRE (Figura 5a). En la época seca, *E. cyclocarpum* comparte atributos con las especies del TFP1 de la época lluviosa (Figura 5b), que se asocian con bajos valores de LRE y de DRF. Los valores

**Cuadro 1.** Longitud de raíces finas (cm/cm<sup>3</sup>) de seis especies arbóreas en dos profundidades de suelo en sistemas silvopastoriles de Rivas, Nicaragua (importancia para LSD de Fisher  $p < 0,0001$ )

Especie	Profundidad	
	0-20	20-40
<i>Coccoloba caracasana</i>	17,63A	15,82AB
<i>Albizia saman</i>	15,09ABC	13,07CD
<i>Tabebuia rosea</i>	14,47BC	8,98EFG
<i>Guazuma ulmifolia</i>	12,82CD	10,26EF
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	11,57DE	9,38EFG
<i>Crescentia alata</i>	7,63FG	6,85G



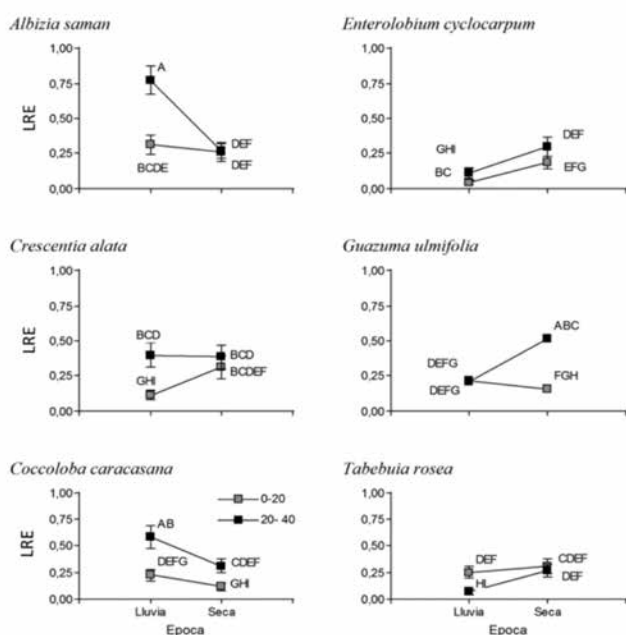
**Figura 3.** Densidad de raíces finas (DRF, g/cm<sup>3</sup>) de seis especies arbóreas según posición bajo la copa (25, 50, 75 y 100%) y época climática en SSP de Rivas, Nicaragua

Las barras indican un error estándar. Importancia para LSD de Fisher  $p < 0,05$  (letras diferentes, diferencias entre posición bajo la copa)

altos de LRE se interpretan como una buena capacidad de exploración rápida de los recursos en el suelo para sostener altas tasas de actividad metabólica (Ostonen *et al.* 2007, Reich *et al.* 1999). Por la funcionalidad del rasgo LRE, es de suponer que *A. saman* y *G. ulmifolia* extraen humedad activamente cuando el nivel de disponibilidad en el suelo es alto, aunque *A. saman* la extrae del horizonte superficial en tanto que *G. ulmifolia* la extrae del horizonte profundo. Por consiguiente, en este

**Cuadro 2.** Densidad de raíces finas ( $\text{g}/\text{cm}^3$ ) de seis especies arbóreas en dos profundidades de suelo en SSP de Rivas, Nicaragua (importancia para LSD de Fisher  $p < 0,0001$ )

Especie	Profundidad	
	0-20	20-40
<i>Coccoloba caracasana</i>	1,24A	0,54B
<i>Albizia saman</i>	0,73A	0,46B
<i>Tabebuia rosea</i>	0,97E	0,94E
<i>Guazuma ulmifolia</i>	0,98E	0,69F
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	1,09C	0,84D
<i>Crescentia alata</i>	0,62A	0,45A



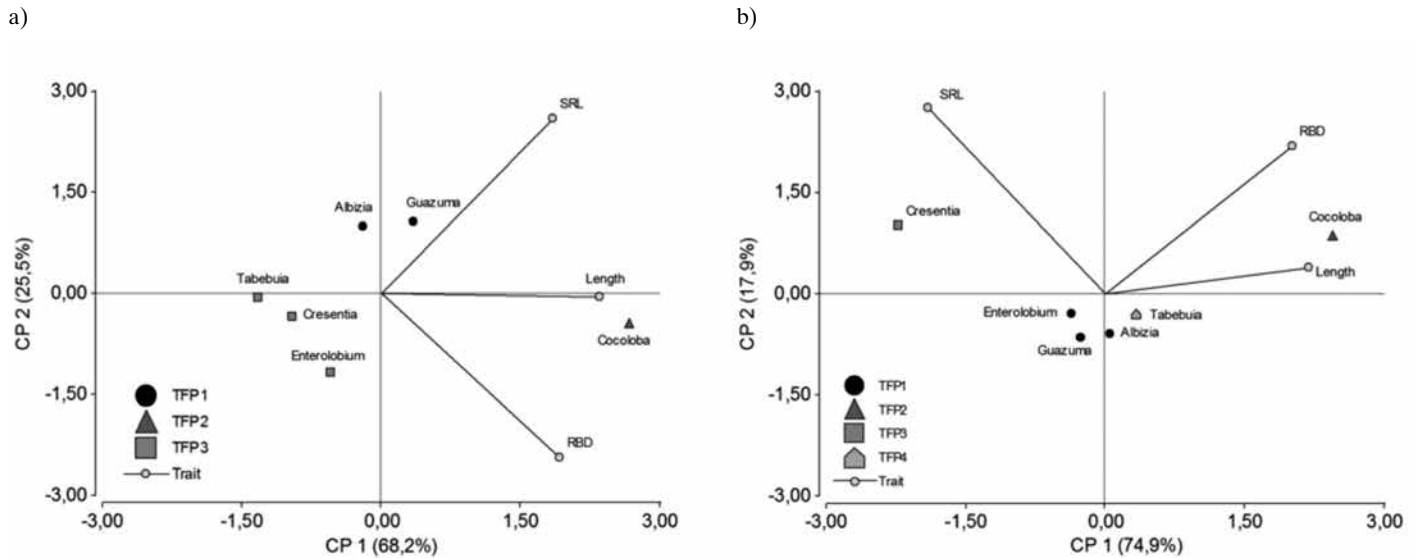
**Figura 4.** Longitud radicular específica (LRE cm mg) bajo la copa de seis especies arbóreas de acuerdo a la época climática y la profundidad de suelo en SSP de Rivas, Nicaragua, 2011. Las barras indican error estándar. Importancia para LSD de Fisher  $p < 0,05$  (letras diferentes, diferencias entre profundidades)

grupo de especies se mantiene un mejor estatus hídrico para mantener un mayor crecimiento activo en momentos de alta disponibilidad de recursos, alta humedad del suelo, fertilidad, materia orgánica y oferta de nitrógeno (Bingham y Bengough 2003). La alta densidad de raíces puede interpretarse como una estrategia de adaptación para hacer frente a la disminución de la humedad y al secado del suelo, ya que este atributo les confiere a las especies la capacidad de explorar un mayor volumen de suelo (Padilla *et al.* 2007) y, por ende, aumentar el

potencial de extraer humedad, especialmente en la capa superficial del suelo. En la época de lluvias, la disponibilidad de nutrientes es, presumiblemente, más elevada debido a que la humedad estimula la actividad biológica en el suelo y, con ello, la mineralización de nutrientes y su adquisición por las raíces (Hodge 2004, Reich *et al.* 1998). Todos estos comportamientos ligados a los rasgos de longitud radicular específica y densidad de raíces finas se asocian con la estrategia adquisitiva adoptada por el TFP1.

