



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

**ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
IZTACALA**

**INTERFERENCIA EN CULTIVOS PUROS Y MIXTOS
DE Avena sativa L. y Brassica campestris L. EN
CONDICIONES EXPERIMENTALES**

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

MARIA DEL PILAR GRANILLO VELAZQUEZ

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, EDO. DE MEX.

1989

15851



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

a Marina

Por ser la mejor hija del mundo y porque con tu esfuerzo demostrarás que seguirás siendo la mejor, ya que gracias a tu amor puedo y podré hacer muchas cosas en la vida.

a Ernesto

Por tu Amor dedicación y paciencia y por TODO lo que nosotros sabemos.

gracias

a Lolita y Jesús porque
gracias a su amor y
esfuerzo lograré más.

a Ernestina por el
apoyo que me brinda mi
suegra muy a todo dar.

a Lolita y Armande porque sin su ayuda me hubiese
sido muy difícil la realización de este trabajo,
además de que su apoyo me servirá para todo en la
vida.

a Marina y Alejandro porque gracias a que cuento con
ustedes he podido hacer mejor las cosas.

a Lizeth, Alberto, David y Alejandro.

AGRADECIMIENTOS

Deseo por este conducto mostrar mi más profundo agradecimiento a mi amigo y director de este trabajo Salvador Sanchez-Colón.

Agradezco a los profesores: Daniel Tejero Diez, Ernesto Aguirre León, Manuel Mandujano Piña y Alberto Arriaga, por la revisión y sus valiosos consejos para la realización de este trabajo. También quiero hacer extensivo mi agradecimiento a Maru Heres y Martha Salcedo que hicieron posible la terminación del presente trabajo en el tiempo requerido.

De la misma manera quiero hacer patente mi agradecimiento a mis amigos: Nelly, Arnulfo, Gloria, Oscar, Alma, Piyu, Bolita, Juan Manuel, René, Arturo, Silvia y a todos aquellos que de una u otra forma han participado en mi vida y por tanto en la realización de este documento.

CONTENIDO

RESUMEN	1
1. INTRODUCCION	2
2. OBJETIVO	7
3. ACERCA DE LAS ESPECIES DE ESTUDIO	8
4. METODOLOGIA	10
5. RESULTADOS Y DISCUSION	17
5.1 RESPUESTA A LA DENSIDAD EN MONOCULTIVOS	17
5.1.1 Mortalidad	17
5.1.2 Efecto sobre el rendimiento por parcela	18
5.1.3 Efecto sobre el crecimiento de las plantas individuales	21
5.2 RESPUESTA A LA DENSIDAD EN LOS CULTIVOS MIXTOS	31
5.2.1 EXPERIMENTOS ADITIVOS	31
5.2.1.1 Mortalidad	31
5.2.1.2 Efecto del grado de infestación sobre el rendimiento por parcela	32
5.2.1.3 Efecto de la infestación sobre el crecimiento de las plantas individuales	34
5.2.2 EXPERIMENTOS SUSTITUTIVOS	41
5.2.2.1 Mortalidad	42
5.2.2.2 Efecto de la coexistencia sobre el rendimiento por parcela	42
5.2.2.3 Efecto de la coexistencia sobre el crecimiento de las plantas	50
6. CONCLUSIONES	58
7. REFERENCIAS	62

RESUMEN

El término Interferencia fué propuesto para referirse, en general, a las interacciones entre plantas vecinas, las cuales tienden a verse acentuadas con el aumento en densidad y pueden causar efectos sobre el desarrollo, la sobrevivencia y/o la fecundidad de los individuos.

El presente trabajo pretende dar información acerca de los efectos que se producen a causa del aumento en densidad (en cultivos puros), distintos grados de infestación (experimentos aditivos) y por el cambio en proporción de cada una de las especies en cultivos mixtos (experimentos sustitutivos). Utilizando una planta cultivada (*Avena sativa*) y una maleza común a este cultivo (*Brassica campestris*).

1

Los resultados muestran que para ambas especies el aumento en densidad (en el intervalo utilizado) no tiene influencia sobre la sobrevivencia, sin embargo, en los monocultivos si se aprecia un efecto negativo sobre el peso promedio por planta y por lo tanto sobre el rendimiento. Por otra parte, aparentemente, el crecimiento de las dos especies se vé favorecido cuando se encuentran creciendo en un cultivo mixto y el rendimiento por unidad de área es, en algunos casos, ligeramente mayor al que se obtendría a la misma densidad total en cultivos puros.

INTRODUCCION

Las interacciones entre las plantas vecinas son muy complejas, estrechas y aparentemente resulta imposible separarlas. Por esta razón Harper desde 1961 (Harper, 1977), propuso el término Interferencia para referirse, en general, a las interacciones entre especies vegetales. Tales interacciones tienden a verse acentuadas en poblaciones hacinadas y bajo estas condiciones las plantas pueden responder a la densidad alterando su crecimiento, sobrevivencia y/o su fecundidad.

Por otra parte, el término competencia, aunque ha sido ampliamente utilizado, no es realmente preciso para describir las interacciones entre plantas ya que no distingue entre dos efectos distintos: la respuesta plástica y la mortalidad. Así este término debe reservarse para aquellas relaciones en que el efecto de la interferencia se refleja en el número de plantas sobrevivientes o en el número de descendientes de las especies en la mezcla. La distinción entre interferencia y competencia es importante, debido a que permite ver la deficiencia de algunos estudios de cultivos mixtos, en los que muchas veces sólo se atiende a los efectos producidos sobre una de las especies en la mezcla (Silvertown, 1982).

Cuando se observan dos especies creciendo juntas y la reproducción o supervivencia de una de ellas o ambas se ven reducidas, entonces podemos referirnos a esta relación como competencia y puede deberse a distintos factores, como son, luz, espacio o nutrimentos. La mayoría de las veces es muy difícil distinguir cuál o cuales de dichos factores están actuando, por lo que de Wit (1980; *vide*. Harper, 1977) propone la idea de que las plantas "compiten por espacio"; donde espacio se define como todo el complejo de recursos

necesarios para el crecimiento y sus interacciones.

La competencia intraespecífica se da entre organismos de la misma especie y generalmente de la misma población. La competencia interespecífica ocurre entre individuos de diferentes especies. Cuando la competencia se da como una interacción directa, tal como la producción de toxinas o encuentros agresivos entre los competidores, se le llama competencia por interferencia. Cuando los efectos inhibitorios son indirectos, como los que se originan cuando se reduce la disponibilidad de un recurso común, se llama competencia por explotación (Pianka, 1978).

Según Vandermeer (1989) ambos términos (competencia e interferencia) han sido utilizados para referirse a lo mismo, es decir, a las interacciones negativas entre individuos o especies, la diferencia estriba entonces en la escuela de que se trate, por ejemplo la escuela americana utiliza el término competencia, e incluso hace subdivisiones, mientras por otro lado la mayoría de los investigadores de la escuela Británica utilizan preferentemente y de manera más generalizada el término interferencia. Así, lo que es competencia para los americanos es interferencia para los británicos y estos últimos aplican el término competencia, la mayoría de las veces, para referirse a aquellas situaciones en las que las poblaciones o individuos realmente están compitiendo por algo, tal como un recurso crítico. Es pertinente hacer esta aclaración debido a que en el presente trabajo se utilizarán de manera indistinta ambos términos.

3

Debido a que siempre es ventajoso anular la interacción, para cualquiera de las partes en una interacción competitiva, se ha considerado a la competencia como una importante fuerza evolutiva que ha dirigido la separación de nichos, la especialización y la diversificación. A pesar de que en

algunos casos la anulación de la interacción competitiva es imposible, la selección natural puede, algunas veces, favorecer la divergencia (Pianka, 1978).

En comparación con los animales es intuitivamente menos fácil ver cómo ocurre la diferenciación de nichos en las plantas, ya que todas ellas tienen esencialmente los mismos requerimientos básicos para el crecimiento (luz, agua y nutrimentos). La mayoría de los intentos para explicar la coexistencia de las especies vegetales se han basado, principalmente, en la suposición de que los competidores potenciales difieren en formas que pueden permitir una reducción en la competencia. Esto es, como diferencias en su forma de vida y en el tiempo de algunos de sus estadios de crecimiento, particularmente germinación y floración, y diferencias en los niveles de preferencia de los recursos abióticos. Así, aparentemente, la posición tomada por una especie a lo largo de un gradiente ambiental es aquella en la cual ésta es más exitosa en la competencia con las demás, de tal suerte que la interferencia entre especies, con el tiempo, parece ser la que va conformando el nicho realizado de cada especie (Begon & Mortimer, 1981). Más recientemente, sin embargo, se ha puesto en duda la importancia de la competencia como fuerza organizadora de las comunidades. Esto es por dos razones: primero, en muchos estudios no se ha podido demostrar de manera fehaciente la ocurrencia de la competencia entre especies (Connell, 1983; Silvertown, 1983) lo que puede, no obstante, deberse a que los efectos de la competencia se hayan ejercido en el pasado evolutivo y lo que se observa actualmente es el resultado final de tales interacciones (Connell, 1982). Además, cada vez se tienen mayores evidencias que indican que, en la organización de las comunidades naturales, otro tipo de interacciones entre poblaciones (tales como la predación o el parasitismo) y factores denso-independientes (tales como la incidencia de

perturbaciones) pueden ejercer un efecto tanto o más importante que las interacciones competitivas. Por ejemplo, la predación o los factores de perturbación pueden evitar que una población alcance altas densidades y, por tanto, que se desarrollen fuertes interacciones competitivas o bien, pueden impedir que se alcance el equilibrio competitivo. Las dos posiciones no se excluyen mutuamente sino indican que la perturbación puede ser mucho más importante de lo que se creía y además, que la importancia de la competencia puede variar para diferentes comunidades bajo circunstancias disímiles.

Las interacciones competitivas y los aspectos demográficos se encuentran más o menos bien estudiados en las poblaciones de animales. Sin embargo, la demografía vegetal ha sido poco estudiada debido, principalmente, a que las plantas superiores presentan una gran plasticidad morfológica y muchas de ellas también muestran multiplicación vegetativa (Harper, 1967). La plasticidad fenotípica de las plantas implica que el número de organismos no diga mucho acerca de la naturaleza real de la población. Por otra parte, la multiplicación vegetativa obstaculiza la realización de censos, ya que en la mayoría de los casos es muy difícil decidir cuándo tomar a una rama vegetativa como tal o cuándo considerarla como otro individuo.

Las relaciones de interferencia entre plantas se han estudiado principalmente en sistemas agrícolas y casi no existen estudios de este tipo en sistemas naturales. Esto puede deberse a las diferencias ecológicas entre ambas comunidades, tanto de las poblaciones como del medio en que se desarrollan (Snaydon, 1980) y también a la facilidad para observar las interacciones en sistemas agrícolas. Además, es obvio que los sistemas agrícolas ofrecen varias ventajas para el estudio de las relaciones competitivas, entre las que

podemos citar: 1) es posible variar la diversidad genotípica de los individuos que componen a una población, de modo que pueden obtenerse cultivos uniformes o heterogéneos, 2) se puede modificar el número de especies presentes, así como también su densidad, 3) se logran sincronizar los ciclos de vida de todos los organismos o bien se puede hacer que éstos ocurran a diferentes tiempos y 4) se puede alcanzar, incluso, una modificación en el medio (Snaydon, 1980), tales como variar las condiciones del suelo o incidir de manera indirecta en las condiciones climáticas. Esto es, el sistema agrícola permite el uso de técnicas experimentales que no son practicables en comunidades ya establecidas y, además, se pueden observar desde su inicio las relaciones que se establecen entre los individuos, mientras que en los sistemas naturales éstas se encuentran en etapas avanzadas. De la gran variedad de sistemas agrícolas se usa más comunmente el monocultivo anual por ser el más simple y por proporcionar información más fácilmente.

6

Un caso particular de las relaciones competitivas entre plantas, que además es de gran importancia económica, se presenta cuando los cultivos son invadidos por plantas arvenses, malezas o malas hierbas, las que compiten con el cultivo por espacio, luz, CO₂, agua y nutrimentos. Estas plantas que se desarrollan donde no son deseadas (Klingman y Ashton, 1980) y se establecen sin la deliberada acción del hombre pueden, en un momento dado, incluir a todas las especies vegetales (Roberts, *et al.*, 1977).

Las arvenses presentan características similares a las especies pioneras tales como: reproducción muy eficiente, producen un gran número de semillas viables y, cuando los recursos escasean, dedican la mayor parte de éstos y gran cantidad de energía a la producción de semillas (Harper & Ogden, 1970; *vide.* Snaydon, 1980); poseen mecanismos que les

permiten sobrevivir bajo condiciones desfavorables, la mayoría presenta latencia (Roberts *et al.*, 1977), sus semillas pueden dispersarse por diferentes mecanismos (agua, aire, aves y maquinaria contaminada) y por último una gran parte de éstas son anuales con altas tasas de desarrollo (Snaydon, 1980).

El efecto principal de las arvenses sobre el cultivo es el decremento en el rendimiento del mismo (Roberts *et al.*, 1977). En algunos casos, principalmente en cereales y leguminosas, se ha observado que no afectan el tamaño del grano (Felton, 1976 y; Reeves, 1976; *fide.* Snaydon, 1980). Sin embargo, aparentemente, en los cereales sí se reduce el número de ramas fértiles y el número de granos por espiga (Reeves, 1976; *fide.* Snaydon, 1980). Las labores de limpieza que se hacen necesarias a causa de las arvenses y los problemas que ocasionan al levantar las cosechas aumentan el costo de la producción, reducen la calidad del producto agrícola cuando las llevan como impurezas y, algunas veces, hospedan a insectos y microorganismos que atacan a las plantas del cultivo. Algunas malezas afectan también al hombre.

7

OBJETIVO

En el presente trabajo se pretende examinar, de manera experimental, algunos de los efectos que la interferencia entre plantas ejerce sobre el rendimiento total, la mortalidad y el crecimiento individual, tanto en monocultivos como en cultivos mixtos de una planta cultivada (*Avena sativa*) y una maleza común a este cultivo (*Brassica campestris*).

ACERCA DE LAS ESPECIES DE ESTUDIO

Avena sativa L. pertenece a la tribu Avenae de la familia de las gramíneas (Poaceae) y es un cereal de gran importancia desde el punto de vista comercial, ya que se usa como forraje o como grano. Su cultivo es anual, empieza a desarrollarse de abril a mayo y el comienzo de su período de floración (septiembre) coincide con la siega del cultivo, cuando éste se destina para forraje. En diciembre, que es el final de su ciclo de vida, se cosecha para grano (Villegas, 1969).

Los cultivos de *Avena* se desarrollan en zonas templadas, pero las diferentes variedades permiten incrementar las zonas potenciales de cultivo. Este cultivo es exigente en cuanto al agua que requiere, en comparación con algunos otros cereales. Se puede desarrollar en una gran variedad de suelos pero, preferentemente, en aquellos con un pH menor de 7 ya que todas las variedades de avena son muy sensibles a la salinidad. Se recomienda una densidad de siembra de 90 Kg de semilla de avena por Ha, con un porcentaje mínimo de germinación del 90% (Anónimo, 1983).

8

En septiembre se encuentran floreciendo una gran variedad de arvenses en los cultivos de avena, entre las que podemos citar: *Arenaria reptans*, *Argemone platyceras*, *Bidens anthemoides*, *Bidens serrulata*, *Brassica campestris*, *Bromus carinatus*, *Erodium cicutarium*, *Eruca sativa*, *Festuca myuros*, *Muhlenbergia ramulosa*, *Oxalis* sp., *Poa annua*, *Raphanus raphanistrum*, *Rumex obtusifolius*, *Sabazia humilis*, *Salvia prunelloides*, *Sisyrinchium angustifolium* y *Spergula arvensis*. Las especies más abundantes son crucíferas y las consideradas como constantes son: *Brassica campestris*, *Bromus carinatus* y *Raphanus raphanistrum* (Villegas, 1969).