*Coccoloba caracasana* presenta la mayor longitud radicular y densidad de raíces finas. La LRE se relaciona con la habilidad de la planta para obtener recursos del suelo (Escamilla *et al.* 1991). También existe una relación del contenido de humedad del suelo con la profundidad de elongación y enraizamiento. Esto hace que las raíces finas en la superficie del suelo aumenten la actividad fisiológica debido a que son estructuras cruciales para la captación de recursos. Por su alta densidad de copa, *C. caracasana* ofrece buena sombra que reduce la evaporación de agua en el suelo (Olivero 2011), lo cual puede explicar el ligero mayor contenido de humedad en la época seca. El mantenimiento de raíces activas en un suelo moderadamente seco puede mejorar el nivel de agua interna de la planta por medio de un uso eficiente de la humedad del suelo (Prieto *et al.* 2012). Esta condición le confiere a la especie un mejor nivel y regulación hídrica en los períodos de escasez de humedad, le permite mantener un cierto grado de actividad de la planta y, por ende, una actividad fotosintética por lapsos más prolongados durante la época seca (Valladares *et al.* 2004). Estos mecanismos responden a una estrategia que permite captar agua en períodos de alta y baja disponibilidad. De acuerdo con los mecanismos empleados a lo largo de los dos periodos climáticos, el TFP2 combina la estrategia adquisitiva en la época de lluvia (abundancia de agua) con la estrategia conservadora en momentos de escasez.

En la época lluviosa, el TFP3, formado por *T. rosea*, *E. cyclocarpum* y *C. alata*, se asocia con valores bajos de LRE. Estas especies adoptan una estrategia adquisitiva mediante un desarrollo mayor de raíces en profundidad. La humedad del suelo proporcionada por la lluvia es un factor que juega un papel dominante en el desarrollo y crecimiento del sistema radicular (Comas y Eissenstat 2004, Tsutsumi *et al.* 2002) Esta humedad conlleva una alta actividad radicular y, consecuentemente, una alta inversión de recursos y actividad metabólica de la planta.



**Figura 5.** Análisis de componentes principales de las relaciones entre los tipos funcionales de plantas y los rasgos de raíces finas: longitud de raíz (Length), densidad de raíces finas (DRF) y longitud radicular específica (LRE) en la época de lluvia (a) y la época seca (b) en SSP de Rivas, Nicaragua

En la época seca, el TFP3 (*C. alata*) se asocia a valores intermedios de LRE. Esta es una estrategia conservadora en condiciones de escasez de agua, ya que le permite a la planta mantener actividad durante la época seca con un bajo consumo de agua. Por otro lado, bajo la copa de *C. alata*, el suelo en época seca presenta un mayor contenido de humedad en la segunda profundidad del suelo (20-40 cm), debido a la baja DRF. Este patrón podría estar asociado a una menor adquisición de agua a mayores profundidades. Este efecto se relaciona con altas acumulaciones de reservas para mantenerse en periodos de déficit hídrico (Azócar y García 2000, Lillis y Fontanella 1992) y es propio de la estrategia conservadora.

En la época seca se conformó el TFP4 (*T. rosea*), que se asocia a bajos valores de LRE y adopta un comportamiento similar a una dormancia durante la sequía, periodo en el cual el desarrollo y actividad metabólica se suspenden temporalmente y se reduce al mínimo la actividad de sus rasgos adquisitivos. Todos estos mecanismos se asocian a la estrategia conservadora. *T. rosea* combina la estrategia adquisitiva en la época de lluvia con la conservadora en la época seca.

## CONCLUSIONES

Las raíces cumplen la función de adquisición de recursos del suelo, y su comportamiento depende de la filogenia de la especie, los factores ambientales y la

fisiología de la planta. Las especies presentan conjuntos de rasgos o atributos que les permiten responder al nivel y la variabilidad en la disponibilidad de agua. Según sean esos rasgos, las especies pueden agruparse en tipos funcionales de plantas (TFP) con estrategias conservadoras y adquisitivas particulares ante la sequía o presencia de humedad en el suelo. En general, las especies desarrollan estrategias adquisitivas en la época de lluvias y conservadoras en la época seca. Así por ejemplo, la estrategia adquisitiva de *C. caracasana* en la época de lluvias incluye valores altos de longitud radicular, en tanto que en época seca, su estrategia conservadora se asocia con valores altos de densidad de raíces finas.

En los sistemas silvopastoriles de áreas semiáridas es muy importante conocer el tipo de estrategias adquisitivas adoptadas por las especies, de manera que se incluyan plantas de diferentes tipos funcionales que coexistan de manera equilibrada. La evaluación de las interacciones y complementariedades deseadas permite implementar sistemas productivos ganaderos sostenibles, diversos y resilientes ante las condiciones cambiantes del clima. Las estrategias de adquisición y uso de los recursos adoptados por los diferentes TFP permiten contar con los insumos necesarios para la planificación en el diseño de sistemas productivos multifuncionales, acordes con las necesidades de los productores y con una proyección en los beneficios locales y regionales. Esta planificación

puede conllevar a aumentos en la producción que tanto han decaído debido a la vulnerabilidad que generan los regímenes erráticos y cambiantes del clima.

## RECOMENDACIONES

Los resultados de la presente investigación pueden tomarse como orientadores para el diseño y la planificación de los sistemas productivos ganaderos en áreas del trópico seco en Nicaragua. Para este diseño es importante considerar el efecto de los rasgos funcionales, tanto radicales como aéreos de las especies involucradas en los procesos ecosistémicos deseables. Se debe contemplar la incorporación de especies con diferentes estrategias funcionales para mantener en el tiempo una provisión de servicios ecosistémicos que generen beneficios a los medios de vida de la población.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por el proyecto FunciTree y CATIE mediante una beca de maestría a P. Bucheli. Agradecemos a Karla Grajales por su apoyo; a la Unidad de Biometría del CATIE; a Fabrice De Clerck y Christophe Jourdan por sus comentarios y valiosos aportes. En Nicaragua, agradecemos a Julio Morales, E. Can y Melvin Mena por su apoyo durante todo el proceso de campo y a todos los productores y familias que permitieron realizar los muestreos en sus fincas.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ad-hoc-AG-Boden. 2005. Bodenkundliche Kartieranleitung – 5. Auflage. Hannover, Germany. In Varga, R. Guía para la descripción de suelos. FAO, Roma, Italy. 93 p.
- Alvarado, J; McLennan, B; Sánchez, A; Garvin, T. 2009. Deforestation and forest restoration in Guanacaste, Costa Rica: Putting conservation policies in context. *Forest Ecology and Management* 258(6):931-940.
- Azócar A; García-Núñez, R. 2000. Aspectos ecofisiológicos para la conservación de ecosistemas tropicales contrastantes. *Bol. Soc. Bot.* 65:89-94.
- Bingham, I; Bengough, A. 2003. Morphological plasticity of wheat and barley roots in response to spatial variation in soil strength. *Plant and Soil* 250(2):273-282. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1023/A:1022891519039>
- Bucheli P. 2012. Evaluación de los rasgos funcionales radicales de especies arbóreas en sistemas silvopastoriles en relación con el contenido de humedad del suelo en Rivas, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE.
- Buurman, P; Hoosbeek, M. 2009. Soils of the Rivas area. Report of a field visit 9-21 November. The Netherlands, WUR. 8 p.
- Catalin Petritan, I; Lupke, B; Petritan, A. 2011. Fine roots of overstory Norway spruce (*Picea abies*): distribution and influence on growth of underplanted beech (*Fagus sylvatica*) and Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) saplings. *Forest Systems* 20(3):407-419.
- Comas, L; Eissenstat, D. 2004. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology* 18(3):388-397. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00835.x>
- Di Rienzo, J; Casanoves, F; Balzarini, M; González, L; Tablada, M; Robledo, C. 2008. InfoStat, versión 2008. Córdoba, Argentina, Universidad Nacional de Córdoba.
- Escamilla, J; Comerford, N; Neary, D. 1991. Soil-core break method to estimate pine root distribution. *Journal of Soil Science Society of America* 55(6):1722-1726.
- Flores, E. 1999. La planta, estructura y función. Cartago, Costa Rica, LUR. 884 p.
- Grime, JP; Thompson, K; Hunt, R; Hodgson, JG; Cornelissen, JHC; Rorison, IH; Hendry, GAF; Ashenden, TW; Askew, AP; Band, SR; Booth, RE; Bossard, CC; Campbell, BD; Cooper, JEL; Davison, AW; Gupta, PL; Hall, W; Hand, DW; Hannah, MA; Hillier, SH; Hodgson, DJ; Jalili, A; Liu, Z; Mackey, JML; Matthews, N; Mowforth, MA; Neal, AM; Reader, RJ; Reiling, K; Ross-Fraser, W; Spencer, RE; Sutton, F; Tasker, DE; Thorpe, PC; Whitehouse, J. 1997. Integrated screening validates primary axis of specialisation in plants. *Oikos* 79:259-281.
- Henríquez, C; Cabalceta, G. 1999. Guía práctica para el estudio introductorio de los suelos con un enfoque agrícola. San José, Costa Rica, Asociación Costarricense de la Ciencia del Suelo. 112 p.
- Hodge, A. 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist* 162(1):9-24. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01015.x>
- Ineter (Instituto Nicaraguense de Estudios Territoriales). 2010. Características del clima de Nicaragua. Managua, Nicaragua. Disponible en <http://www.ineter.gob.ni/Direcciones/meteorologia/clima%20nic/caracteristicasdelclima.html>
- Ineter (Instituto Nicaraguense de Estudios Territoriales). 2012. Áreas técnicas, meteorología, normas históricas Rivas Managua, Nicaragua. Consultado 15 febrero 2012. Disponible en <http://www.ineter.gob.ni/>
- Jackson, R; Mooney, H; Schulze, D. 1997. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *National Academy of Sciences* 94:7362-7366.
- Jensen, W. 1994. Botánica. 2 ed. México D.F., McGraw-Hill. 762 p.
- Joslin, J; Gaudinski, J; Torn, M; Riley, W; Hanson, P. 2006. Fine-root turnover patterns and their relationship to root diameter and soil depth in a C14-labeled hardwood forest. *New Phytol* 172:523-535.
- Kursar, T; Engelbrecht, B; Burke, A; Tyree, M; Ei Omari, B.; Giraldo, J. 2009. Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. *Functional Ecology* 23(1):93-102. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01483.x>
- Lillis, M; Fontanella, A. 1992. Comparative phenology and growth in different species of the Mediterranean maquis of central Italy. *Plant Ecology* 99-100(1):83-96. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1007/BF00118213>
- Liu, G; Freschet, G; Pan, X; Cornelissen, J; Li, Y; Dong, M. 2010. Coordinated variation in leaf and root traits across multiple spatial scales in Chinese semi-arid and arid ecosystems. *New Phytologist* 188(2):543-553. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03388.x>
- Majdi, H; Truus, L; Johansson, U; Nylund, J; Wallander, H. 2008. Effects of slash retention and wood ash addition on fine root biomass and production and fungal mycelium in a Norway spruce stand in SW Sweden. *For Ecol Manag* 255:2109-2117.



- Makita, N; Hirano, Y; Mizoguchi, T; Kominami, Y; Dannoura, M; Ishii, H; Finér, L; Kanazawa, Y. 2011. Very fine roots respond to soil depth: biomass allocation, morphology, and physiology in a broad-leaved temperate forest. *Ecological Research* 26(1):95-104. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1007/s11284-010-0764-5>
- Miranda, J. 2012. Efecto de las características de las plantas y los rasgos funcionales de la copa de árboles del Neotrópico seco, sobre la transferencia de la lluvia y la captura de nutrientes. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 67 p.
- Morales, A. 1997. Apuntes metodológicos para el estudio de raíces en plantaciones forestales y bosques naturales. In Simposio Internacional: Posibilidades del manejo forestal sostenible en América Tropical (15-20 de julio, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia). Turrialba, Costa Rica, CATIE. 11 p.
- Olivero, LS. 2011. Functional trait approach to assess the ecological processes of drought tolerance and water use efficiency in silvopastoral systems in Rivas Department, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 92 p.
- Olsthoorn, A; Klap, J; Oude Voshaar, J. 1999. The relation between fine root density and proximity of stems in closed Douglas-fir plantations on homogenous sandy soils: implications for sampling design. *Plant and Soil* 211(2):215-221. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1023/A:1004624707774>
- Ospina, S; Rusch, G; Pezo, D; Casanoves, F; Sinclair, F. 2012. More stable productivity of semi natural grasslands than sown pastures in a seasonally dry climate. *PLoS ONE* 7(5): e35555. Disponible en <http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0035555>
- Ostonen, I; Lõhmus, K; Helmisaari, H; Truu, J; Meel, S. 2007. Fine root morphological adaptations in Scots pine, Norway spruce and silver birch along a latitudinal gradient in boreal forests. *Tree Physiology* 27(11):1627-1634.
- Padilla, F; Miranda, J; Pugnaire, F. 2007. Early root growth plasticity in seedlings of three Mediterranean woody species. *Plant and Soil* 296(1):103-113. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-007-9294-5>
- Pregitzer, K; Laskowski, M; Burton, A; Lessard, V; Zak, D. 1998. Variation in sugar maple root respiration with root diameter and soil depth. *Tree Physiol* 18:665-670.
- Prieto, I; Armas, C; Pugnaire, F. 2012. Water release through plant roots: new insights into its consequences at the plant and ecosystem level. *New Phytologist* 193(4):830-841. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.04039.x>
- Raats, P. 2007. Uptake of water from soils by plant roots. *Transport in Porous Media* 68(1):5-28. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1007/s11242-006-9055-6>
- Ramírez, D; Ordaz, J; Mora, J; Acosta, A; Serna, B. 2010. Nicaragua, efectos del cambio climático sobre la agricultura. LC/MEX/L.964 CEPAL y ECCSSE. Distrito Federal, México, Naciones Unidas. 68 p.
- Reich, P; Walters, M; Tjoelker, M; Vanderklein, D; Buschena, C. 1998. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology* 12(3):395-405. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00209.x>
- Reich, P; Ellsworth, D; Walters, M; Vose, J; Gresham, C; Volin, J; Bowman, W. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80(6):1955-1969. Disponible en [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1955:GOLTRA\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1955:GOLTRA]2.0.CO;2)
- Rodríguez, F. 2011. Efecto de los árboles aislados sobre características del suelo en sistemas silvopastoriles en Rivas, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 77 p.
- Rytter, RM; Rytter, L. 2012. Quantitative estimates of root densities at minirhizotrons differ from those in the bulk soil. *Plant and Soil* 350(1):205-220. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-011-0896-6>
- Rusch, G; Ospina, S; Zapata, P; Casals, P; Romero, J; Nieuwenhyse, A; De Clerck, F; Casanoves, F; Ibrahim, M. 2010. Oportunidades y trampas: algunas reflexiones sobre la sostenibilidad ecológica de los sistemas silvopastoriles. In Ibrahim, M; Murgueitio, E. (Eds.). Multiplicación de los sistemas agroforestales y silvopastoriles para la adaptación y mitigación del cambio climático en territorios ganaderos; Resúmenes Congreso Internacional de Agroforestería para la Producción Pecuaria Sostenible (6°: 2010, Panamá, Panamá). Turrialba, Costa Rica, CATIE, CIPAV. (disco compacto).
- Sánchez, D; López, M; Medina, A; Gómez, R; Harvey, C; Vélchez, S; Hernández, B; López, F; Joya, M; Sinclair, F; Kunth, S. 2004. Importancia ecológica y socioeconómica de la cobertura arbórea en un paisaje fragmentado de bosque seco de Belén, Rivas, Nicaragua. *Revista Encuentro(NI)* no. 68: 14 p.
- Thomas, R; De Pauw, E; Qadir, M; Amri, A; Pala M; Yahyaoui, A; Bouhssini, M; Baum, E; Iñiguez, L; Shideed, K. 2007. Increasing the resilience of dryland agro-ecosystems to climate change. *International Centre for Agricultural Research in the Dry Areas (ICARDA). SAT Journal* Vol. 04: 37 p. Disponible en <http://www.icrisat.org/journal/SpecialProject/sp5.pdf>
- Tsutsumi, D; Kosugi, K; Mizuyama, T. 2002. Effect of hydrotropism on root system development in soybean (*Glycine max*): growth experiments and a model simulation. *Journal of Plant Growth Regulation* 21(4):441-458. Disponible en <http://link.springer.com/article/10.1007/s00344-003-0006-y>
- Valladares, F; Vilagrosa, A; Peñuelas, J; Ogaya, R; Camarero, J; Corcuera, L; Sisó, S; Gil-Pelegrín, E. 2004. Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. In Valladares F. (Eds.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Madrid, España, Ministerio de Medio Ambiente. p. 163-190.
- Wafila (Integrated water resource management by the implementation of improved agro-forestry concepts in arid and semi-arid areas in Latin America). 2007. Pre-identification of the arid and semi-arid regions in Latin America. 10 p. Disponible en <http://www.wafila.com/183.0.html?&L=1>
- World Agroforestry Center. 2010. AgroForestry Tree Database, a tree species reference and selection guide *Albizia saman* (en línea). Consultado 15 noviembre 2010. Disponible en <http://www.worldagroforestrycentre.org/sea/Products/AFDbases/af/asp/SpeciesInfo.asp?SpID=180#Uses>.
- Zapata, P. 2010. Efecto del guácimo (*Guazuma ulmifolia*), carao (*Cassia grandis*) y roble (*Tabebuia rosea*) sobre la productividad primaria neta aérea y composición florística de pasturas naturales en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 153 p.