La colza o vaina, como se le conoce comúnmente a *Brassica campestris*, es una arvense constante en los cultivos de avena. Pertenece a la familia de las crucíferas (Brassicaceae), es una maleza de origen europeo, que se puede localizar en los cultivos de las zonas templadas y es común encontrarla infestando cultivos de maíz, cebada, chícharo y ebo (Villegas, 1979), siendo más abundante en aquellos en que no se realizan labores agrícolas.

Por lo general la colza resiste más fácilmente condiciones desfavorables que el cultivo en el que se encuentra y rara vez es atacada por el agricultor, quien la utiliza como "cultivo alternativo" ya que, en nuestro país, las hojas de estas plantas ocasionalmente forman parte de la dieta de algunos sectores de la población y las vainas verdes, así como las semillas, son utilizadas como alimento para aves de ornato. Sin embargo, en otros países (India, China, Polonia, Francia, España, Canadá, Argentina, Chile, etc.), *Brassica campestris* y *B. napus* son cultivadas en forma extensiva para extraer de sus semillas un aceite comestible conocido como "aceite de colza" (Aguirre *et al.*, 1979).

METODOLOGIA

Los diseños experimentales utilizados en el presente estudio tratan de dilucidar dos aspectos fundamentales: el efecto de la densidad sobre el rendimiento por parcela y por planta y los efectos de la coexistencia de ambas especies.

Para examinar el efecto que la densidad ejerce sobre el crecimiento individual y el rendimiento total por parcela en cada una de las dos especies, *Avena sativa* y *Brassica campestris*, se establecieron una serie de cultivos puros de ambas especies con las siguientes densidades:

especie	plantas por parcela						
<i>Avena sativa</i>	50	75	100	125	150	175	200
<i>Brassica campestris</i>	50	100	150				

Por otra parte, los efectos que la coexistencia de las dos especies produce sobre el crecimiento individual y el rendimiento total de cada una de ellas se examinaron mediante dos diferentes diseños experimentales:

10

a) Experimentos Aditivos. Este tipo de experimento es el que tradicionalmente se emplea en agronomía para evaluar los efectos que diferentes grados de infestación por una maleza (en este caso *B. campestris*), producen sobre una planta de cultivo (*A. sativa* en este estudio). El diseño consiste en una serie de cultivos que contienen una misma densidad de la planta cultivada más una densidad variable de la maleza. Sin embargo, dado que los efectos que se produzcan pueden depender de la densidad que se elija para la planta de cultivo, en este trabajo se decidió realizar tres series de experimentos aditivos con diferentes densidades de *A. sativa*

como se muestra en la siguiente tabla:

		plantas por parcela			
serie 1:	<i>Avena sativa</i>	50	50	50	50
	+				
	<i>Brassica campestris</i>	0	25	50	75
serie 2:	<i>Avena sativa</i>	100	100	100	100
	+				
	<i>Brassica campestris</i>	0	25	50	75
serie 3:	<i>Avena sativa</i>	150	150	150	
	+				
	<i>Brassica campestris</i>	0	25	50	

b) Experimentos sustitutivos. de Wit (1960, *vide* Harper, 1977) señaló que, en los experimentos aditivos, al mismo tiempo que se aumenta el grado de infestación por la maleza se incrementa también la densidad total del cultivo y, por esta razón, se presenta un problema de confusión de factores, ya que no es posible discernir si los efectos observados se deben a la infestación por la maleza (competencia interespecífica) o, simplemente, al aumento de la densidad total (competencia intraespecífica) o a una interacción de ambos. de Wit (1960, *vide* Harper, 1977) sugirió que esta deficiencia podría salvarse mediante un diseño consistente en una serie de cultivos donde se mantiene constante la densidad total de plantas, pero se varían las proporciones de las dos especies por sustitución. Este diseño experimental se conoce comúnmente como serie de reemplazamiento y brinda la ventaja adicional que permite estudiar los efectos que se producen sobre las dos especies que conforman la mezcla y no sólo en una de ellas. A partir de entonces las series de reemplazamiento han sido ampliamente utilizadas por varios

autores (e. g. de Wit *et al.*, 1966, Berg, 1968; England, 1968; Trenbath & Harper, 1973; *vide* Harper, 1977) tanto con plantas silvestres como cultivadas y malezas. Recientemente, sin embargo, se han hecho notar limitaciones importantes en este tipo de experimentos y se ha dudado de la significancia del análisis de los resultados que en ellos se obtienen (e. g. Jolliffe *et al.*, 1984; Firbank & Watkinson, 1985; Connoly, 1986). De particular importancia a este respecto es que los efectos de la interferencia y, por tanto, los resultados de los experimentos sustitutivos dependen no sólo de las frecuencias relativas de las plantas en la mezcla, sino también de la densidad total del cultivo. Para tomar en cuenta a ambos factores las series de reemplazamiento deben repetirse a diferentes densidades totales (Firbank & Watkinson, 1985). De acuerdo a estas consideraciones, para este estudio se realizaron 3 series de reemplazamiento con densidades totales de 50, 100 y 150 plantas por parcela y con frecuencias relativas de cada una de las especies de: 0/1, 0.25/0.75, 0.5/0.5, 0.75/0.25 y 1/0, para dar los siguientes tratamientos:

12

		plantas por parcela				
serie 1:	<i>Avena sativa</i>	0	12	25	38	50
	+					
	<i>Brassica campestris</i>	50	38	25	12	0
serie 2:	<i>Avena sativa</i>	0	25	50	75	100
	+					
	<i>Brassica campestris</i>	100	75	50	25	0
serie 3:	<i>Avena sativa</i>	0	38	75	112	150
	+					
	<i>Brassica campestris</i>	150	112	75	38	0

Todos los tratamientos experimentales antes descritos se realizaron por duplicado en el campo experimental del Laboratorio de Ecología Vegetal de la ENCB-IPN. En este lugar un área de 12 X 12 m se cubrió con una capa de 25 cm de espesor de una mezcla 1:1 v/v de arena fina y tierra lama, para obtener un sustrato homogéneo para el cultivo. Sobre éste se delimitaron 54 parcelas cuadradas (unidades experimentales) de 0.5 m² distribuidas sistemáticamente y separadas entre sí por pasillos de 0.5 m de ancho.

Se utilizaron semillas de *A. sativa* variedad Guelatao procedentes de la Productora Nacional de Semillas, el personal de la cual recomendó dicha variedad como adecuada para las condiciones climáticas de la zona de trabajo. En el caso de *B. campestris* se utilizaron semillas que se venden comercialmente como alimento para aves de ornato. Lotes de semillas de ambas especies se sujetaron a diversos ensayos conducentes a encontrar algún tratamiento simple que proporcionara un alto porcentaje de germinación. Con las semillas de *A. sativa* se obtenía un 100% de germinación si previamente se desprendían las glumas del aquenio manualmente. El porcentaje más alto de germinación (25-40%) para las semillas de *B. campestris* se obtenía si éstas previamente se sumergían en una solución de H₂SO₄ al 50%, durante 20 minutos después de lo cual se lavaban con agua corriente por aproximadamente 12 horas.

13

Las semillas previamente tratadas se sembraron en las parcelas experimentales del 9 al 12 de junio de 1984. En la posición particular dentro de cada parcela donde se requería una planta, se practicó un agujero cilíndrico de 2 cm de profundidad donde se depositaron 3 semillas de *A. sativa* o 5-10 semillas de *B. campestris* según fuera el caso, y se cubrieron manualmente con el mismo sustrato. En cada parcela las plantas se distribuyeron de acuerdo al sistema hexagonal

de siembra propuesto por Boffey & Veevers (1977; Veevers & Boffey, 1979; *fide* Antonovics & Fowler, 1985), el cual se considera como más apropiado para el estudio de la competencia en cultivos mixtos de dos componentes, ya que permite controlar la distancia entre cada planta y sus vecinos más cercanos, así como también el número de vecinos de cada especie que rodean a cada planta. En este diseño cada individuo (excepto para aquellos en la periferia de la parcela) está separado por una distancia constante de cada uno de sus seis vecinos más cercanos, lo que genera una configuración de hexágonos solapados como se muestra en la figura 1.

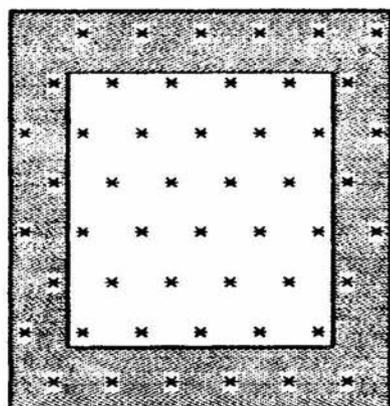


Figura 1. Esquema de una parcela con densidad de 50 individuos (*) distribuidos de acuerdo al sistema hexagonal de siembra.

□ Superficie cosechada.
 ■ Superficie no cosechada.

En este diseño la densidad total del cultivo, que por sí misma no es relevante para el crecimiento de las plantas, se traduce en la distancia que existe entre cada planta y sus vecinas. En los cultivos mixtos, por otra parte, la frecuencia relativa de cada especie se traduce simplemente en el número de plantas de cada especie que rodean a cada individuo. Así, por ejemplo, en un monocultivo cada planta está rodeada por seis individuos de su misma especie; en un cultivo con 25% de *A. sativa* y 75% de *B. campestris* cada planta está rodeada, en promedio, por 4.5 plantas de *B. campestris* y 1.5 plantas de *A. sativa*; en un cultivo 50%-50%,

cada planta está rodeada exactamente, por tres plantas de *A. sativa* y otras tres de *B. campestris*, etc.

Después de la siembra, las parcelas se regaron diariamente hasta que se estableció la época de lluvias (finales de Junio). Una vez que las plantas emergieron (aproximadamente dos semanas después de la siembra), se procedió a ajustar la densidad de cada parcela, ya sea eliminando a las plántulas más pequeñas de aquellos puntos donde emergió más de una, o haciendo trasplantes a aquellos sitios en los que no germinó ninguna, a partir de parcelas adicionales sembradas *ex profeso* para reposición. Durante el crecimiento de las plantas las parcelas se revisaron periódicamente y se eliminó manualmente tanto a las plantas invasoras de otras especies como a aquellas plantas de los propios cultivos que emergieron tardíamente. Además, aproximadamente un mes después de la siembra, fue necesario practicar una fumigación contra hormigas aplicando un formicida en polvo, ya que se detectó una población de estos organismos en los cultivos. Al principio de la época de floración también se observó una población de pulgones (*Brevicorinae brassicae*) que atacaron a algunas plantas de *B. campestris*, por lo que todas las parcelas fueron asperjadas con una solución acuosa de Florasan, insecticida específico para chupadores.

15

La cosecha se realizó durante el pico de fructificación de ambas especies, entre el 25 de septiembre y el 9 de octubre de 1984. Para evitar el "efecto de borde" por falta de vecinos, de cada parcela se descartó a las plantas de la periferia y sólo se consideró a aquellas ubicadas en el sector central de 0.5 x 0.5 m de la parcela (ver Fig.1). Cada una de estas plantas se cosechó a nivel del suelo, se introdujo en una bolsa de papel y se puso a secar durante ± una semana en una secadora convencional de herbario

(T \approx 60°C). Una vez secas, para cada planta se determinó:

Número de panículas,

Peso seco de los ejes florales,

Peso seco de la porción vegetativa epigea y

Peso seco total epigeo.

En las plantas de *A. sativa* se determinó también el número de vástagos por planta. Con base en estos datos se determinó entonces la mortalidad y el rendimiento total epigeo por parcela. No fue posible obtener datos confiables acerca del número y peso de frutos o semillas, debido a que en algunos casos, éstos fueron liberados poco antes o durante la cosecha (*A. sativa*) o bien, fueron parcialmente consumidos por aves (*B. campestris*).

RESULTADOS Y DISCUSION

RESPUESTA A LA DENSIDAD EN MONOCULTIVOS

Los efectos de la interferencia entre plantas dependen del grado de hacinamiento en el cultivo. A densidades muy bajas no existe interferencia y por tanto no se observan efectos sobre el crecimiento de las plantas; a densidades mayores las plantas se encuentran más cerca unas de otras y sus raíces y follajes interfieren entre sí y es entonces cuando se inicia la competencia por los recursos que se encuentran en cantidad limitada, lo que produce un efecto sobre el crecimiento de las plantas y consecuentemente sobre el rendimiento por unidad de área. Por otra parte, a densidades muy altas el efecto de la interferencia puede ser tal que aumente el riesgo de mortalidad y que algunas de las plantas mueran antes de alcanzar la etapa de madurez. Este tipo de mortalidad se conoce como "auto-clareo" y se intensifica con el aumento en densidad.

17

Mortalidad.

En los cultivos puros realizados en el presente estudio la mortalidad registrada fué muy baja (de 0 a 3.7% para *A. sativa* y de 0 a 15.3% para *B. campestris*). En la figura 2 se muestra la relación entre el número de plántulas al inicio del experimento y el número de sobrevivientes hasta el momento de la cosecha. En los cultivos de las dos especies la clara relación lineal que se observa en ambos casos; indica que la mortalidad registrada fue independiente de la densidad y que posiblemente se debió a la incidencia de otros factores más localizados. Por tanto, puede concluirse que, en ambas especies, el intervalo de densidades considerado no fué lo suficientemente alto como para que la interferencia entre

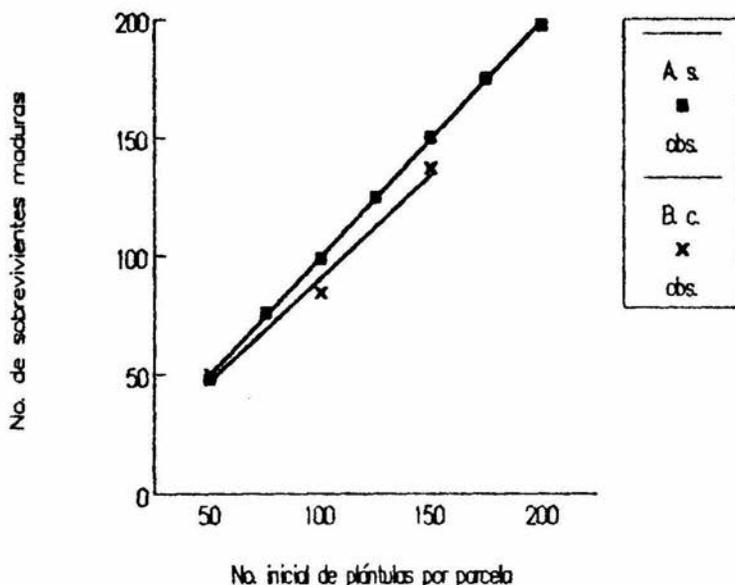


Figura 2. Supervivencia de las dos especies *A. sativa* (A.s.) y *B. campestris* (B.c.) en cultivos puros a diferentes densidades totales.

plantas afectase al número de sobrevivientes. A su vez, esto implica que a las densidades utilizadas no ocurrió interferencia significativa o bien, que ésta sólo tuvo efecto sobre el crecimiento de las plantas.

Efecto sobre el rendimiento por parcela.

La relación entre el rendimiento total por parcela y la densidad del cultivo varía dependiendo del intervalo de densidades que se considere. Cuando no existe interferencia de ningún tipo (i.e. en poblaciones de muy baja densidad) el crecimiento de cada una de las plantas es independiente de las otras y, por tanto, el rendimiento total por parcela es

directamente proporcional a la densidad del cultivo. A densidades mayores las plantas compiten por los recursos y, en consecuencia, su crecimiento deja de ser independiente y el rendimiento por parcela ya no aumenta proporcionalmente a la densidad. La cantidad total de recurso (agua, nutrientes y luz) disponibles en el hábitat es siempre finita y establece, por tanto, un límite superior al rendimiento total por parcela, el cual puede, eventualmente, hacerse constante a densidades lo suficientemente altas. Este comportamiento se ha observado en muchos casos (ver Harper, 1967, 1977) y se conoce como Ley del rendimiento final constante (Shinozaki & Kira, 1956; *vide* Harper, 1977). En algunas especies, sin embargo, se ha observado que el rendimiento total alcanza un máximo y luego disminuye conforme aumenta la densidad (Watkinson, 1980), posiblemente debido a que en esas especies, a altas densidades la competencia es muy intensa y se reduce drásticamente el crecimiento individual.