**Cuadro 1.** Características de los potreros evaluados en las seis fincas

Finca	Nombre del potrero	Área del potrero (m <sup>2</sup> )	Cobertura arbórea (m <sup>2</sup> )	Clase de cobertura arbórea	Cobertura %	Pastura dominante	Repeticiones	
							Seca	Lluviosa
1	La loma	28.924,2	3.651,5	Medio	74,0	<i>P. notatum</i>	1	1
1	La uva	35.548,5	10,2	Bajo	77,0	<i>H. rufa</i>	0	1
2	# 2	45.942,6	3.002,6	Bajo	66,8	<i>P. notatum</i>	0	1
2	# 3	88.179,4	20.409,1	Alto	67,5	<i>P. notatum</i>	1	1
3	Guácimo	79.150,0	2.636,5	Bajo	88,0	<i>D. aristatum</i>	0	1
3	Loma 1	6.143,8	44.442,8	Medio	S/D	-	1	1
3	Mango	14.756,5	40.637,9	Alto	S/D	-	1	0
3	Manguito	135.852,0	37.414,4	Alto	84,5	<i>D. aristatum</i>	1	1
4	Carmen peña	32.236,8	2.477,4	Bajo	84,3	<i>H. rufa</i>	1	1
4	Hospital	26.113,3	2.598,9	Medio	89,2	<i>H. rufa</i>	1	1
4	Jícaros	16.679,5	480,5	Bajo	S/D	-	1	0
4	Pochote	17.677,5	2.568,0	Medio	S/D	-	0	1
5	Carol	21.825,7	2.466,5	Medio	S/D	-	1	0
5	El plan	17.555,9	1.483,9	Bajo	86,5	<i>P. notatum</i>	1	0
5	Espavel	25.362,1	2.802,4	Medio	72,8	<i>P. notatum</i>	1	1
5	Guanacaste	16.618,5	4.483,1	Alto	S/D	-	1	0
5	La huerta	17.158,5	1.031,0	Bajo	27,0	<i>P. notatum</i>	1	1
5	Nispero	22.298,5	5.579,1	Alto	79,5	<i>P. notatum</i>	1	0
6	El plan	87.764,3	20.224,9	Alto	S/D	-	1	1
6	Limón	76.883,9	15.136,5	Medio	72,2	<i>A. gayanus</i>	1	1

S/D: Potreros donde no se determinó la cobertura de pastos.

proporción de raza europea. En ausencia de registros, la definición del genotipo se basó en las características fenotípicas sobresalientes del ganado. Entre las razas representadas en los cruces se reconocieron simmental, pardo suizo y criollo (reyna) entre los *B. taurus*; y brahman e indobrasil entre los *B. indicus*.

Para el experimento se seleccionaron 26 vacas: 11 en etapa inicial de lactancia (<3 meses) y 15 en etapa tardía (>5 meses). Dicha información fue proporcionada por el productor.

#### Registro de variables ambientales

Durante el período de febrero a agosto del 2010 se registraron los valores de temperatura ambiente ( $T_a$ , °C), humedad relativa (HR, %), radiación solar ( $R_s$ , W/m<sup>2</sup>), punto de rocío ( $T_{pr}$ , °C) y velocidad del viento ( $V_v$ , m/s) por medio de una estación meteorológica portátil<sup>6</sup>.

El registro de las variables ambientales se inició a las 08:00 horas, cuando se traslada el ganado a los potreros. Los datos fueron registrados a intervalos de 5 min. Los sensores de la estación meteorológica se colocaron en

trípodes a 1,25 m sobre el suelo y el anemómetro se colocó a 2,0 m sobre el suelo, en un tubo galvanizado como extensión. Al inicio del experimento no se registraron las mediciones de velocidad del viento.

Para determinar el efecto combinado de la humedad relativa (%) y la temperatura (°C) se estimó el ITH (índice de temperatura-humedad), tal como recomiendan Dikmen y Hansen (2009), aunque para este estudio se empleó la ecuación desarrollada por Hahn y Mader (1997).

$$ITH = (0,81 \times T_a) + \left[ \left( \frac{HR}{100} \right) \times (T_a - 14,4) \right] + 46,4$$

ITH = índice de temperatura-humedad

$T_a$  = temperatura ambiente

HR = humedad relativa (%)

#### Medición de temperatura y humedad relativa bajo y fuera de la copa de los árboles

Para determinar los valores de la  $T_a$  (°C), la HR (%), el punto de rocío ( $T_{pr}$ , °C) y temperatura del bulbo húmedo ( $T_{bh}$ , °C) se emplearon termo-higrómetros<sup>7</sup>

6 Vantage Pro2. Davis Instrument Co., Hayward, CA 94545, USA

7 Extech Modelo EA25, Extech Instruments, Waltham, Massachusetts, USA

con una precisión de  $\pm 1^\circ\text{C}$  para la Ta y  $\pm 3\%$  para la HR a  $25^\circ\text{C}$  y 30 a 95% HR, ó  $\pm 5\%$  para la HR a  $25^\circ\text{C}$  y entre 10 y 30% de HR.

Los termo-higrómetros se colocaron bajo la copa de los árboles en las áreas en donde los animales permanecían con mayor frecuencia y también a pleno sol. Las mediciones se realizaron el día previo al que se registraron las variables fisiológicas. El termo-higrómetro se mantuvo bajo el mismo árbol durante una hora; en promedio se efectuaron dos lecturas (a intervalos de 30 minutos). Las mediciones se realizaron entre los meses de mayo a agosto, pero las repeticiones en cada potrero no fueron consistentes ni en el tiempo ni en el espacio, dado que las mediciones se efectuaron cuando los potreros eran pastoreados y las decisiones de uso de las pasturas fueron tomadas por el productor. Esto hizo que no se pudieran incluir todos los potreros en todos los ciclos de evaluación.

Para determinar si había diferencias entre especies de árboles en cuanto a sus efectos sobre los parámetros ambientales, se midieron las variables ambientales bajo las especies arbóreas preferidas por el ganado en los potreros (Cuadro 2), tanto bajo la copa como fuera de ella. Los valores de las variables registradas por el termo-higrómetro a pleno sol *versus* bajo la sombra fueron analizados mediante la prueba de t-apareada. Asimismo, las diferencias entre la temperatura obtenida fuera y bajo la copa de los árboles se relacionaron con los índices de área foliar registrados por Olivero (2011) para cinco especies por medio del análisis de regresión lineal simple.

### Medición de los parámetros fisiológicos

Para la determinación de la temperatura rectal se usó un termómetro digital con una precisión de  $\pm 0,1^\circ\text{C}$ , el cual se introdujo por vía rectal hasta una profundidad aproximada de 6 cm. La primera medición se tomó entre las 06:00 y las 10:30, luego del ordeño cuando las vacas estaban en el corral. Las otras dos lecturas se tomaron entre 10:35 y 13:00, y entre 13:05 y 17:00, cuando el ganado estaba pastoreando. Para la determinación de la frecuencia respiratoria durante la estación seca, se contó el número de veces que se ensancha o se contrae la zona torácica del animal en un período de 60 segundos; se utilizó un cronómetro y un contador manual. Durante la estación lluviosa, el registro de la frecuencia respiratoria se hizo entre dos personas: una observaba el movimiento de los belfos y la otra contaba el movimiento de los flancos para luego promediar los valores obtenidos.

**Cuadro 2.** Frecuencia de medición de las variables temperatura, humedad relativa, punto de rocío y temperatura del bulbo húmedo bajo las 23 especies arbóreas preferidas como sombra por el ganado

Especie	Frecuencia	Especie	Frecuencia
<i>Guazuma ulmifolia</i>	139	<i>Mangifera indica</i>	8
<i>Coccoloba caracasana</i>	26	<i>Thouinidium decandrum</i>	8
<i>Gliricidia sepium</i>	25	<i>Cassia grandis</i>	7
<i>Cordia dentata</i>	22	<i>Acrocomia mexicana</i>	7
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	21	<i>Simarouba amara</i>	7
<i>Spondias mombin</i>	18	<i>Albizia niopoides</i>	6
<i>Byrsonima crassifolia</i>	16	<i>Albizia saman</i>	4
<i>Crescentia alata</i>	13	<i>Pachira quinata</i>	3
<i>Tabebuia rosea</i>	9	<i>Haematoxylum</i> sp.	2
<i>Dalbergia retusa</i>	9	<i>Calycophyllum candidissimum</i>	2
<i>Pithecellobium dulce</i>	9	<i>Cedrela odorata</i>	1
		<i>Luehea candida</i>	1
		Total	363

### Diseño experimental

Se usó un diseño con estructura de parcelas subdivididas en el tiempo, en el que la época del año  $\times$  nivel de cobertura del potrero fue considerado como la parcela principal, el estado de lactancia la subparcela y el período del día la sub-subparcela. Con este tipo de diseño se pretende determinar el efecto de los factores sobre las variables fisiológicas asociadas al estrés; el supuesto de independencia estadística se logra replicando el diseño experimental en otras fincas con diferentes unidades muestrales (vacas). Las variables de respuesta fueron la temperatura rectal (TR, en  $^\circ\text{C}$ ) y la frecuencia respiratoria (FR, respiraciones/min). El modelo lineal empleado fue el siguiente:

$$Y_{ijklm} = \mu + C_i + S_j + R_m(S_j) + E_k + S_j E_k + \text{Error B} + T_1 + T_1 S_j + T_1 E_k + T_1 S_B E_k + \varepsilon_{ijklm}$$

$Y_{ijkl}$  = Variable respuesta

$\mu$  = Media general

$C_i$  = Efecto de la época del año

$S_j$  = Efecto del factor nivel de cobertura arborea

$R_m(S_j)$  = Repetición del nivel de cobertura arborea (término de error A)

$E_k$  = Estado de lactancia

$S_j E_k$  = Efecto de la interacción nivel de cobertura × estado de lactancia (error B asociado a las subparcelas)

$T_j$  = Tiempo (momento del día)

$T_j S_j$  = Efecto de la interacción tiempo × nivel de cobertura

$T_j E_k$  = Efecto de la interacción tiempo × estado de lactancia

$T_j S_j E_k$  = Efecto de la interacción tiempo × nivel de cobertura × estado de lactancia

$\epsilon_{ijklm}$  = Error experimental asociado a las sub-subparcela

Para los análisis estadísticos se utilizó InfoStat (Di Rienzo *et al.* 2013); por medio de modelos mixtos se determinó el efecto de los factores estudiados en la TR y la FR. Las comparaciones múltiples de medias se realizaron a partir del análisis de varianza (andeva) con la prueba LSD de Fisher a un nivel de significancia del 0,05. Se omitieron los efectos aleatorios en el modelo debido al desbalance en los datos.

Mediante el análisis de correlación de Pearson se logró determinar la asociación entre las variables. El análisis de regresión lineal permitió evaluar la magnitud del efecto de las variables ambientales sobre la respuesta fisiológica del ganado al estrés calórico. Por medio de un análisis de componentes principales se determinaron las relaciones entre TR y FR con las variables ambientales, y se confeccionaron gráficos *bi-plot*.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Condiciones ambientales

Las variables ambientales registradas entre las 08:00 y las 16:00 horas en la época seca (febrero-mayo) y lluviosa (junio-agosto) se muestran en el Cuadro 3. En el Cuadro 4 se muestra la significancia de los factores para las variables respuesta TR y FR.

### Temperatura rectal

Los mayores valores de ITH registrados durante la época lluviosa son indicativos de que el ganado pudo estar sometido a estrés calórico (Cuadro 3). Esto se confirmó con los mayores valores de TR registrados en la época de lluvias: 38,4°C vs. 38,1°C en la época seca. Abreu (2002) encontró también valores de TR ligeramente mayores en la época lluviosa (38,7 vs. 38,6°C, respectivamente). Aunque la temperatura ambiente fue mayor en el período seco, los mayores valores registrados en el período de lluvias son consecuencia del efecto de la humedad relativa alta, la cual posiblemente redujo la capacidad de los animales para disipar calor a través de mecanismos de sudoración y redundó en incrementos en la TR (Berman 2006, Gaughan *et al.* 2008). El viento ligeramente más fuerte en el período seco (Cuadro 3) fue un factor que pudo haber ayudado a disipar el exceso de calor corporal ( $r = -0,51; p < 0,001$ ).

Asimismo, se encontró que la interacción época × cobertura arbórea ( $p < 0,05$ ) afectó significativamente la TR (Figura 1). El nivel de cobertura arbórea no influyó en la TR en la época lluviosa; en cambio durante la época seca, las vacas mostraron la mayor TR en potreros con el nivel más alto de cobertura (>23%). Este resultado podría parecer contradictorio si se considera que la sombra de los árboles ayuda a reducir la temperatura; sin embargo, también contribuye a incrementar la HR, lo cual exacerba el efecto estresante de la temperatura alta (Jose *et al.* 2004). Otro aspecto que puede haber influido en los resultados es la distribución de los árboles en los potreros: en los sitios con mayor cobertura arbórea, los árboles se agruparon en pequeños bosquetes o en bosques ribereños, con escasa presencia de especies consumibles por el ganado o de difícil acceso para los animales; esto hizo que los animales permanecieran más tiempo a pleno sol.

**Cuadro 3.** Variables ambientales registradas en función de la época y la hora del día

Variable	Época seca			Época lluviosa		
	08:00 a 10:30	10:35 a 13:00	13:05 a 16:00	08:00 a 10:30	10:35 a 13:00	13:05 a 16:00
Ta	29,3 ± 0,07	31,8 ± 0,06	32,7 ± 0,06	28,6 ± 0,06	30,0 ± 0,05	30,0 ± 0,07
HR	66,1 ± 0,32	57,8 ± 0,27	53,8 ± 0,25	85,1 ± 0,25	80,2 ± 0,20	80,3 ± 0,28
R <sub>s</sub>	574,9 ± 11,2	848,0 ± 10,16	529,9 ± 10,30	528,3 ± 10,65	689,3 ± 10,68	491,7 ± 9,1
V <sub>v</sub>	0,0 ± 0,0	2,8 ± 0,07	2,2 ± 0,05	1,0 ± 0,04	1,3 ± 0,04	0,9 ± 0,03
T <sub>pr</sub>	22,2 ± 0,10	22,3 ± 0,08	22,0 ± 0,07	25,8 ± 0,02	26,1 ± 0,02	26,12 ± 0,03
ITH	79,9 ± 0,10	82,1 ± 0,07	82,7 ± 0,07	81,7 ± 0,06	83,1 ± 0,05	83,1 ± 0,08

Ta=temperatura (°C), HR=humedad relativa (%), R<sub>s</sub>=radiación solar (W/m<sup>2</sup>), V<sub>v</sub>=velocidad del viento (m/s), T<sub>pr</sub>=temperatura del punto de rocío (°C), ITH= índice de temperatura-humedad a pleno sol.