En la Figura 3 se muestra la relación entre el rendimiento total epigeo por parcela y la densidad para los monocultivos de *A. sativa* (Fig.3-a) y *B. campestris* (Fig.3-b). Aunque hay una gran variabilidad entre réplicas, puede apreciarse que, en ambos casos, la tendencia general es la de una reducción en el rendimiento por parcela conforme aumenta la densidad.

Para ambas especies, la relación rendimiento-densidad puede describirse adecuadamente mediante un modelo de la forma:

$$Y_i = A_i N_i^{b_i} \cdot N_i$$

donde A_i y b_i son constantes. En este modelo, el término $A_i N_i^{b_i}$ representa al peso promedio por planta que se espera a una cierta densidad N_i y el parámetro b_i indica la forma en que cambia el peso por planta con la densidad. Este modelo se ajustó por mínimos cuadrados a los datos trabajados

logarítmicamente de ambas especies para obtener:

$$Y_A = 1213.4138 N_A^{-1.227} \cdot N_A$$

$$Y_B = 1826.8565 N_B^{-1.502} \cdot N_B$$

Para las dos especies el coeficiente b es negativo y significativamente ($P < 0.05$) diferente de uno, lo que indica que el peso promedio por planta disminuye con la densidad del cultivo y confirma la observación de que el rendimiento total tiende a abatirse conforme aumenta la densidad. Además, el mayor valor absoluto del coeficiente b (-1.502) para los cultivos de *B. campestris* implica que, en esta especie, el peso promedio por planta y el rendimiento total se abaten más drásticamente con la densidad que en los cultivos de *A. sativa*.

Es evidente que para las especies revisadas en este estudio, la interferencia no ejerce ningún efecto sobre la mortalidad, por lo menos a las densidades utilizadas, pero los resultados indican que sí tiene efecto sobre el rendimiento por unidad de área, disminuyendo éste conforme aumenta la densidad. Lo anterior implica que en ambas especies se está afectando de alguna manera el crecimiento de las plantas individuales. Aparentemente, la forma de crecimiento de estas especies determina la respuesta diferencial en el rendimiento total. Por un lado, *A. sativa* tiene un crecimiento homogéneo incluso desde la germinación, lo que permite que todos los individuos alcancen la etapa madura más o menos al mismo tiempo y con aproximadamente la misma talla. Además, el crecimiento de estas plantas es más fuerte en sentido vertical y ni el follaje ni las raíces se extienden fuertemente de tal forma que afecten directamente el desarrollo de otros individuos.

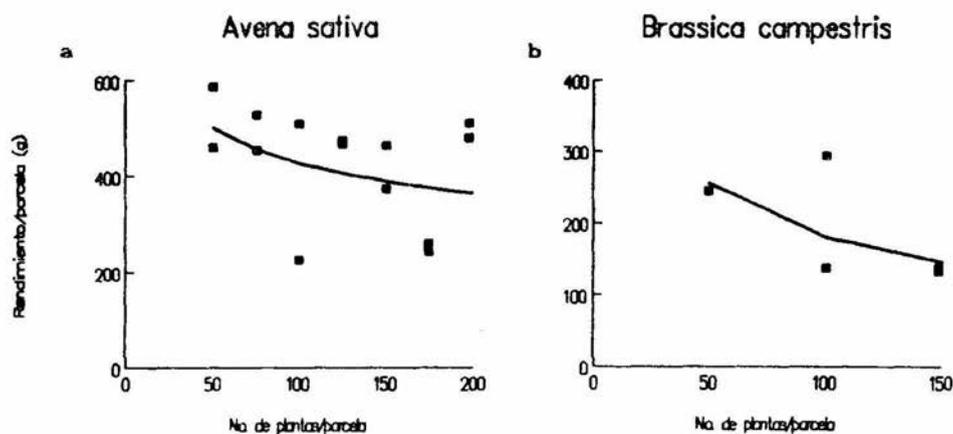


Figura 3. Rendimiento total por parcela (gramos) contra la densidad del cultivo puro. Los ■ representan los datos observados y las líneas el ajuste de acuerdo a los modelos descritos en el texto.

Por su parte, *B. campestris* presenta un intervalo entre siembra y germinación muy variable, además de que las plántulas que emergen tempranamente tienen un crecimiento acelerado y forman una roseta basal de hojas, lo que tiende a inhibir el desarrollo de las plántulas vecinas, teniendo esto como consecuencia que al final haya plantas grandes (las que germinaron primero) y plantas muy pequeñas (de germinación tardía), lo que promueve que la población al final del desarrollo sea muy heterogénea.

21

Efecto sobre el crecimiento de las plantas individuales.

Uno de los efectos claros de la interferencia es la reducción de la talla y el peso por planta, causado por la proximidad de los vecinos, la que aumenta en relación directa a la densidad, ya que conforme se acercan entre sí su follaje

y sus raíces interfieren directamente y de manera mutua provocando una "lucha" por espacio y por los recursos que se encuentran en cantidad limitada.

Al analizar como cambia el peso por planta en las diferentes densidades vemos para el caso de *A. sativa* (Fig. 4-a) que conforme aumenta la densidad el peso por planta disminuye, aunque no lo hace tan bruscamente como en *B. campestris* (fig. 4-b), como lo indica el valor del coeficiente b del modelo $W_i = A_i N_i^{b_i}$ que es mayor para los monocultivos de *B. campestris* ($b = -1.5023$) que para los de *A. sativa* ($b = -1.227$). densidad y que además esto se ve claramente reflejado en el rendimiento total (Fig. 3-2).

Aunque la variación en el peso promedio por planta tienden a compensar las variaciones en densidad, las partes de las plantas no siempre se afectan en la misma proporción; ya que la proximidad de los vecinos puede alterar el desarrollo de las plantas individuales, pero éstas tienen la facultad de cambiar algunas características morfológicas de sus partes (plasticidad morfológica) como mecanismo de respuesta.

22

Para tratar de discernir si hay alguna respuesta plástica en todas o en una de las partes de las plantas, se analizan número y peso de la porción vegetativa (número de tallos exclusivamente para *A. sativa*) y número y peso de la porción reproductiva (considerando inflorescencias). Para *A. sativa* observamos (Fig. 5-b, 5-d) que los pesos de la parte vegetativa y reproductiva muestran exactamente el mismo comportamiento y que éste es idéntico al del peso total por planta (Fig. 4-a). La tendencia en los pesos para el caso de *A. sativa* es a disminuir como efecto de la interferencia. En cuanto a los números de tallos y paniculas (Fig. 5-a, 5-c)

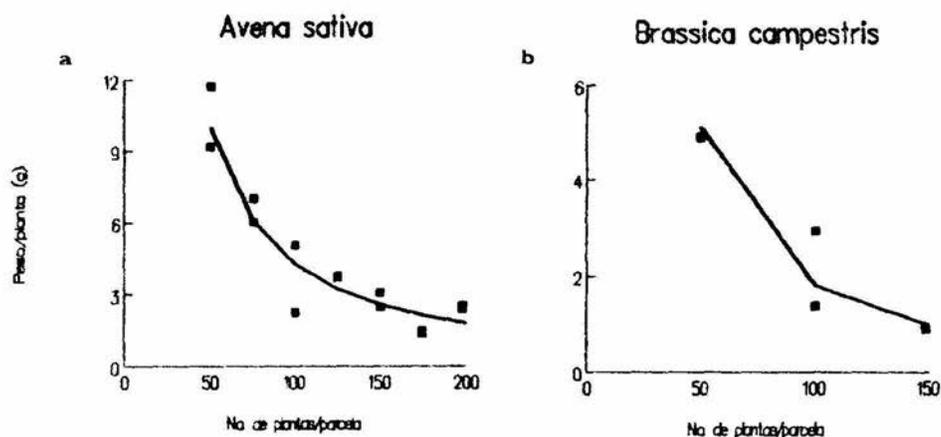


Figura 4. Peso promedio por planta (g) contra la densidad del cultivo puro. Los ■ representan los datos observados y las líneas el ajuste de acuerdo a los modelos descritos en el texto.

también se observa la misma tendencia pero no tan marcada como en el caso de los pesos.

23

Tomando en consideración los resultados de número y peso de las panículas podemos inferir lo que está sucediendo con la fertilidad. Así para el caso de *A. sativa* en donde ambos parámetros tienden a disminuir como efecto de la interferencia, no lo hacen en la misma medida, lo que se explica por el hecho de que el peso de cada inflorescencia de cada planta disminuye de manera proporcional con el aumento en densidad. Por ejemplo, en el cultivo más denso ($N=200$) el número de panículas no disminuye con respecto a densidades medias, pero el peso de las panículas disminuye, teniendo así menos inflorescencias por planta, las cuales son más pequeñas y por lo tanto seguramente presentaban un número menor de flores, frutos y semillas, aunque éstos no pudieron ser cuantificados.

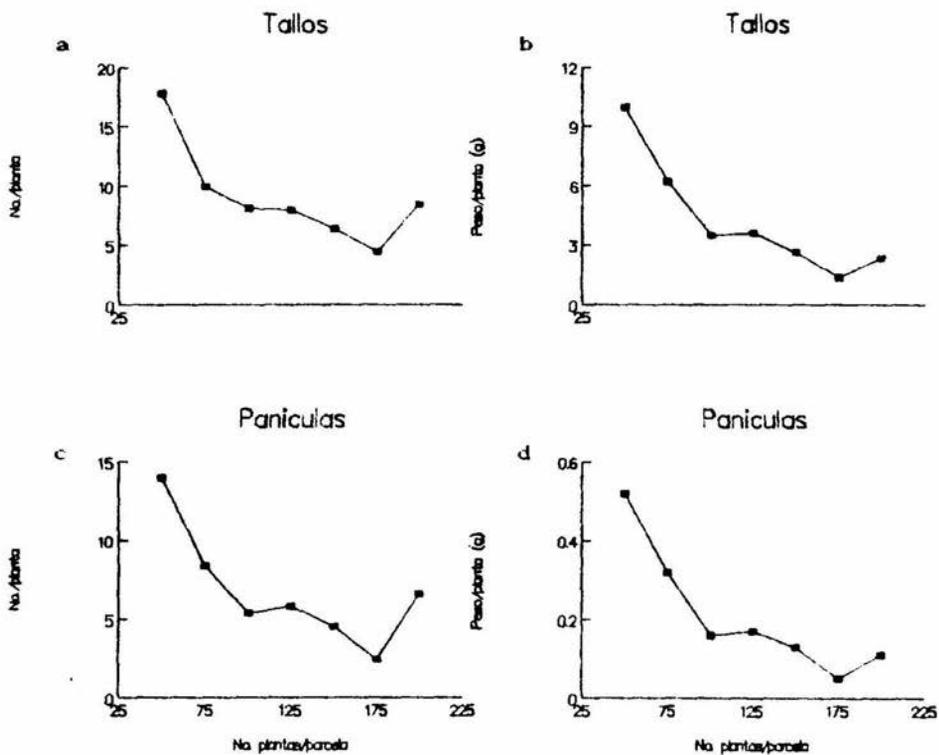


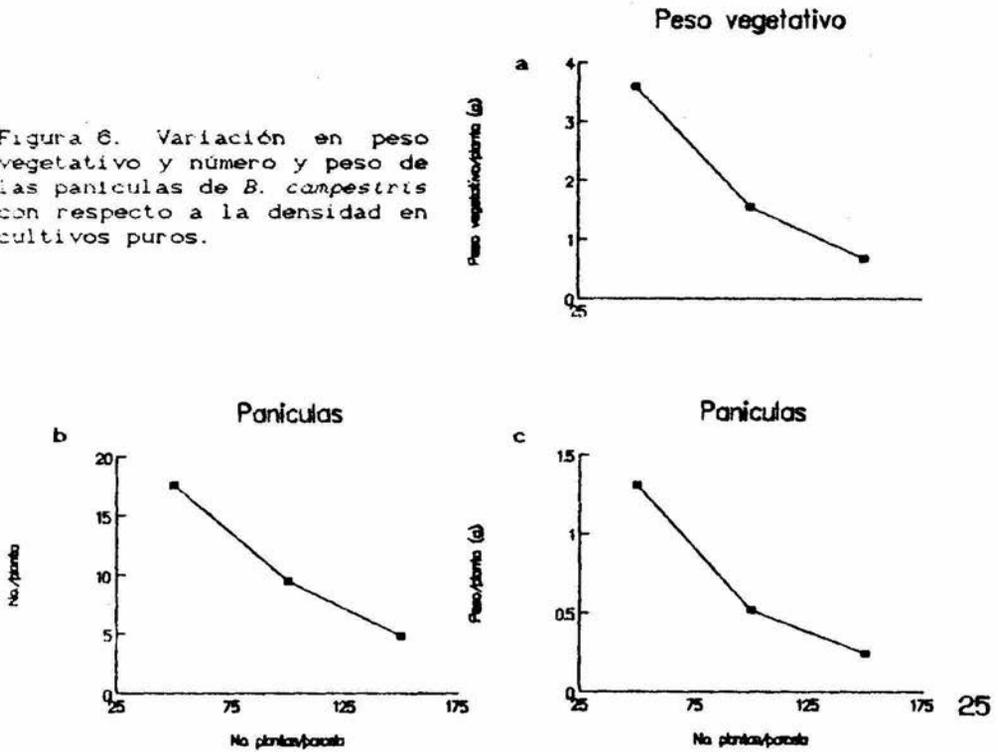
Figura 5. Variación en número y peso de tallos y paniculas de *A. sativa* con respecto a la densidad en cultivos puros.

Por su parte, *B. campestris* (Fig.6) presenta una disminución en peso y número de la parte reproductiva, así como también en el peso de la porción vegetativa, lo que se interpreta como un efecto de la interferencia.

En ambas especies los pesos de las porciones vegetativa y reproductiva influyen directamente y de la misma forma sobre el peso por planta.

La reducción de la fecundidad como un factor denso-

Figura 6. Variación en peso vegetativo y número y peso de las paniculas de *B. campestris* con respecto a la densidad en cultivos puros.



dependiente afecta el desarrollo que seguirá la población a través del tiempo. En los cultivos más densos se producen proporcionalmente menos semillas que en los de menor densidad y, por tanto, el número de individuos en la siguiente generación no será proporcional a la densidad original. En consecuencia, la población crecerá más lentamente conforme aumenta su tamaño a través del tiempo.

Aparentemente, esta condición se cumple en ambas especies. Es decir, como efecto de la interferencia la fecundidad actúa como un factor denso-dependiente provocando una reducción en el número y peso de las inflorescencia, lo que se refleja en una baja del potencial reproductivo y a su

vez esto se reflejaría en la siguiente generación.

Además, en este punto los resultados expresan que hay una respuesta plástica idéntica para todas las partes de las plantas en *B. campestris*, así como también para el peso por planta y más acentuada para la porción reproductiva de *A. sativa*.

En los párrafos anteriores se ha analizado el efecto global sobre el crecimiento de las plantas en términos del tamaño promedio. Pero en varias ocasiones se ha visto que el promedio no representa el tipo más común de plantas en la población y que realmente las plantas que componen a la población tienen diferencias notorias en tamaño. Por lo tanto es necesario analizar las variaciones entre plantas y se ha visto que, respecto al peso, las plantas presentan una distribución de frecuencias sesgada (Harper, 1977) y que este sesgo se acentúa tanto con el tiempo, como con el aumento en densidad. Este tipo de distribución (Log-normal) se presenta también en poblaciones naturales, incluso a bajas densidades, pero el aumento en densidad sí tiende a exagerar el sesgo. Entonces, la interacción entre plantas así como también los factores abióticos tienen injerencia directa sobre la estructura de la población (Hutchings, 1988).