Por otra parte se encontró que el momento del día en que se tomó la TR influyó significativamente ( $p < 0,01$ ) debido al incremento de la Ta a lo largo del periodo diurno (Figura 2, Cuadro 3). Además, debe recordarse que hay un efecto acumulativo de la carga calórica que sufre el animal, por lo que el efecto del estrés calórico se hace más evidente a medida que progresa el tiempo de exposición a las temperaturas altas (Gaughan *et al.* 2008). Es posible que los efectos mencionados hubieran sido aún mayores si se hubiera trabajado con vacas de raza europea (*B. taurus*). Los cruces con *B. indicus* tienen una mayor tolerancia a las altas temperaturas (Finch 1986, Srikandakumar y Johnson 2004, Beatty *et al.* 2006), dada la contribución que hacen las razas cebuínas a la capacidad de ejercer un intercambio calórico más efectivo con el ambiente (Dowling 1955, Berman 2006).

**Frecuencia respiratoria**

La FR fue afectada por el factor época ( $p < 0,001$ ): los valores de FR fueron más altos en la época lluviosa que en la seca ( $63,0 \pm 2,12$  vs.  $40,0 \pm 2,34$ ). Estos resultados coinciden con lo observado para la TR. Se sabe que bajo condiciones de humedad relativa alta (Cuadro 3) se reduce la capacidad para disipar el calor por medio de la evaporación (West 2003); además que disminuye la efectividad del enfriamiento por medio de la sudora-

ción y la respiración (Blackshaw y Blackshaw 1994) y se complican los problemas asociados con la temperatura ambiente (Gaughan *et al.* 2000, Brown-Brandl *et al.* 2005). La combinación de esas condiciones favoreció el incremento de la FR durante el período de lluvias.

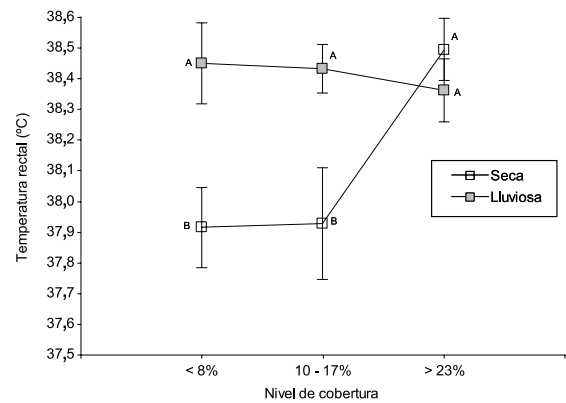
La FR tendió a incrementarse ( $p < 0,05$ ) en el transcurso del día, independientemente de la época, lo cual guardó relación con el incremento en el ITH (Figura 3). Si bien en el último período diurno no se presentan los mayores valores de temperatura ambiente y HR (Cuadro 3), la respuesta observada confirma la importancia del efecto acumulativo del estrés calórico al que se someten los animales (Gaughan *et al.* 2008).

De la misma manera, se encontró que la cobertura arbórea influyó sobre la FR ( $p < 0,01$ ), ya que los valores mayores se registraron en el nivel medio de cobertura (10-17%) ( $58,6 \pm 2,5$  resp/min), comparado con los

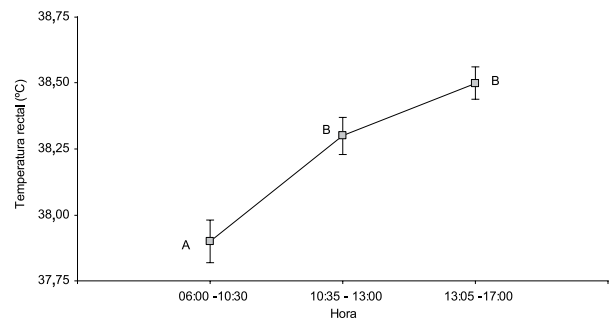
**Cuadro 4.** Resultado del análisis de varianza (andeva) para los factores asociados con la temperatura rectal y frecuencia respiratoria

Factor	Temperatura rectal		Frecuencia respiratoria	
	GL	p-valor	GL	p-valor
Época	1	<0,0001	1	<0,0001
Hora	2	<0,0001	2	0,0113
Cobertura	2	0,2474	2	0,0020
Lactancia	1	0,4565	1	0,8989
Época × hora	2	0,6223	2	0,3378
Época × cobertura	2	0,0422	2	0,3334
Época × lactancia	1	0,0903	1	0,2528
Hora × cobertura	4	0,9667	4	0,9829
Cobertura × lactancia	2	0,1071	2	0,4195
Hora × lactancia	2	0,1913	2	0,9428
Época × hora × cobertura	4	0,7503	4	0,9515
Época × cobertura × lactancia	2	0,9239	2	0,8188
Época × hora × lactancia	2	0,9021	2	0,9044
Hora × cobertura × lactancia	4	0,7708	4	0,8495
Época × hora × cobertura × lactancia	3	0,6390	4	0,9982

GL= grados de libertad



**Figura 1.** Temperatura rectal en vacas lactantes de doble propósito manejadas bajo pastoreo, en función del nivel de cobertura arbórea y la época del año

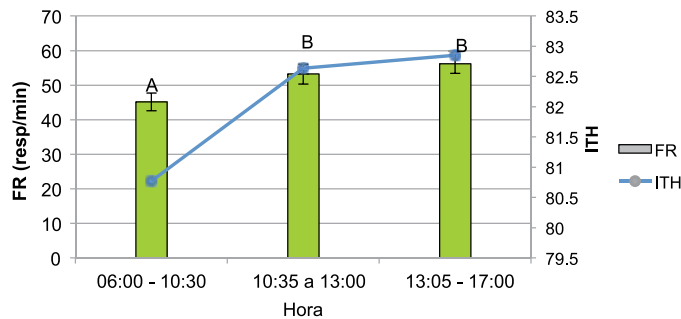


**Figura 2.** Temperatura rectal promedio ± error estándar de vacas doble propósito manejadas bajo pastoreo, en función del período del día.

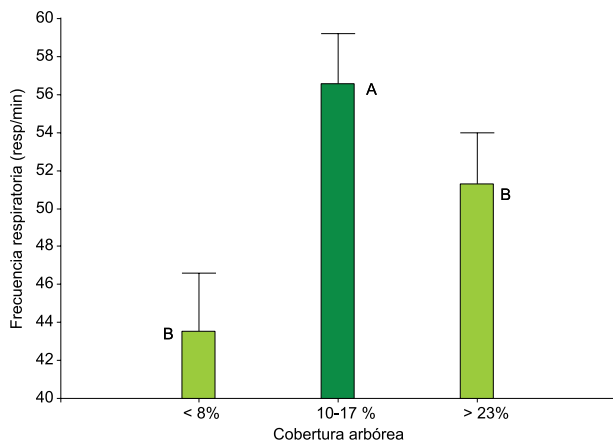
niveles bajo y alto ( $44,7 \pm 3,0$  vs.  $51,3 \pm 2,5$  resp/min, respectivamente) (Figura 4). Las razones para explicar este resultado no son evidentes, pero es posible que el menor ejercicio efectuado por el ganado en los potreros con baja cobertura haya incidido en valores más bajos de FR; en contraste, la mayor actividad física de desplazamiento en los potreros con cobertura media puede haber contribuido al incremento de la FR.

Los valores de frecuencia respiratoria inferiores a 60 por minuto sugieren que los animales estaban por debajo de los límites críticos de estrés calórico (Gaughan *et al.* 1999) pese a las altas temperaturas registradas. De nuevo, hay que tener en cuenta que se trabajó con animales cruzados (*B. taurus* × *B. indicus*), mejor adaptados a las condiciones tropicales de clima caliente (Beatty *et al.* 2006).