26

Muchos aspectos de la estructura de la población se relacionan con la talla, la cual varía de planta a planta. Mientras las poblaciones de plántulas pueden tener distribuciones de tamaños simétricas (Obeid *et al.*, 1987; Harper *et al.*, 1970; Rabinowitz, 1979; *vide* Hutchings, 1988), una gran variedad de factores se combinan para que las distribuciones se conviertan en asimétricas con sesgo positivo. Así, la población adulta consta de un pequeño número de plantas grandes y un gran número de plantas

pequeñas, formando lo que se conoce como jerarquía de tamaños. Además, en este punto hay que considerar que esas pocas plantas grandes contribuyen en gran medida a la biomasa de la población.

Aunque la existencia de una jerarquía de tamaños no necesariamente es evidencia de la ocurrencia de competencia intra o interespecífica, sí ha sido considerada como evidencia para la hipótesis de que la interferencia da como resultado la dominancia de algunos individuos (grandes) y la supresión de otros (pequeños) (White & Harper, 1970; Weiner & Solbrig, 1984). Aparentemente, la ventaja que toman los individuos dominantes se debe a su emergencia temprana y a la captura desproporcional de espacio, con la consecuente supresión de los individuos que emergen tardíamente. Además, conforme aumenta esta interacción de dominantes vs. suprimidas la distribución puede convertirse en bimodal, separando dos grupos, el de las plantas grandes (explotadoras) del de las plantas pequeñas (suprimidas) (Ford, 1975; Ford & Diggle, 1981; *vide* Weiner, 1985).

27

El sesgo ha sido sugerido como una medida de la interferencia por los que apoyan el modelo de dominancia-supresión (Higgins *et al.*, 1984; *vide* Weiner, 1985). Sin embargo, Weiner & Solbrig (1984) demostraron que el sesgo y la jerarquía de tamaños tienen un significado diferente, argumentando que la jerarquía de tamaños es sinónimo de desigualdad y proponen la utilización de un método extraído de los ecónomos, conocido como Coeficiente de Gini (G) para la evaluación de la desigualdad de tamaños, el cual se determina de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$G = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n |X_i - X_j|}{2n^2 \bar{X}} \qquad G' = \frac{Gn}{n-1}$$

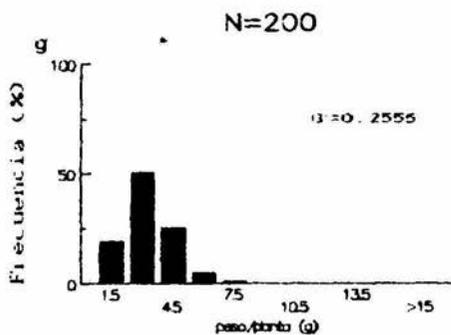
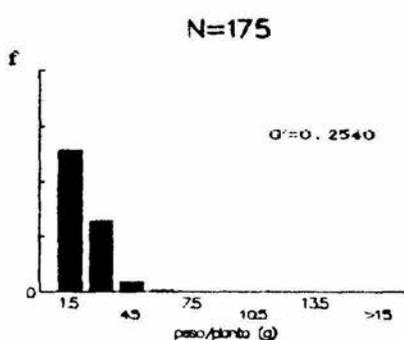
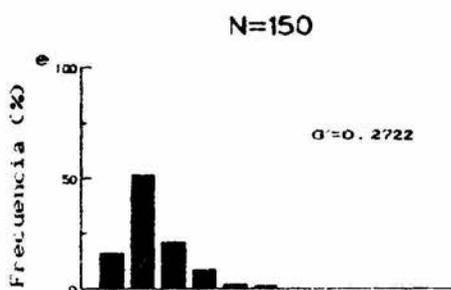
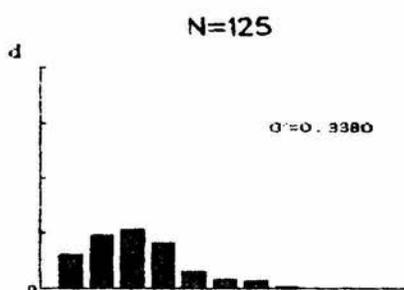
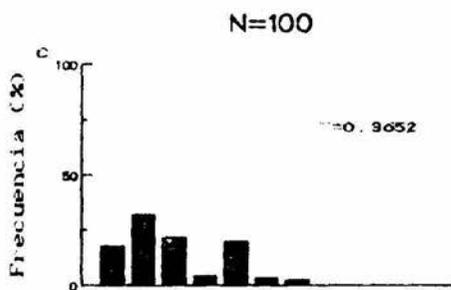
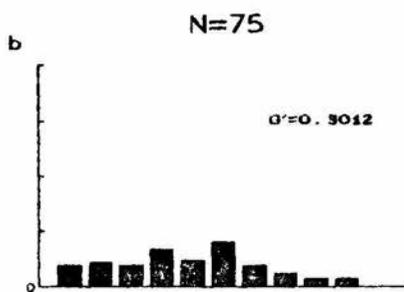
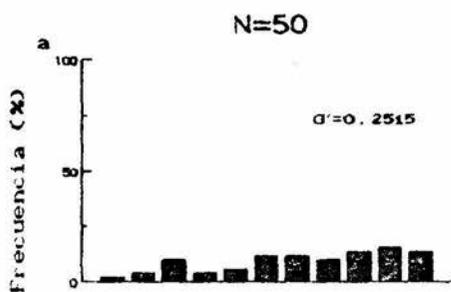
donde X se refiere al peso de cada individuo, n al número de individuos y \bar{X} al peso promedio.

El G' indica, cuando tiene un valor de 0, que todos los individuos son iguales y presenta un máximo teórico de 1 cuando en una población de tamaño infinito todos los individuos, excepto uno, son de tamaño pequeño, es decir que tienen un valor de 0. Este coeficiente puede ser utilizado para comparar desigualdades, incluso, en poblaciones con diferentes medias, o en una población a través del tiempo.

Analizando las distribuciones de frecuencia del peso por planta en el caso de *A. sativa* observamos (Fig.7) que, conforme aumenta la densidad las plantas tienden a hacerse más pequeñas. Así, para el cultivo de 50 plantas se presenta una distribución simétrica y a densidades mayores las plantas se van agrupando en las clases de tamaño menores. Sin embargo, es evidente que para esta especie no se establece una jerarquía de tamaños bien definida, ya que la desigualdad de la distribución de tamaños no aumenta notoriamente con la densidad y por lo tanto podemos afirmar que no se apegan al modelo de dominancia-supresión, sino que las plantas en general, como efecto de la interferencia, reducen su talla.

28

Por otro lado, para *B. campestris* (Fig.8) se presentan valores altos para G' , lo que significa que las plantas son muy heterogéneas y, además, tal heterogeneidad aumenta con la densidad. En este caso, desde la densidad más baja podemos notar los efectos de la interferencia en términos de la presencia de plantas dominantes, que como ya se había mencionado se deben a la variabilidad en el intervalo entre siembra y germinación que se presenta en esta especie, lo que conlleva a la supresión de las plantas que emergen tardíamente (las que ocupan las clases de tamaño menores). La interferencia llega al extremo de separar a los dos grupos, de tal manera que se presentan distribuciones bimodales.



29

Figura 7. Distribución de frecuencias del peso por planta de *A. sativa* a las diferentes densidades en cultivos puros. G' , valor del coeficiente de Gini.

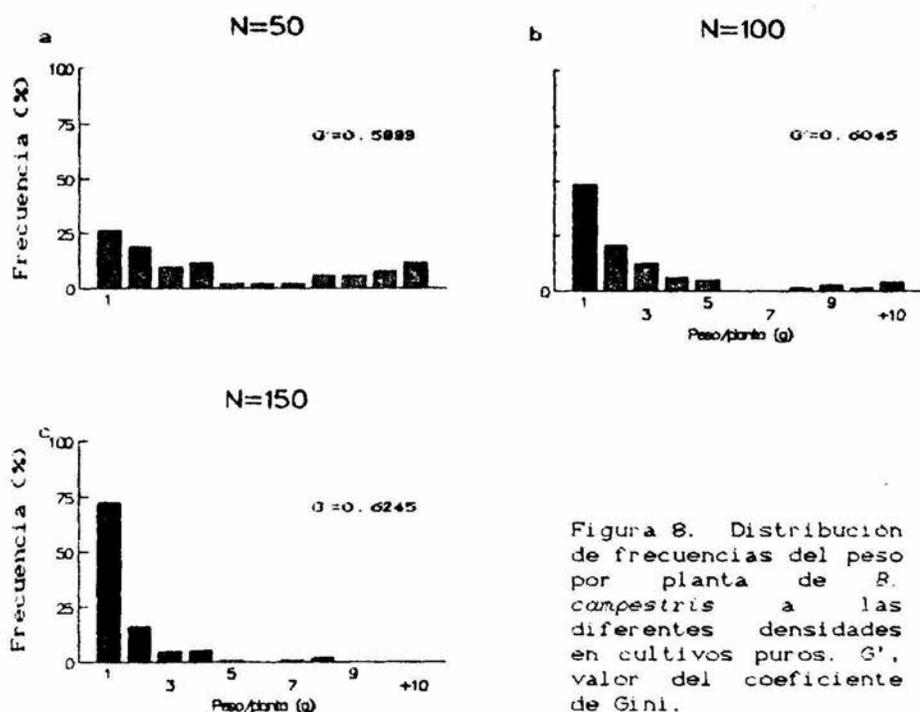


Figura 8. Distribución de frecuencias del peso por planta de *B. campestris* a las diferentes densidades en cultivos puros. G' , valor del coeficiente de Gini.

En los cultivos puros realizados en el presente estudio se notan diferencias claras en cuanto a la respuesta de las dos especies conforme se aumenta la densidad. Por una parte, la interferencia no llegó al grado de aumentar la mortalidad en ninguna de las dos especies, pero sí tiene efecto sobre el rendimiento por unidad de área. Por otro lado al analizar el peso por planta, en ambos casos decrece por efecto de la interferencia aunque tal efecto es más notorio en el caso de *B. campestris*. Así también las plantas de ambas especies mostraron una respuesta plástica, causada por la interferencia, reduciendo su talla y el número y peso de sus partes, de igual forma para *B. campestris* y de manera más evidente sobre la porción reproductiva de *A. sativa*. Además, el análisis de la variación entre plantas también muestra diferencias, por un lado, para *A. sativa* las variaciones en

talla entre planta y planta son mínimas y no se exageran conforme se aumenta la densidad, mientras que para *B. campestris* las variaciones en tamaño son grandes desde la densidad más baja y la tendencia a la desigualdad de tamaños aumenta con la densidad.

RESPUESTA A LA DENSIDAD EN LOS CULTIVOS MIXTOS.

Experimentos Aditivos.

Estos experimentos fueron utilizados para evaluar el efecto que diferentes grados de infestación por parte de la maleza (*B. campestris*) producen sobre el desarrollo de la planta de cultivo (*A. sativa*). Tales efectos pueden ir en diferentes sentidos, desde provocar un aumento en la mortalidad de *A. sativa* relacionada con el incremento del grado de infestación, o bien afectar de alguna forma el crecimiento de las plantas y por lo tanto el rendimiento por parcela. También es factible que la presencia de la maleza no altere el crecimiento ni la probabilidad de muerte, por lo que entonces el crecimiento y rendimiento de *A. sativa* serían semejantes a los que se obtendrían en cultivos no infestados.

31

Mortalidad.

En las tres series de experimentos aditivos realizadas en el presente estudio, la mortalidad registrada para *A. sativa* fué muy baja (0-7%), siendo similar a la presentada en los cultivos puros de densidad comparable. En la figura 9 se muestra la relación entre número de plantas sobrevivientes y el número de plántulas al inicio. Es notorio que la mortalidad de *A. sativa* es casi idéntica en todos los casos y no se incrementa ni con el aumento en densidad total (comparando con los monocultivos de densidades equivalentes)

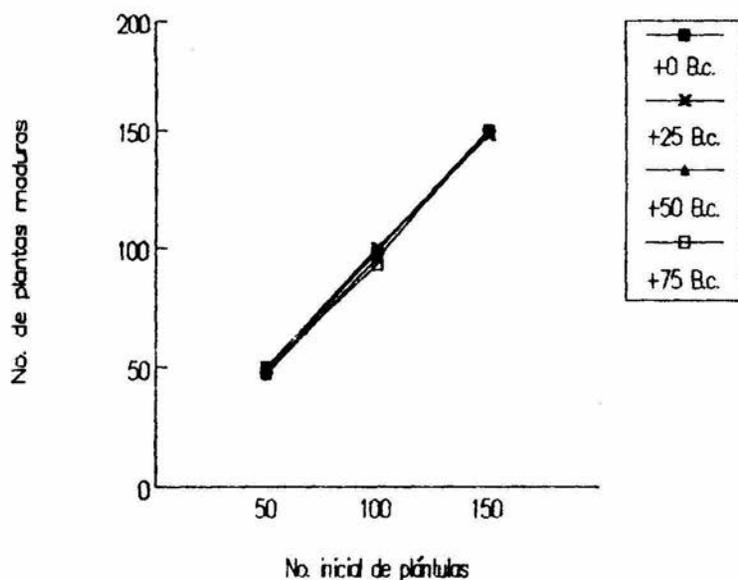


Figura 9. Supervivencia de *A. sativa* en cultivos con diferentes grados de infestación por *B. campestris*. Se comparan con los monocultivos de densidad equivalente.

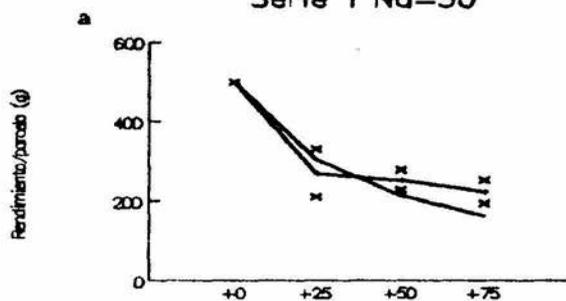
ni por el grado de infestación. Con lo anterior, podemos afirmar que para las densidades totales y los grados de infestación utilizados en estos experimentos la presencia de *B. campestris* no ejerce ningún efecto sobre la mortalidad de *A. sativa*, y si la infestación produjo alguna alteración, esta debe manifestarse, más bien, sobre el crecimiento y rendimiento de *A. sativa*.

Efecto del grado de infestación sobre el rendimiento por parcela.

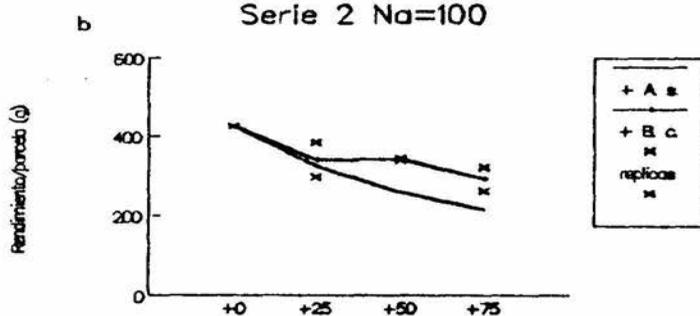
En la figura 10 se muestra el rendimiento de *A. sativa* por parcela en las tres series de cultivos "infestados" por

Rendimiento Total por Parcela

Serie 1 Na=50



Serie 2 Na=100



Serie 3 Na=150

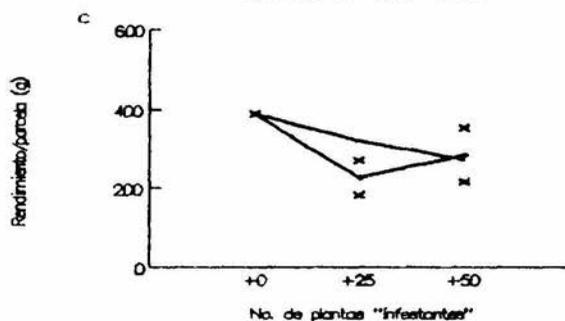


Figura 10. Rendimiento (gramos) de *A. sativa* en cultivos con diferentes grados de infestación por *B. campestris*. Se comparan con los rendimientos de monocultivos equivalentes.