No se detectó efecto del estado de lactancia sobre la frecuencia respiratoria ni la temperatura rectal, efecto que sí se ha observado en razas lecheras de origen europeo (Maust *et al.* 1972). Es posible que ese factor no sea tan



**Figura 3.** Frecuencia respiratoria (FR) en vacas lactantes *B. taurus* × *B. indicus* en función del período del día y del índice temperatura-humedad (ITH)



**Figura 4.** Frecuencia respiratoria (resp/min), del ganado lactante en función del nivel de cobertura arbórea en los potreros.

crítico en animales cruzados con niveles más bajos de producción de leche.

### Efecto del ambiente sobre los parámetros fisiológicos

Se configuraron gráficos *bi-plot* para determinar el efecto de las variables ambientales sobre los parámetros fisiológicos. Se encontró que en la época seca (Figura 5a), el eje 1 del gráfico explicó el 42% y el eje 2 el 24% de la inercia; las variables ambientales con mayor peso en el eje 1 (medidos por los autovectores) fueron la temperatura ambiente (0,49) y la velocidad del viento (-0,29). Además, se observó una correlación positiva entre la TR y el ITH, y entre la FR y Ta. Por el contrario, se encontró que la TR no tiene relación con la  $R_s$  para esa época, la cual sugeriría que no contribuye a incrementar la carga calórica del animal; no obstante, sí se halló una relación con la Ta, tal como lo reportaron Mader *et al.* (2006).

Para la época lluviosa (Figura 5b), el eje 1 explicó el 58% de la inercia y el eje 2 el 16%. En este período, las variables ambientales de mayor peso en el eje 1 fueron la Ta (0,45) y la HR (-0,42). La TR y la FR se asociaron al  $T_{pr}$ , el cual es un buen indicador de la disipación de calor por evaporación y por conducción en condiciones cálidas (Dikmen y Hansen 2009).

Durante la época lluviosa, la  $T_{pr}$  fue superior que durante la seca ( $25,9 \pm 0,01$  vs.  $21,5 \pm 0,04$ ), lo cual confirma que durante la época seca las vacas requieren un menor esfuerzo para enfriarse debido al efecto refrescante del viento. De acuerdo a Kadzere *et al.* (2002), el efecto evaporativo producido por la sudoración y el jadeo es efectivo si hay viento.

### Efecto de los árboles

La presencia de árboles en los potreros tendió a reducir la temperatura ambiente ( $p < 0,01$ ) e incrementar la HR ( $p < 0,01$ ); en promedio, se obtuvieron diferencias de  $-1,5^\circ\text{C}$  y  $+4,0\%$  al comparar las condiciones bajo la copa de los árboles y a pleno sol. Rao *et al.* (1997) y Jose *et al.* (2004) obtuvieron resultados similares. Sin embargo, la magnitud de dichos efectos varió ampliamente con las especies de árboles (Cuadro 5).

La presente investigación no contempló la medición del índice de área foliar (IAF) en los árboles, por lo cual se usaron los valores de IAF obtenidos por Olivero (2011) para cinco especies presentes en los potreros estudiados. Estos valores se relacionaron con las diferencias de temperatura encontradas a pleno sol y bajo la copa (Figura 6). El resultado ( $r^2 = 0,68$ ) sugiere que el IAF

**Cuadro 5.** Incremento (+) o descenso (-) en las variables medidas bajo la copa de especies arbóreas (punto de comparación: a pleno sol)

Especie	Ta (°C)	HR (%)	T <sub>pr</sub> (°C)	T <sub>bh</sub> (°C)
<i>Byrsonima crassifolia</i>	-2,95	+12,95	-0,20	-0,80
<i>Pithecelobium dulce</i>	-2,73	+5,26	-1,38	-1,61
<i>Coccoloba caracasana</i>	-2,68	+8,83	-0,54	-1,00
<i>Guazuma ulmifolia</i>	-1,45	+3,08	-0,68	-0,81
<i>Gliricidia sepium</i>	-1,25	+4,45	-0,31	-0,50
<i>Albizia saman</i>	-1,03	+1,78	-0,62	-0,70
<i>Mangifera indica</i>	-0,95	+4,03	-0,25	+0,05
<i>Cordia dentata</i>	-0,77	+3,86	-0,02	-0,69
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	-0,55	+3,14	-0,10	-0,03
<i>Crescentia alata</i>	-0,48	+0,90	-0,31	-0,33
<i>Dalbergia retusa</i>	-0,40	-0,60	-0,50	-0,50

Ta=temperatura, HR=humedad relativa, T<sub>pr</sub> =punto de rocío, T<sub>bh</sub> =temperatura del bulbo húmedo

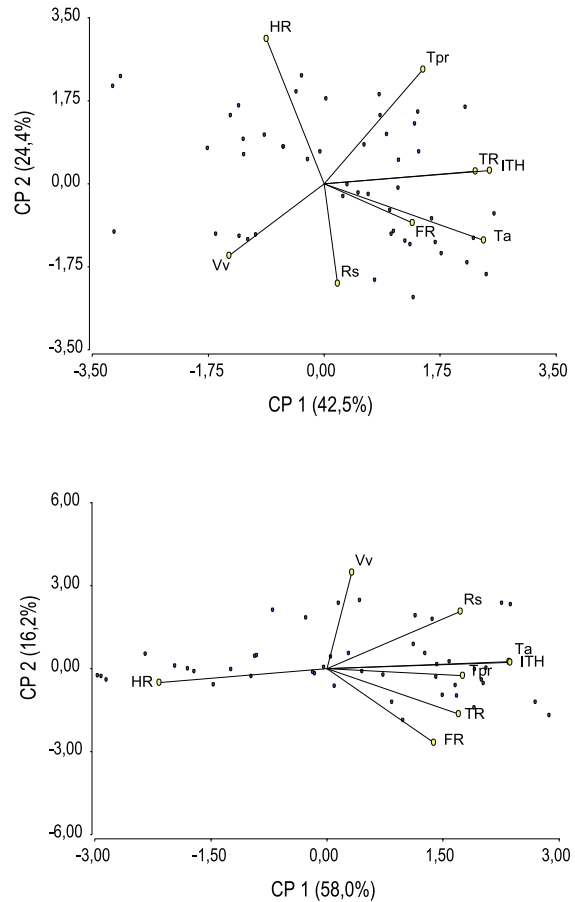
puede ayudar a explicar al menos en parte los resultados obtenidos con el resto de especies evaluadas en el presente trabajo.

El microclima que crean los árboles no sólo contribuye a prevenir el estrés calórico de los animales, sino que también incide en cambios en el comportamiento animal bajo pastoreo (Blackshaw y Blackshaw 1994). Por ejemplo, bajo las condiciones en que se desarrolló el estudio, las vacas lactantes producto de los cruces *B. taurus* × *B. indicus* empezaron a buscar la sombra cuando la temperatura alcanzó los 29,7°C, pero cuando esta fue de 33°C, todos los animales buscaron la sombra para descansar. De igual manera, se encontró que cuando la temperatura alcanzó los 30°C, el 50% de las vacas lactantes estaban rumiando y cuando la temperatura llegó a los 36°C, todos los animales rumiaban (García Cruz 2010).

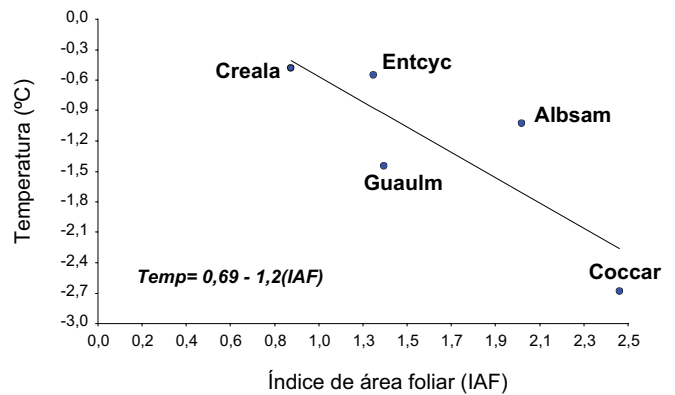
**CONCLUSIONES**

La humedad relativa alta que se presenta en el período de lluvias hace más marcado el efecto de la Ta sobre el estrés calórico, resultando en TR y FR más altas. Sin embargo durante la época seca, el viento fue un agente coadyuvante en la disipación del exceso de calor en las vacas.