25,50 y 75 plantas de *B. campestris*. Es evidente que el rendimiento por unidad de área decrece claramente conforme se aumenta el grado de infestación por *B. campestris*. Sin embargo, este efecto, más que a la infestación, podría deberse al aumento en la densidad total. Para tratar de discernir cuál de estos dos factores es el responsable del decremento en el rendimiento, se compara con el rendimiento que producirían con el mismo número de plantas de *A. sativa* en un monocultivo de la misma densidad total. Como se puede apreciar, el rendimiento de *A. sativa* se abate por efecto del aumento en la densidad total y de hecho, el rendimiento es más alto en presencia de *B. campestris*, que en los monocultivos a la misma densidad total.

La presencia de *B. campestris* no afecta la mortalidad de *A. sativa* ni tampoco su rendimiento por unidad de área. Incluso el rendimiento proporcional de *A. sativa* es ligeramente mayor cuando se encuentra en un cultivo mixto, que en un monocultivo de la misma densidad total, por lo que, aparentemente, la competencia intraespecífica altera de una manera más fuerte a *A. sativa*, que la interacción interespecífica.

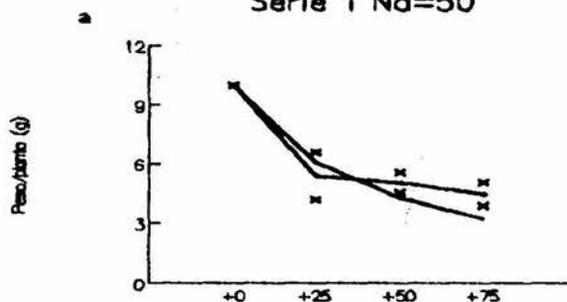
34

Efecto de la infestación sobre el crecimiento de las plantas individuales.

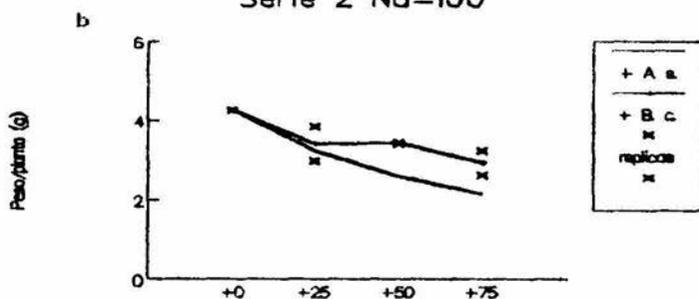
La reducción del rendimiento total por parcela es consecuencia de la reducción en el tamaño de las plantas, por lo que es de esperarse que el peso por planta alcanzado en las tres series de experimentos aditivos tenga un decremento conforme se aumenta el grado de infestación. En la figura 11 se observa claramente que el peso por planta disminuye conforme se aumenta el grado de infestación, pero al compararlo con los monocultivos de densidad total equivalente

Peso por planta Avena sativa

Serie 1 Na=50



Serie 2 Na=100



Serie 3 Na=150

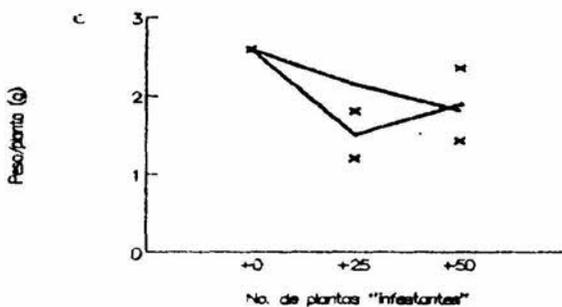


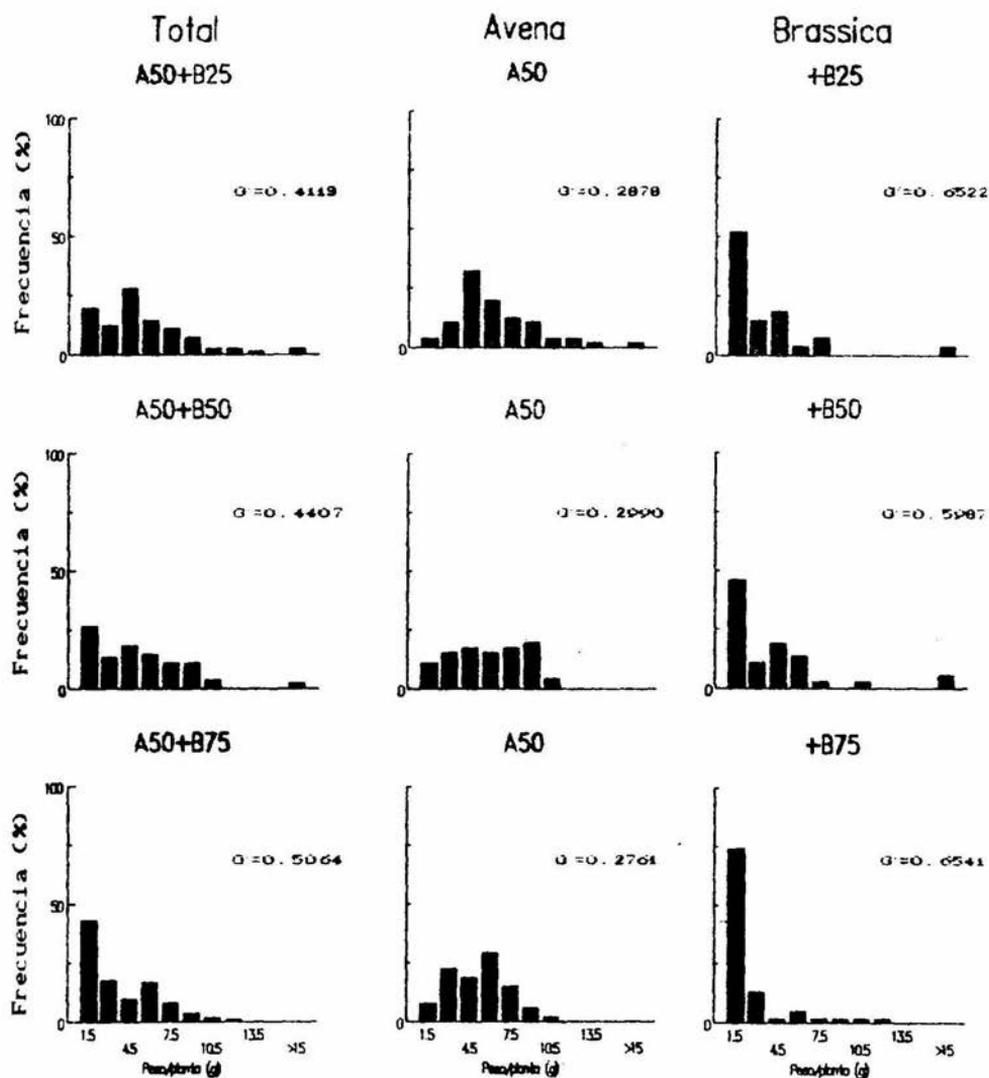
Figura 11. Peso promedio por planta (gramos) de *A. sativa* en cultivos con diferentes grados de infestación por *B. campestris*. Se comparan con los pesos de monocultivos equivalentes.

se nota que esta tendencia es más marcada y, por tanto, el aumento en densidad total altera de una manera más severa el crecimiento de las plantas, que el grado de infestación por *B. campestris*.

El peso promedio al igual que el rendimiento por parcela tienden a obscurecer los posibles efectos sobre el crecimiento de cada una de las plantas ya que no se toma en cuenta a la variabilidad entre plantas. El grado de infestación de un cultivo puede provocar que se establezca una jerarquía de tamaños diferente de la que se presenta en un cultivo puro de la misma densidad.

En la Figura 12 se observan las distribuciones de frecuencia del peso por planta en los cultivos mixtos que conforman la primera serie de experimentos aditivos. Las figuras de la izquierda representan la distribución de todas las plantas que constituyen a la mezcla, las figuras del centro corresponden a las plantas de *A. sativa* y las de la derecha a los individuos de *B. campestris*. Es evidente que la jerarquía de tamaños de la población total aumenta con el grado de infestación (con valores para G' de 0.41 a 0.51), pero no sucede lo mismo para el caso de *A. sativa*, ya que si lo comparamos con lo que se presenta en los cultivos puros de la misma densidad total (Fig. 7) vemos que incluso la desigualdad de tamaños es menor en los cultivos "infestados". Por el contrario, en el caso de *B. campestris* es evidente que la desigualdad de tamaño aumenta, no por efecto del aumento en la densidad total, ya que aunque no existen todas las densidades comparables a nivel de monocultivos, los valores de G' demuestran que la jerarquía de tamaños es mayor que en los cultivos puros de densidad inferior.

En las figuras 13 y 14 se observan las distribuciones de frecuencia de las series 2 y 3. Es evidente que en ambos



37

Figura 12. Distribución de frecuencias del peso por planta. Experimentos aditivos, serie 1. El total de las plantas de los cultivos se representan en las gráficas de la izquierda; en la parte central se grafican las distribuciones correspondientes a *A. sativa* y en las gráficas de la derecha se presentan las distribuciones de las plantas infestantes de *B. campestris*.

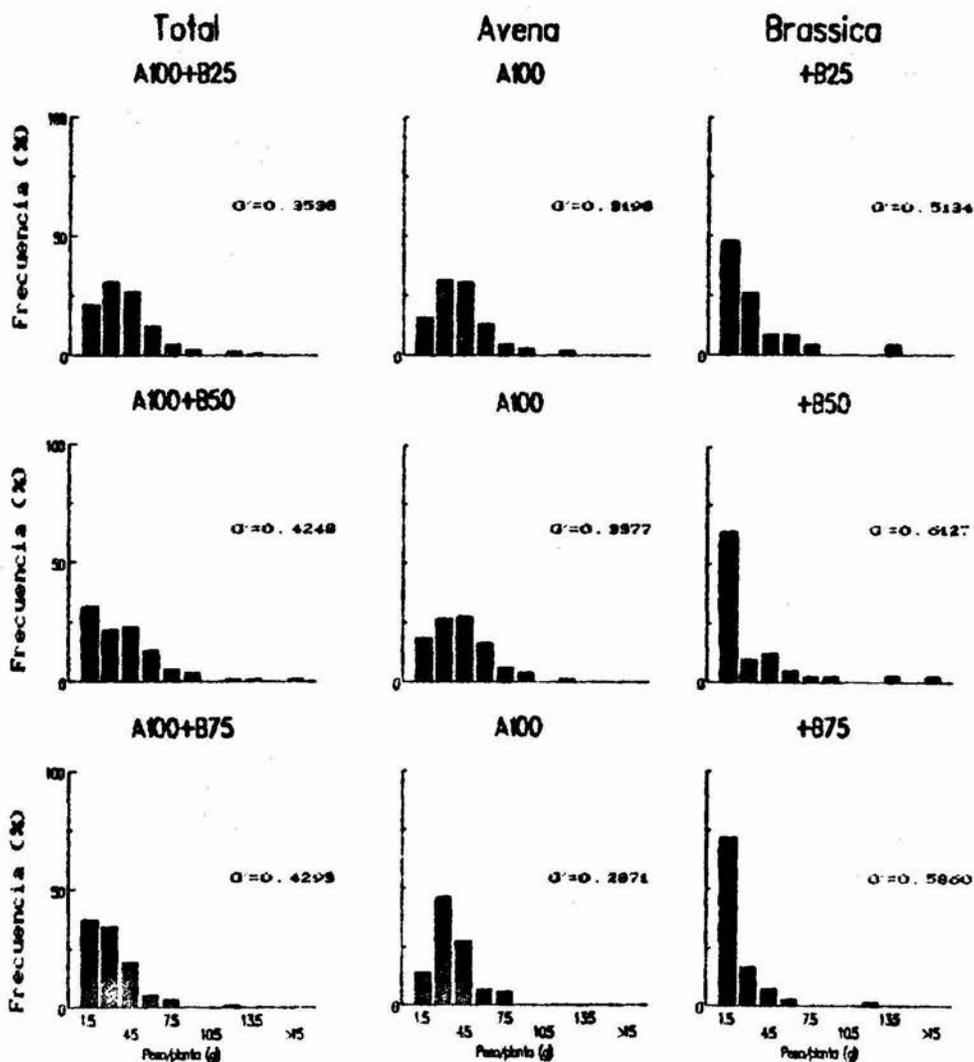
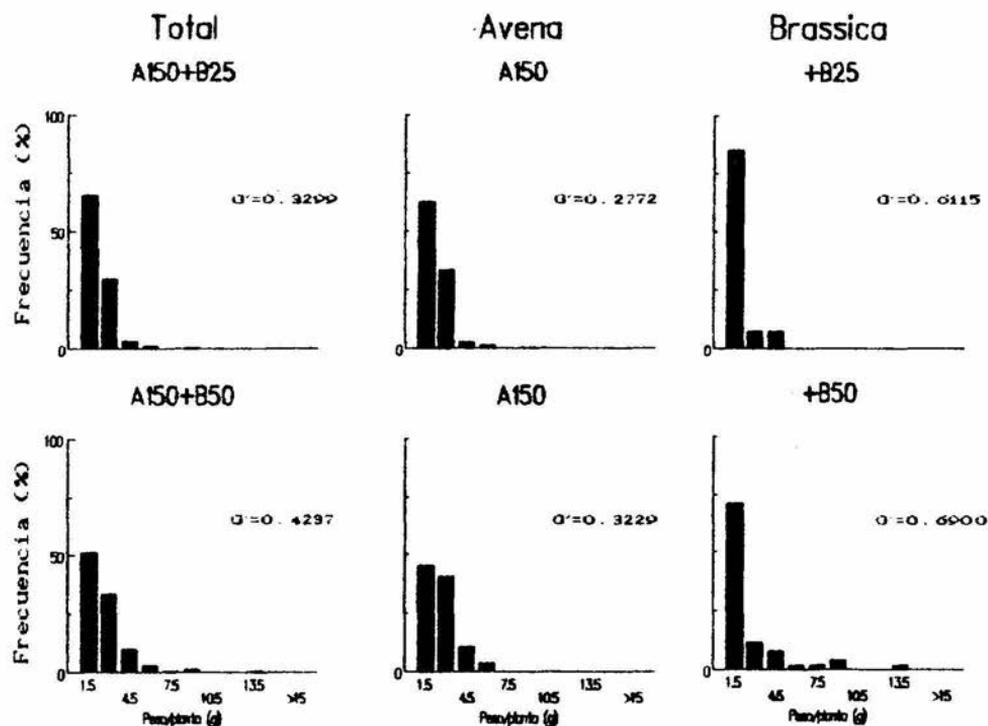


Figura 13 Distribución de frecuencias del peso por planta. Experimentos aditivos, serie 2. El total de las plantas de los cultivos se representan en las gráficas de la izquierda; en la parte central se grafican las distribuciones correspondientes a *A. sativa* y en las gráficas de la derecha se presentan las distribuciones de las plantas infestantes de *B. campestris*.



39

Figura 14. Distribución de frecuencias del peso por planta. Experimentos aditivos, serie 3. El total de las plantas de los cultivos se representan en las graficas de la izquierda; en la parte central se grafican las distribuciones correspondientes a *A. sativa* y en las graficas de la derecha se presentan las distribuciones de las plantas infestantes de *B. campestris*.

casos la jerarquía de tamaños para la mezcla tiende a aumentar por el incremento en la densidad total, pero que este aumento en desigualdad está más bien dado por la contribución de las plantas de *B. campestris*, que presentan valores de G' considerablemente altos (hasta 0.69). Además, aunque las plantas de *A. sativa* tienden a hacerse más pequeñas, aparentemente por el efecto del aumento en densidad total, si lo comparamos con los monocultivos de densidad

equivalente, el tamaño decrece más lentamente en los casos en que está presente *B. campestris*.

Los resultados obtenidos con las series de experimentos aditivos demuestran que el grado de infestación por *B. campestris* no afecta de ninguna forma el desarrollo de *A. sativa*, sino que, por el contrario lo favorece, tanto en lo que se refiere a rendimiento por parcela como al tamaño de las plantas. Mientras, por otro lado, al comparar los datos de los cultivos mixtos, con los de los monocultivos de *B. campestris*, se nota que la interacción no es del todo benéfica, ya que las plantas tienden a reducir su tamaño más rápidamente que en el monocultivo a la misma densidad de *B. campestris* (Cuadro I), pero sucede lo contrario al compararlo con el peso por planta que se obtendría (con base en el

CUADRO I

D _A	D _B	D _T	wB	wB ¹
50	25	75	2.740	2.78
50	50	100	3.318	1.81
50	75	125	1.613	1.29
100	25	125	2.565	1.29
100	50	150	2.496	0.98
100	75	175	1.268	0.78
150	25	175	0.789	0.78
150	50	200	1.643	0.64

D_A - Número de plantas de Avena.

D_B - Número de plantas de Brassica.

D_T - Densidad del cultivo mixto.

wB- Peso por planta de Brassica en cultivos mixtos.

wB¹ - Peso por planta de Brassica en cultivos puros.

modelo de la sección anterior) en los monocultivos de la misma densidad, por lo que también en el caso de esta especie, aparentemente el efecto del aumento en la densidad total es más fuerte que la presencia de *A. sativa*. Por lo anterior, podemos decir que la interacción interespecífica sólo afecta a *B. campestris* en

el sentido de provocar una mayor heterogeneidad entre los individuos, pero que aún así, parece ser que, para ambas especies la interferencia causada por el

aumento de plantas de la misma especie tiene efectos más drásticos sobre el desarrollo de las mismas.

Experimentos sustitutivos.

El objetivo de estos experimentos fué el de examinar los efectos que la presencia de cada una de las especies, *A. sativa* y *B. campestris*, que componen la mezcla, producen sobre la otra. Sin embargo, los efectos que se observen en una serie de reemplazamiento pueden ser muy diferentes dependiendo de la densidad total de plantas que se considere y es por esta razón que para este estudio, se realizaron tres series de experimentos sustitutivos con diferentes densidades totales (80, 100 y 120 plantas por parcela). Por ejemplo, a densidades muy bajas la distancia entre plantas puede ser lo suficientemente grande como para que no haya interferencia significativa entre las especies y, por tanto, la presencia de una de ellas no tendrá ningún efecto observable sobre el crecimiento o la supervivencia de la otra. A densidades mayores, donde sí se desarrolle interferencia entre las especies, el crecimiento y el rendimiento por unidad de área de alguna de las especies puede verse afectado, positiva o negativamente, por la presencia de la otra. Dependiendo de las características de las especies este efecto puede ser simétrico (i.e. ambas especies se ven afectadas por la presencia de la otra) o asimétrico (i.e. el crecimiento de las plantas de la especie A sí se ve afectado por la presencia de la especie B pero el crecimiento de B no se ve afectado por la presencia de A, o viceversa). Finalmente, en otras circunstancias la interferencia entre las especies puede incluso afectar, positiva o negativamente, a la supervivencia de una (efecto asimétrico) o ambas de ellas (efecto simétrico).

Mortalidad.

Aunque en algunas de las parcelas utilizadas en estos experimentos se registró una mortalidad relativamente alta (hasta del 30% en *A. sativa* y del 33% en *B. campestris*), las variaciones en el porcentaje de supervivencia fueron más bien erráticas y no guardan relación clara ni con la densidad total de los cultivos ni con la abundancia proporcional de las especies. En la figura 15 se muestra la relación entre número inicial de plántulas y el número de plantas maduras de las dos especies, *A. sativa* y *B. campestris*, en las tres series de reemplazamiento estudiadas. Como puede apreciarse, para *A. sativa* en los tres casos la relación No. inicial-No. final de plantas es esencialmente lineal y de pendiente ≈ 1 , lo que indica un porcentaje de supervivencia constante para una densidad total fija, e independiente de la abundancia relativa de *B. campestris*. En contraste, la supervivencia de *B. campestris* si se aleja sensiblemente de la línea de pendiente igual a 1, lo que indica que en cada serie de reemplazamiento la supervivencia no es constante. Sin embargo, en el cultivo de baja densidad ($N_t = 50$), la pendiente es ligeramente mayor que 1, lo que indica que el porcentaje de supervivencia de esta especie disminuye conforme aumenta la abundancia relativa de *A. sativa*. Pero en los cultivos de mayor densidad total ($N_t = 100$ y 150), la línea de supervivencia tiene una pendiente ligeramente menor de 1, lo que indica un efecto contrario, es decir, que el porcentaje de supervivencia de *B. campestris* disminuye conforme aumenta su propia abundancia relativa.

42

Efecto de la coexistencia sobre el rendimiento por parcela.

Aunque en una serie de reemplazamiento cualquiera de los efectos que la coexistencia de las especies pueda producir sobre el rendimiento de cada una de ellas y sobre el

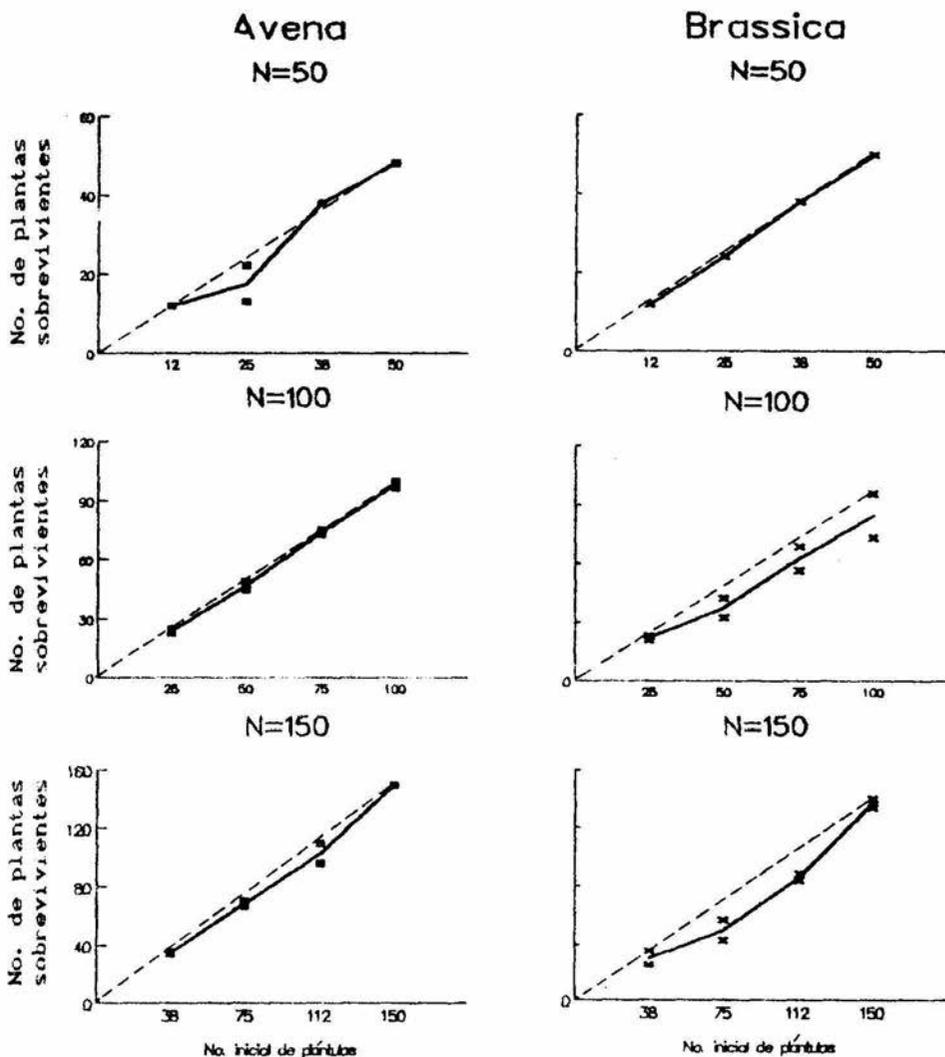


Figura 15. Supervivencia de las dos especies (*A. sativa* a la izquierda y *B. campestris* a la derecha) en cultivos mixtos a diferentes densidades y proporciones. Experimentos sustitutivos. La línea punteada representa la recta con $m=1$.

rendimiento total del cultivo pueden ser muy variados, en principio es posible reconocer cuatro patrones básicos que resultarían, teóricamente, de un diferente balance entre la competencia intraespecífica y la interespecífica (Harper, 1977) (ver Fig.16).

Modelo I. En este caso el crecimiento de cada una de las especies (A y B) en la mezcla -medido en términos de su rendimiento- es tal que cada especie contribuye al rendimiento total del cultivo en proporción directa al número de plantas de cada especie en la mezcla. En teoría, este resultado puede obtenerse de dos formas diferentes. Por una parte, si la densidad total es tan baja que las dos especies no interfieren entre sí, no se desarrolla competencia interespecífica y, en consecuencia, el rendimiento total de cada especie es directamente proporcional a su abundancia y el rendimiento total del cultivo es directamente proporcional a la suma ponderada del número de plantas de cada especie. Este mismo resultado puede también obtenerse bajo condiciones en que sí haya interferencia entre las dos especies, pero sólo en el caso particular en que los efectos interespecíficos son equivalentes a los efectos intraespecíficos correspondientes, es decir, el efecto de B sobre A es idéntico al de A sobre A y viceversa. Este modelo corresponde a los resultados que se esperarían en un caso en que haya nula o neutra interacción entre las especies y sirve, por tanto, como punto de referencia para comparar los efectos inter e intraespecíficos en otros casos.

Modelo II. En este caso, la curva de rendimiento de una de las especies (e.g. B) es cóncava y la de la otra especie (e.g. A) es cóncava, lo que indica que, en las mezclas, el rendimiento de A es mayor de lo que se esperaría de acuerdo a su abundancia en tanto que el de B es menor de lo esperado. Este resultado indicaría que el efecto de A sobre B es mayor, en sentido negativo, que el efecto intraespecífico B+B y que el efecto de B sobre A es menor que el de A+A. La especie A

es un competidor más eficiente que B y, en un cultivo mixto, A tendería a desplazar, a través del tiempo, a la especie B.

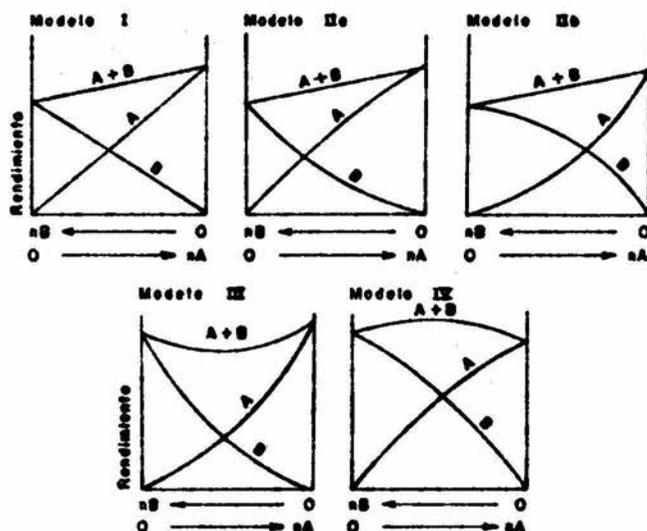


Figura 16. Modelos teóricos de rendimiento que pueden ser obtenidos a través de diferentes series de reemplazamiento. Ver texto. Tomada de Harper (1977).

Modelo III. Este caso representa a una situación de antagonismo mutuo. La forma cóncava de las curvas de rendimiento indica que, en cultivo mixto, el rendimiento de cada especie es menor, proporcionalmente, que el que se obtendría en cultivo puro de igual densidad. En teoría, esto ocurre cuando los efectos interespecíficos sobre el crecimiento, A-B y B-A, son más intensos, en sentido negativo, que los correspondientes efectos intraespecíficos, B-B y A-A.

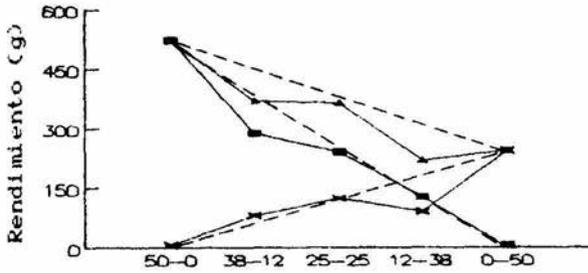
Modelo IV. Este modelo describe una situación en la que por alguna razón, el crecimiento de cada una de las especies se ve favorecido por la presencia de la otra. La forma

convexa de las curvas denota que, en los cultivos mixtos, el rendimiento de cada especie es proporcionalmente mayor al que se obtiene en cultivo puro y, en consecuencia el rendimiento total por parcela es mayor de lo que se esperaría a partir de los rendimientos en monocultivo. Para que se de este resultado es necesario que los efectos interespecificos sobre el crecimiento sean menores que los correspondientes efectos intraespecificos. los mecanismos biológicos que pueden dar lugar a esta superioridad del cultivo mixto pueden ser muy variados y Vandermeer (1989) distingue dos tipos principales entre ellos. Por un lado, en los casos de "producción competitiva" ambas especies utilizan -y compiten- por los mismos recursos esenciales pero, debido a diferencias en su forma de crecimiento, capacidades fisiológicas, etc. cada una de ellas puede utilizar, por lo menos parcialmente, recursos que no son disponibles para la otra. En esas circunstancias, la coexistencia de las dos especies permite hacer un uso mas completo y eficiente de los recursos disponibles en el hábitat, el cual compensa con creces los efectos de la competencia. Un mecanismo alternativo, el "producción por facilitación" implica que la presencia y el desarrollo de cada una de las especies modifica, en forma favorable el ambiente de la otra lo que permite una mayor productividad. La facilitación puede involucrar a factores muy variados y sutiles tales como el incremento de N_2 en el suelo resultante de la fijación simbiótica de N_2 atmosférico por una de las especies; el que una de las especies sirva como trampa o distracción para patógenos o predadores de la segunda especie disminuyendo así la predación o mortalidad de ésta, etc.

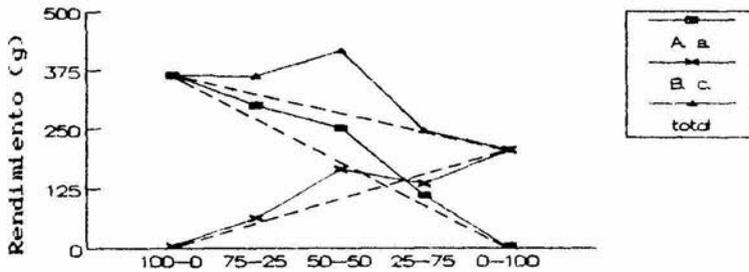
En la figura 17, se muestran los resultados de rendimiento total obtenidos en las tres series de reemplazamiento examinadas en este estudio. Como punto de referencia, en cada diagrama se han incluido (en líneas discontinuas) los rendimientos que se esperarían en el caso

Rendimiento total/parcela

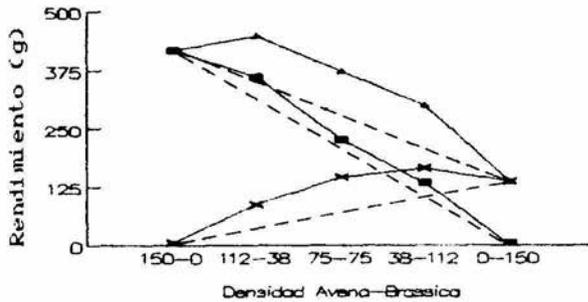
N=50



N=100



N=150



Densidad Avena-Brassica

Figura 17. Rendimiento por especie y total por parcela en las tres series de reemplazamiento (Experimentos sustitativos). La línea punteada corresponde al rendimiento esperado en caso de existir interacción neutra.

de interacción nula o neutra (Modelo I). Como puede apreciarse, los resultados que se obtienen varían notablemente dependiendo de la densidad total que se considere. En los cultivos de baja densidad ($N_t = 50$), el rendimiento total por parcela corresponde al de antagonismo neutro (Modelo III) ya que, en todos los casos, es menor que el rendimiento que se predeciría a partir de los cultivos puros. Sin embargo, si se examinan en detalle los rendimientos de ambas especies se observa que estos varían en relación con las abundancias relativas. En los cultivos donde predomina *A. sativa*, el rendimiento de esta es proporcionalmente menor al que se obtiene en cultivo puro en tanto que el rendimiento de *B. campestris* es idéntico al del cultivo puro. Es decir, cuando predomina *A. sativa* su crecimiento se ve afectado negativamente por la presencia de *B. campestris* pero no ocurre lo contrario. Sin embargo, en los cultivos donde predomina *B. campestris* se observa el comportamiento opuesto, el rendimiento de ésta es menor de lo esperado en tanto que el de *A. sativa* es semejante al que se obtiene en monocultivo. Esto indica que en cultivos de esta densidad total ($N_t = 50$), el balance entre la competencia inter- e intraespecífica es dependiente de la frecuencia relativa de las especies que conforman la mezcla. Por lo tanto, el rendimiento relativo de cada especie que se obtenga en un cultivo mixto de esta densidad total dependerá frecuentemente de las proporciones iniciales.