Los árboles localizados en los potreros contribuyeron a reducir la Ta pero incrementaron la HR. La magnitud



**Figura 5.** Relación espacial entre la temperatura rectal (TR) y la frecuencia respiratoria (FR) con la temperatura ambiental (Ta), humedad relativa (HR), radiación solar (R<sub>s</sub>), velocidad del viento (V<sub>v</sub>), temperatura de punto de rocío (T<sub>pr</sub>) e ITH en dos épocas; (a) seca, (b) lluviosa



**Figura 6.** Relación lineal entre la reducción de temperatura de los árboles y el IAF para las especies *Albizia saman* (Albsam), *Coccoloba caracasana* (Coccar), *Crescentia alata* (Creala), *Enterolobium cyclocarpum* (Entcyc) y *Guazuma ulmifolia* (Guaulm).

de dichos efectos varía con la especie y la época del año. *B. crassifolia*, *P. dulce* y *C. caracasana* fueron las especies que registraron las mayores diferencias.

## AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue desarrollada gracias al apoyo financiero del proyecto Silpas (*Trees as Drivers of Silvopastoral System Function in the Neotropics*). Agradecemos la asistencia en campo de Sulma Rosales y la colaboración de los productores de las comunidades de Mata de Caña y Cantimplora, en Rivas, Nicaragua.

## BIBLIOGRAFÍA

- Abreu, MHS., de. 2002. Contribution of trees to the control of heat stress in dairy cows and the financial viability of livestock farms in humid tropics. Ph.D. Thesis. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 52 + 47 p. <http://orton.catie.ac.cr/repdoc/A0205E/A0205E.PDF>
- Beatty, DT; Barnes, A; Taylor, E; Pethick, D; McCarthy, M; Maloney, SK. 2006. Physiological responses of *Bos taurus* and *Bos indicus* cattle to prolonged, continuous heat and humidity. *Journal of Animal Science* 84(4): 972-985.
- Berman, A. 2006. Extending the potential of evaporative cooling for heat-stress relief *Journal of Dairy Science* 89(10): 3817-3825.
- Blackshaw, J; Blackshaw, A. 1994. Heat stress in cattle and the effect of shade on production and behaviour: A review. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 34(2): 285-295.
- Brown-Brandl, T; Eigenberg, R; Nienaber, J; Hahn, G. 2005. Dynamic response indicators of heat stress in shaded and non-shaded feedlot cattle. Part 1: Analyses of indicators. *Biosystems Engineering* 90(4): 451-462.
- Di Rienzo, J; Casanoves, F; Balzarini, M; Gonzalez, L; Tablada, M; Robledo, C. 2013. InfoStat Version 21-08-2012. <http://www.infostat.com.ar/>
- Dikmen, S; Hansen, PJ. 2009. Is the temperature-humidity index the best indicator of heat stress in lactating dairy cows in a subtropical environment? *Journal of Dairy Science* 92(1): 109-116.
- Dowling, D. 1955. The hair follicle and apocrine gland populations of Zebu (*Bos indicus* L.) and Shorthorn (*B. taurus* L.) cattle skin. *Australian Journal of Agricultural Research* 6(4): 645-654.
- Finch, VA. 1986. Body temperature in beef cattle: Its control and relevance to production in the tropics. *Journal of Animal Science* 62(2): 531-542.
- Fuquay, JW. 1981. Heat stress as it affects animal production. *Journal of Animal Science* 52(1): 164-174.
- García Cruz, FJ. 2010. Efecto de la cobertura arbórea en potreros y el estado de lactancia sobre el comportamiento diurno de ganado doble propósito manejado bajo pastoreo en el trópico sub-húmedo. Tesis Mg. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 96 p.
- Gaughan, JB; Mader, TL; Holt, SM; Josey, MJ; Rowan, KJ. 1999. Heat tolerance of Boran and Tuli crossbred steers. *Journal of Animal Science* 77(9): 2398-2405.
- Gaughan, JB.; Holt, SM; Hahn, GL; Mader, TL; Eigenberg, R. 2000. Respiration rate - is it a good measure of heat stress in cattle? *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences* 13(Suppl.): S329-S332.
- Gaughan, JB; Mader, TL; Holt, SM; Lisle, A. 2008. A new heat load index for feedlot cattle. *Journal of Animal Science* 86(1): 226-234.
- Hahn, GL; Mader, TL. 1997. Heat waves in relation to thermoregulation, feeding behavior and mortality of feedlot cattle. In *Proceedings, International Livestock Environment Symposium* (5th, St. Joseph, MI).
- Holdridge, L. 1978. *Ecología basada en zonas de vida* San José, Costa Rica, IICA. 216 p.
- Ineter (Instituto Nicaragüense de Estudios Territoriales). 2012. *Meteorología, normas históricas*. Managua. <http://www.ineter.gob.ni/>
- Inifom (Instituto Nicaragüense de Fomento Municipal). 2008. Ficha municipal para el municipio de Belén. Managua, Nicaragua. <http://www.inifom.gob.ni/municipios/documentos/RIVAS/belen.pdf>
- Jose, S; Gillespie, AR; Pallardy, SG. 2004. Interspecific interactions in temperate agroforestry *Agroforestry Systems* 61-62(1): 237-255.
- Kadzere, CT; Murphy, MR; Silanikove, N; Maltz, E. 2002. Heat stress in lactating dairy cows: A review. *Livestock Production Science* 77(1): 59-91.
- Mader, TL; Davis, MS; Brown-Brandl, T. 2006. Environmental factors influencing heat stress in feedlot cattle. *Journal of Animal Science* 84(3): 712-719.
- Maust, LE; McDowell, RE; Hooven, NW. 1972. Effect of summer weather on performance of Holstein cows in three stages of lactation *Journal of Dairy Science* 55(8): 1133-1139.
- Mitlohner, FM; Morrow, JL; Dailey, JW; Wilson, SC; Galyean, ML; Miller, MF; McGlone, JJ. 2001. Shade and water misting effects on behavior, physiology, performance, and carcass traits of heat-stressed feedlot cattle. *Journal of Animal Science* 79(9): 2327-2335.
- Nardone, A; Ronchi, B; Lacetera, N; Bernabucci, U. 2006. Climatic effects on productive traits in livestock. *Veterinary Research Communications* 30(Supl. 1): S75-S81.
- Olivero Lora, S. 2011. Functional traits approach to assess the ecological processes of drought tolerance and water use efficiency in silvopastoral systems of Rivas department, Nicaragua. MSc Thesis. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 74 p.
- Pezo, D; Ibrahim, M. 1999. *Sistemas silvopastoriles*. 2 ed. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 276 p. (Colección Módulos de Enseñanza No. 2).
- Rao, M; Nair, P; Ong, C. 1997. Biophysical interactions in tropical agroforestry systems *Agroforestry Systems* 38(1): 3-50.
- Silpas (*Trees as Drivers of Silvopastoral System Function in the Neotropics Project, CR*); FunciTree (*Functionality traits, CR*). 2010. *Inventario de árboles en potreros de Cantimplora y Mata de Caña*. Rivas, Nicaragua. Turrialba, Costa Rica, CATIE.
- Singh, SV; Upadhyay, RC; Ashutosh. 2008. Impact of temperature rise on bovine production performance under limited available feed resources. *Journal of Farming Systems Research and Development* 14(1): 140-143.
- Srikandakumar, A; Johnson, E. 2004. Effect of heat stress on milk production, rectal temperature, respiratory rate and blood chemistry in Holstein, Jersey and Australian Milking Zebu cows. *Tropical Animal Health and Production* 36(7): 685-692.
- Tucker, CB; Rogers, AR; Schütz, KE. 2008. Effect of solar radiation on dairy cattle behaviour, use of shade and body temperature in a pasture-based system. *Applied Animal Behaviour Science* 109(2/4): 141-154.
- West, JW. 2003. Effects of heat-stress on production in dairy cattle. *Journal of Dairy Science* 86(6): 2131-2144.