48

En contraste, en las series de reemplazamiento de densidad media y alta ($N_t = 100$ y 150 respectivamente), el comportamiento del rendimiento corresponde al del Modelo IV. lo que indica que el crecimiento de ambas especies se ve favorecido por la presencia de la otra. Esto tiene, potencialmente, consecuencias prácticas importantes ya que, si ambas especies son aprovechables y si se pretende utilizar cultivos con estas densidades, 100 ó 150 plantas por 0.5 m^2 ,

entonces será más eficiente en términos de producción de biomasa, un cultivo mixto que cualquiera de los monocultivos correspondientes.

A este respecto, lo que es importante es comparar en particular, el rendimiento de cada una de las especies en un cultivo mixto con su rendimiento en cultivo puro, lo que puede hacerse, mediante los coeficientes de Rendimiento Relativo (Harper, 1977) de cada una de las especies.

$$RY_i = \frac{\text{Rendimiento de } i \text{ en la mezcla}}{\text{Rendimiento de } i \text{ en el monocultivo}}$$

La suma de los rendimientos relativos de las especies que conforman la mezcla da como resultado el coeficiente de Rendimiento Total Relativo

$$RTR = RY_A + RY_B$$

el cual indica el tipo de interacción que ocurre entre las especies. Un RTR = 1 indica que no hay interacción entre las especies o bien que ambas especies utilizan de manera equivalente los recursos del ambiente así que la interacción interespecífica es idéntica a la intraespecífica y, por tanto, los rendimientos en la mezcla son directamente proporcionales a los rendimientos en cultivo puro. Valores de $RTR > 1$ indican un caso de producción competitiva producción por facilitación (Vandermeer, 1989) en el cual el rendimiento de ambas especies en cultivo mixto es proporcionalmente mayor al de los monocultivos. Finalmente, valores de $RTR < 1$ indican una interacción mutuamente antagónica.

En la figura 18 se muestran los valores del Rendimiento Total Relativo para los diferentes cultivos de las tres series de reemplazamiento. En esta gráfica se observa claramente que en los cultivos de baja densidad ($N_t = 50$) el rendimiento de las especies es proporcionalmente menor al de los monocultivos, pero en densidad media y alta los cultivos mixtos proporcionan una producción superior a la de los

Rendimiento Total Relativo Tres series de reemplazamiento

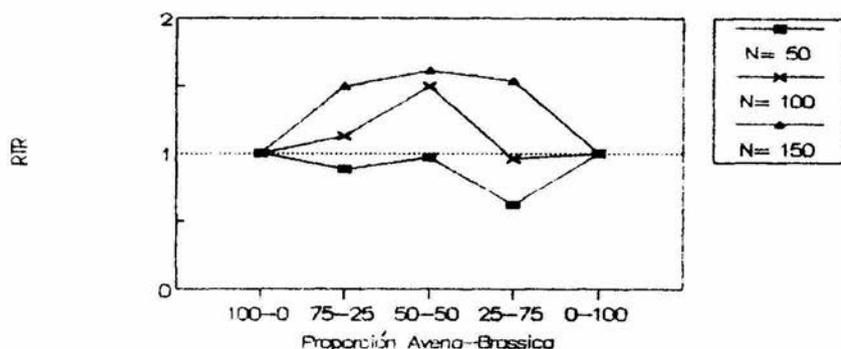


Figura 18. Valores del rendimiento total relativo en las diferentes proporciones de los cultivos mixtos para las tres series de reemplazamiento. La línea punteada marca el RTR= 1.

cultivos puros. En una situación bajo condiciones reales de campo, estos resultados indicarian que, si la densidad más adecuada de plantas fuese $50/0.5 \text{ m}^2$, entonces la mejor opción sería utilizar cultivos puros de cualquiera de las dos especies. Pero, si la densidad adecuada para el cultivo fuese de 100 ó 150, entonces la opción más eficiente sería utilizar un cultivo mixto, en proporciones de alrededor de 50% *A. sativa*: 50% *B. campestris*, ya que, en este caso, la producción de biomasa por m^2 sería casi equivalente a la que se obtendría en $0.75+0.75=1.5 \text{ m}^2$ de monocultivos de igual densidad.

50

Efecto de la coexistencia sobre el crecimiento de las plantas.

Los resultados de la sección anterior indican que la coexistencia de *A. sativa* y *B. campestris* produce efectos significativos sobre sus rendimientos por unidad de área. Evidentemente, esto es consecuencia de los efectos que la coexistencia produce sobre el desarrollo de las plantas

individuales, las cuales pueden o no ser similares en ambas especies. En la figura 19 se muestran los valores del peso promedio epigeo por planta en los diferentes cultivos de las tres series de reemplazamiento. Aunque hay una gran variabilidad entre réplicas, se pueden apreciar dos tendencias generales. Por una parte, el peso por planta disminuye notablemente conforme aumenta la densidad total de los cultivos. Por otra parte, sin embargo, para cultivos de la misma densidad total, el peso por planta de ambas especies tiende a aumentar conforme disminuye su abundancia relativa en la mezcla. Es decir, entre más escasa es una especie cada planta crece comparativamente mejor alcanzando, incluso, tallas superiores a las que se alcanzan en monocultivos de la misma densidad. Esto indica que los efectos competitivos inter e intraespecíficos son dependientes de la frecuencia; el efecto intraespecífico en cada especie es más acentuado conforme aumenta su abundancia relativa.

Una forma simple de evaluar, en términos comparativos, el efecto que una especie produce sobre el desarrollo de las plantas de la otra especie es por medio del Coeficiente de Hacinaamiento Relativo (CHR) propuesto por de Wit (1960, *vide* Harper, 1977):

$$CHR_{AB} = \frac{\bar{W}_A / \bar{W}_B}{\bar{W}_A^0 / \bar{W}_B^0} \quad \text{donde } \bar{W}_A \text{ y } \bar{W}_B \text{ corresponden al}$$

peso por planta de cada especie en el cultivo mixto y, \bar{W}_A^0 y \bar{W}_B^0 se refiere al peso por planta de cada especie en el monocultivo.

Así expresado el CHR mide, en términos relativos, el efecto que la especie B produce sobre el desarrollo de los individuos de la especie A. En esencia el CHR compara la razón de los pesos promedio de A y B en el cultivo mixto con la razón de los pesos promedio en cultivo puro. Así, un $CHR_{AB} = 1$ denota que la presencia de una especie no afecta

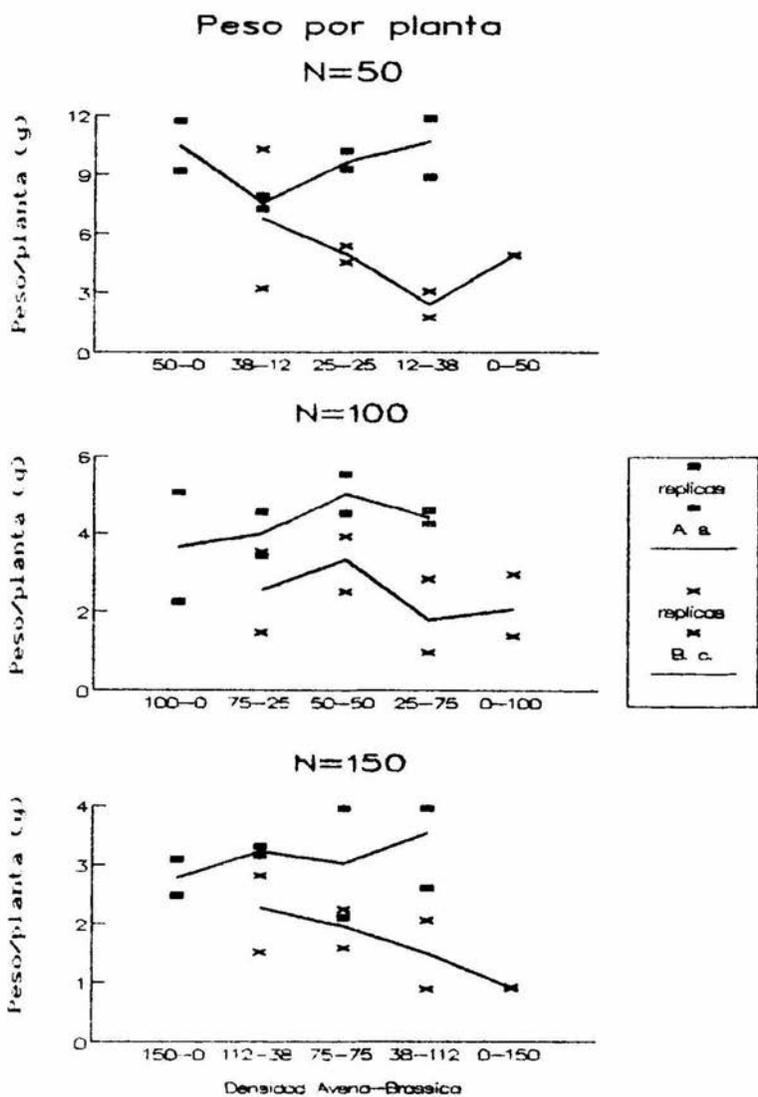


Figura 19. Peso promedio de las plantas de las dos especies (*A. sativa* y *B. campestris*) a las diferentes densidades y proporciones en cultivos mixtos (Experimentos sustitutivos).

sensiblemente a la talla de la otra ya que, en la mezcla, sus pesos promedio son proporcionalmente idénticos a sus pesos en monocultivos de la misma densidad. Un $CHR_{AB} > 1$ indica que, en la mezcla, las plantas de A alcanzan una talla mayor que las de B, en comparación con sus tallas en cultivo puro. Finalmente, valores de $CHR_{AB} < 1$ indican que B reduce la talla de los individuos de la especie A.

En el cuadro II se registran los valores de CHR_{AB} para las tres series de reemplazamiento. Como es evidente los

Serie	Nr	d A	d B	CHR_{AB}
1	50	38	12	0.5271
		25	25	0.9136
		12	38	2.0639
2	100	75	25	0.8865
		50	50	0.8584
		25	75	1.3867
3	150	112	38	0.4672
		75	75	0.5075
		38	112	0.7800

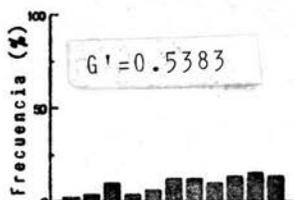
resultados dependen fuertemente de la densidad total del cultivo ya que, conforme éste aumenta, *B. campestris* ejerce un efecto más severo sobre el desarrollo de las plantas de *A. sativa*. Por otra parte, dentro de cada una de las tres series de reemplazamiento se observa que el

efecto de *B. campestris* sobre *A. sativa* está inversamente relacionado con su frecuencia. Cuando predomina *A. sativa* (3A:1B), su talla promedio se ve fuertemente reducida ($CHR < 1$) y viceversa, en los cultivos donde predomina *B. campestris* (1A:3B) es la talla de ésta la que se ve reducida ($CHR > 1$), con excepción de la serie de alta densidad. Esta relación inversa entre el CHR_{AB} y la frecuencia sugiere que las variaciones en talla promedio más bien están dadas por el efecto intraespecífico y no tanto por el efecto de una especie sobre el desarrollo de la otra, ya que en un cultivo 3A:1B, cada planta de *A. sativa* está rodeada por 4 ó 5 plantas de su misma especie y sólo por 1 ó 2 de *B. campestris*

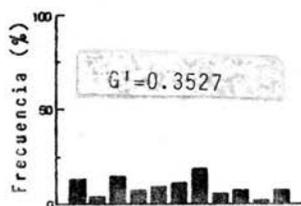
y es esto lo que ocasiona su disminución en tamaño promedio.

Por otro lado, la coexistencia ejerce también un efecto diferencial sobre la estructura por tamaños de las poblaciones de las dos especies. Las distribuciones de frecuencia del peso por planta del cultivo completo de cada una de las dos especies en las tres series de reemplazamiento se muestran en las figuras 20, 21 y 22. En las tres series, independientemente de la densidad total, se aprecia un patrón de cambio semejante en la estructura de la población total, en la cual se desarrolla una jerarquía de tamaños cada vez más pronunciada conforme aumenta la abundancia relativa de *B. campestris*. Cuando se examinan las estructuras de cada uno de los dos componentes de la mezcla se encuentra un efecto diferencial en las dos especies. En todos los casos, la distribución de tamaños en *A. sativa* se mantiene más o menos constante y es muy semejante a su distribución en monocultivo de igual densidad total. En cambio, la distribución de *B. campestris* se hace cada vez más desigual conforme aumenta su abundancia relativa siendo incluso más desigual que en los cultivos puros de la misma densidad. Como resultado de esto, en los cultivos mixtos donde predomina *B. campestris* la gran mayoría de las plantas más pequeñas son de esta especie en tanto que las plantas de mayor talla son, en su mayoría de *A. sativa*. Este resultado es, entonces, consecuencia de la interacción del efecto de la competencia interespecífica de *A. sativa* sobre *B. campestris* y del fuerte efecto intraespecífico que se da entre las plantas de *B. campestris* el que es más acentuado que el efecto intraespecífico en *A. sativa*. Esto concuerda con los resultados obtenidos en los cultivos puros y, como se mencionó anteriormente, puede deberse a la diferente forma de crecimiento de estas especies y a la sincronía de la germinación y el crecimiento de las plantas de *A. sativa* en comparación con la variabilidad que se presenta en *B. campestris*.

Avena
N=50



Total
A38B12



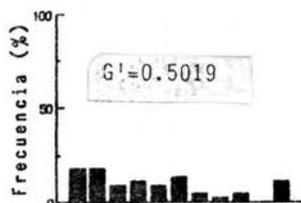
A38



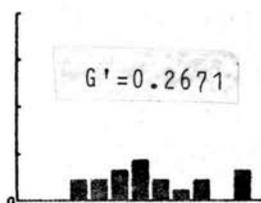
Brassica
B12



A25B25



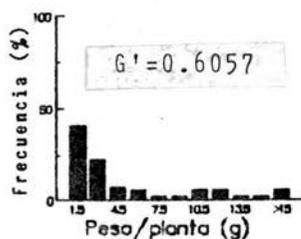
A25



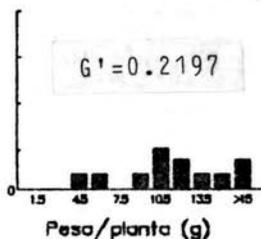
B25



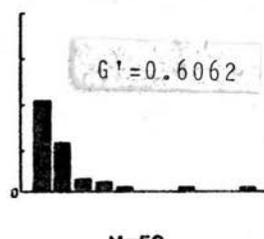
A12B38



A12



B38



N=50

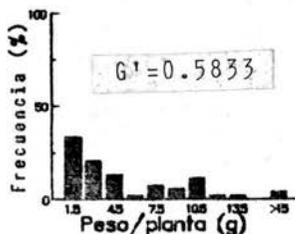
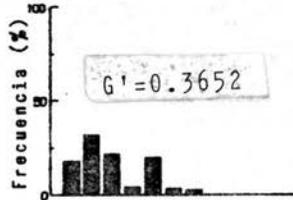


Figura 20. Distribución de frecuencias del peso por planta. Experimentos sustitutivos serie 1. Se representan las distribuciones de ambas especies en la mezcla, en total y por separado. Además se comparan con las de los monocultivos de la misma densidad.

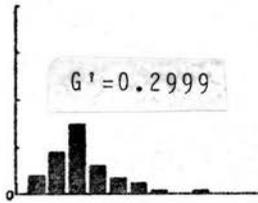
Avena
N=100



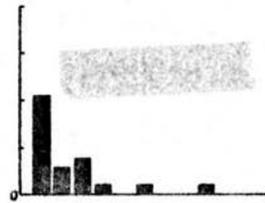
Total
A75B25



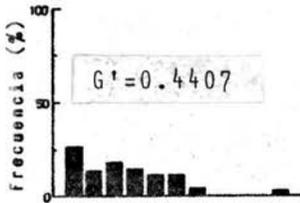
A75



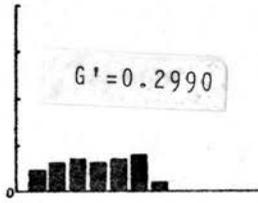
Brassica
B25



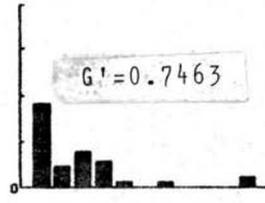
A50B50



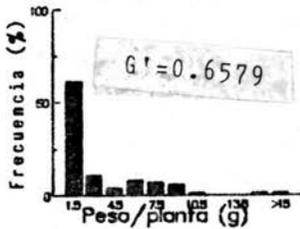
A50



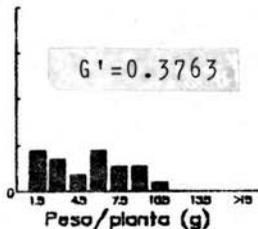
B50



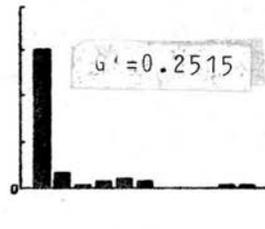
A25B75



A25



B75



N=100

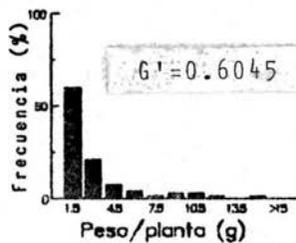
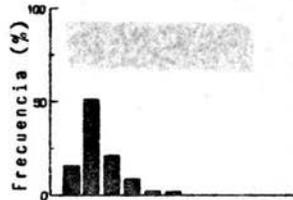
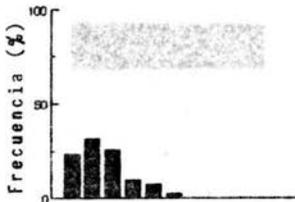


Figura 21. Distribución de frecuencias del peso por planta. Experimentos sustitutivos serie 2. Se representan las distribuciones de ambas especies en la mezcla, en total y por separado. Además se comparan con las de los monocultivos de la misma densidad.

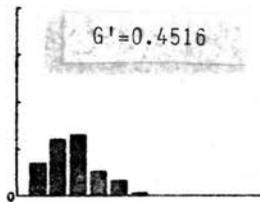
Avena
N=150



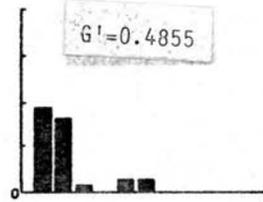
Total
A112B38



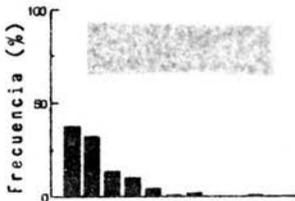
A112



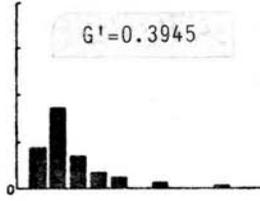
Brassica
B38



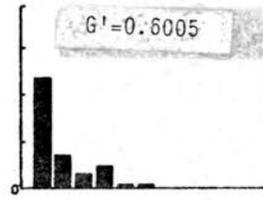
A75B75



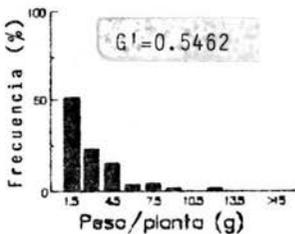
A75



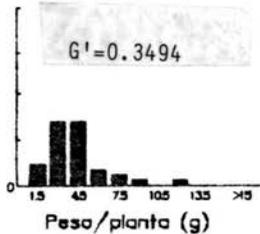
B75



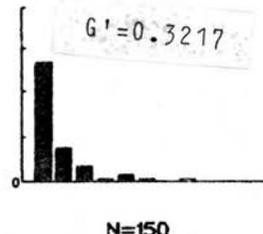
A38B112



A38



B112



N=150

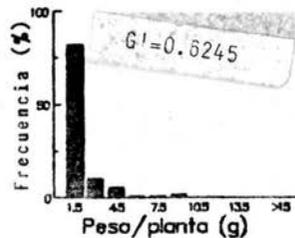


Figura 22. Distribución de frecuencias del peso por planta. Experimentos sustitutivos serie 3. Se representan las distribuciones de ambas especies en la mezcla, en total y por separado. Además se comparan con las de los monocultivos de la misma densidad.

CONCLUSIONES

1. Todos los experimentos efectuados indican que ni la densidad en monocultivo, ni la infestación por *Brassica* ni las diferentes proporciones de las dos especies en cultivo mixto afectan a la supervivencia de las plantas de *Avena* o *Brassica*, para el intervalo de densidades consideradas.

2. Los resultados obtenidos en los monocultivos indican que tanto el peso promedio por planta como el rendimiento por unidad de área, de ambas especies, disminuyen conforme aumenta la densidad. Sin embargo, este efecto es notablemente más marcado en *Brassica* que en *Avena*, lo cual puede deberse a la diferente morfología de éstas especies, así como al diferente grado de sincronización en la germinación y desarrollo. Y refleja la diferente intensidad de competencia intraespecífica que se da en estas especies.

En los monocultivos de *Brassica* la reducción en talla como respuesta plástica al aumento en densidad involucra por igual a las diferentes partes de las plantas (vegetativas y reproductivas), en tanto que en *Avena* el aumento en densidad posiblemente produce un efecto más importante sobre la producción de semillas lo que indica que, en esta especie, se presenta una disminución en el potencial reproductivo como respuesta al aumento en densidad.

Por otra parte, la densidad en monocultivo produce un efecto diferencial sobre la estructura por tamaños de las dos especies. En *Avena* el aumento en densidad produce sólo un ligero aumento en la desigualdad de tamaños de los individuos, en tanto que en *Brassica* se desarrolla una cada vez más acentuada jerarquía de tamaños que llega a formar poblaciones bimodales, con un pequeño número de plantas relativamente muy grandes claramente delimitado de un número conjunto de plantas suprimidas.

3. Los resultados de los experimentos aditivos indican que, dentro de los intervalos de densidades considerados, el diferente grado de infestación por *Brassica* no afecta negativamente ni a la supervivencia ni al crecimiento de las plantas de *Avena*. De hecho, el peso por planta y el rendimiento por unidad de área de *Avena* tiende a ser ligeramente mayor en cultivos infestados en comparación con los cultivos puros de densidad comparable. Puede concluirse que, bajo las condiciones aquí empleadas, la infestación por *Brassica* no afecta y, posiblemente, beneficia el desarrollo del cultivo de *Avena*.

4. La densidad total del cultivo determina, de manera muy importante, los resultados que se obtienen en las series de reemplazamiento. Por esta razón, para poder estudiar adecuadamente las interacciones competitivas entre especies es necesario emplear diseños experimentales en que se varíe tanto la densidad total como la proporción de las especies. Los resultados obtenidos en estudios de competencia donde sólo se use una serie de reemplazamiento deben tomarse con reservas ya que los resultados de la interacción pueden ser muy diferentes dependiendo de la densidad total.

59

En los experimentos sustitutivos de baja densidad, el rendimiento total del cultivo es menor que el de los cultivos puros. Sin embargo, el comportamiento de cada una de las especies en la mezcla varía notoriamente dependiendo de su frecuencia.

En contraste, en los cultivos de densidad media y alta, tanto el rendimiento de cada especie como el rendimiento total por parcela en cultivo mixto es proporcionalmente mayor que el de cualquiera de los cultivos puros.

En todos los casos, sin embargo, se encontró que la coexistencia de estas dos especies produce un efecto más

marcado sobre el desarrollo de las plantas de *Brassica* que sobre *Avena*. Esto parece ser resultado del balance entre los efectos de la competencia interespecífica como de la más intensa competencia intraespecífica que se dá entre los individuos de *Brassica*.

Lo anterior tiene consecuencias prácticas potencialmente importantes. Si estos resultados fueran válidos para situaciones reales de campo, entonces la mejor opción para el cultivo (mono vs. mixto) dependería de la densidad adecuada de plantas. En baja densidad la mejor alternativa, en términos de producción de biomasa, serían los monocultivos, pero en densidad media o alta, la alternativa más eficiente sería un cultivo mixto en proporción 1:1.

El hecho de que en la mayoría de los países tropicales se haga un uso extensivo de cultivos mixtos y que incluso en las regiones templadas recientemente se muestre interés por su uso (Vandermeer, 1989) y que además la variación en combinaciones y extensión de tales cultivos se extienda día con día, se debe en parte a las ventajas que este tipo de cultivos representa. Los intercultivos se han venido realizando desde hace mucho tiempo y desde entonces los agricultores permiten e incluso propician su desarrollo, ya que de manera empírica entonces, y actualmente producto de la investigación, se han encontrado grandes ventajas, entre las que podemos citar: un incremento en la productividad (a nivel de rendimiento); una mejor utilización de los recursos disponibles (tierra, tiempo, labores de cultivo y nutrimentos); una reducción en el daño causado por enfermedades y plagas; además de ventajas desde el punto de vista económico (Vandermeer, 1989). En el caso de las dos especies que nos ocupan los cultivos mixtos parecen ser también benéficos desde todos los puntos de vista analizados, e incluso podemos afirmar que todas las ventajas antes expuestas son aplicables a este intercultivo. Por un lado, es

innegable que en ambos casos la coexistencia de estas especies incrementó su rendimiento y que además, bajo las condiciones experimentales aquí analizadas, el rendimiento obtenido en el cultivo de 150 plantas por parcela, equivalente a 300 plantas por metro cuadrado, fue el más productivo de los cultivos mixtos y que incluso su productividad sobrepasó a lo esperado en los monocultivos de referencia. Lo anterior conlleva al hecho de que la coexistencia de *Avena* y *Brassica* efectivamente promueve un mejor uso de los recursos y que además la interferencia causada por el aumento en densidad en los cultivos puros se reduce por la presencia de la otra especie. Desde otro punto de vista, los resultados analizados aquí podrían representar ventajas económicas toda vez que, como ya se había mencionado, los agricultores de algunos lugares y de manera empírica dejan que entre los cultivos de *Avena* crezcan plantas de *Brassica* sin realizar labores de deshierbe, para utilizar como cultivo alternativo a *Brassica*, de la cual pueden obtener ciertas ganancias si las condiciones no permiten obtener una buena cosecha del cultivo principal (*Avena*). A pesar de que desde los resultados obtenidos en este estudio se podría recomendar que no sólo se deje de manera arbitraria crecer a *Brassica* dentro de los cultivos de *Avena*, sino que incluso se promoverá el uso formal de este intercultivo, el hecho de la falta de este tipo de estudios a nivel de campo impide de manera fehaciente afirmar lo anterior. Sin embargo, los resultados aquí obtenidos sugieren la posibilidad de que los cultivos mixtos pueden ser una alternativa más eficiente que el monocultivo de *Avena*. Un estudio semejante, pero bajo condiciones reales de campo permitiría sostener o rechazar esta hipótesis y, en caso afirmativo, podría proporcionar información sólida sobre las densidades y proporciones de siembra más adecuadas.

REFERENCIAS

- Aguirre G., R.; I. Alcántara J.; E. Pardo T., 1979. "La Colza". INIREB. Informa No. 34, México.
- Anónimo. 1963. Trigo, Cebada, Avena. Manuales para Educación Agropecuaria. SEP/Trillas. México.
- Antonovics, J. & N.L. Fowler, 1985. Analysis of Frequency and Density Effects on Growth in Mixtures of *Salvia splendens* and *Linum grandiflora* using hexagonal fan designs. *J. of Ecol.* 73:219-234.
- Begon, M. & M. Mortimer. 1981. Population Ecology. Blackwell. Oxford.
- Connell, J.H. 1980. Diversity and Coevolution of Competitors, or the Ghost of Competition Past. *Oikos*. 35:131-138. Copenhagen.
- Connell, J.H. 1983. On the Prevalence and Relative Importance of Interspecific Competition: Evidence from Field Experiments. *Am. Nat.* 122:661-696.
- Connolly, J. 1986. On Difficulties with Replacement-Series Methodology in Mixture Experiments. *J. of Applied Ecol.* 23: 125-137.
- Firbank, L.G. & A.R. Watkinson. 1985. On the Analysis of Competition. *J. of Applied Ecol.* 22:503-517.
- Harper, J.L. 1967. A Darwinian approach to Plant Ecology. *J. Ecol.* 55 (2):247-270.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press. London.
- Hutchings, M.J. 1986. The Structure of Plants Populations. In: Plant Ecology. Crawley, M.J.(Ed). Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Jolliffe, P.A.; A.N. Minjas; & V.C. Runeckles. 1984. A Reinterpretation of yield relationships in replacement series experiments. *J. of Applied Ecol.* 21:227-243.
- Klingman, G.C. y F.M. Ashton. 1980. Estudio de las Plantas Nocivas. Traducción de Thompson, R.E. Limusa. México.
- Pianka, E.R. 1978. Evolutionary Ecology. 2nd Ed. Harper & Row. New York.

- Roberts, H.A.; R.J. Chancellor. & J.M. Thurson. 1977. The Biology of Weeds. In Fryer J.D. & Makepeace R.J.(Eds.). Weed Control Handbook, Vol.I. 6th Ed. Blackwell. Oxford.
- Silvertown, J.W. 1982. Introduction to Plant Population Ecology. Longman, London.
- Silvertown, J.W. 1983. The Distribution of Plant in Limestone Pavement: Tests of Species Interactions and Niche Separation against Null Hypotheses. J. of Ecol. 71:819-828.
- Snaydon, R.W. 1980. Plant Demography in Agricultural Systems. In Solbrig, O.T. (Ed.). Demography and Evolution in Plant Populations. Botanical Monographs. Vol.15. University of California Press. Berkeley.
- Trenbath, B.R. & J.L. Harper. 1973. Neighbour Effects in the Genus *Avena*. I. Comparison of Crop Species. J. of Appl. Ecol. 10:379-400.
- Vandermeer, J. 1989. The Ecology of Intercropping. Cambridge University Press. Cambridge.
- Villegas, D.M. 1969. Estudio Florístico y Ecológico de las Plantas Arvenses en la parte Meridional de la Cuenca de México. Tesis Profesional. ENCB-IPN. México.
- Villegas, D.M. 1979. Malezas de la Cuenca de México. Inst. de Ecología y Museo de Historia Natural de la Cd. de México. Publicación 5. México.
- Watkinson, A.R. 1980. Dendity-dependence in a Single Species Populations of Plants. J. Theor. Biol. 83:345-357.
- Weiner, J. 1985. Size Hierarchies in Experimental Populations of Anual Plants. Ecology. 66(3):743-752.
- Weiner, J. & O.T. Solbrig. 1984. The Meaning and Measurement of Size Hierarchies in Plant Populations. Oecologia (Berlin) 61:334-336.
- White, J. & J.L. Harper. 1970. Correlated Changes in Plant Size and Number of Plant Populations. J.Ecol. 58:467-465.