



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**EFFECTO DE LA DESCOMPOSICIÓN DE *Ipomoea tricolor*
EN EL SUELO SOBRE EL CRECIMIENTO DE MAÍZ,
MALEZAS Y MICORRIZAS**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

MARIEL RAMÍREZ ALFARO



DIRECTORA DE TESIS: DRA. ANA LUISA ANAYA LANG

2008



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.

*Para Patricia y Pedro
que alumbran todos los caminos
que he recorrido y he de recorrer*

Para Anahí y Pedro

Agradecimientos

A Pedro y a Patricia porque nunca han dejado de luchar...

A la Dra. Ana Luisa Anaya Lang por todo el apoyo y asesoría que me ha brindado para realizar este proyecto.

A la Dra. Rocío Cruz Ortega por sus comentarios y sugerencias a lo largo de mi trabajo.

Gracias a la Q.A. Blanca Estela Hernández Bautista por su ayuda en el trabajo de laboratorio y por lo buenos momentos que tuvimos dentro de éste.

A la Dra. Martha Lydia Macías Rubalcava por su incondicional ayuda para resolver todas mis dudas.

Gracias a todos mis compañeros del laboratorio, Maribel, Aurora Saucedo, Carmen, Merle, Eduardo, Iris, Aurora Lara, Jordi, Claudio e Ivan que de una u otra forma me ayudaron a enriquecer mi trabajo y siempre me animaron en lo momentos difíciles.

Gracias a la Dra. Ma. Pilar Ortega Larrocea por su asesoría para la determinación de estabilidad de agregados y también por toda la disposición que tuvo para ayudarme al análisis de mis resultados.

Gracias a la M. en C. Kumiko Shimada Miyasaka y a la Dra. Lucy Mora Palomino por su asesoría para las determinaciones de los nutrimentos del suelo.

Al Dr. Julio Campo y al M. en C. Enrique Solis Villalpando por la asesoría y la ayuda en la determinación química del tejido vegetal de *Ipomoea tricolor*.

Al Maestro en Ciencias Angel Durán Díaz por la asesoría en la parte estadística del trabajo.

A Pedro porque a través de ti he aprendido a conocerme y aceptarme como soy.

A Anahí que ha sido la mejor compañera y amiga. Gracias por haberme apoyado en los momentos más difíciles.

A ti Chaguita por todo tu amor.

Gracias a Carmina y a sus hijos por estar siempre presentes en todos los momentos de mi vida.

A Agatha y Adriana, porque somos historia y porque no puedo explicarles lo importantes que son para mi desarrollo como persona. Las quiero muchísimo.

A Paus por su amistad incondicional, por darme la libertad de hablarle de todo sin juzgarme, porque siempre está presente.

A Mariana con quien viví muchas aventuras y con quien puedo cantar a Sabina. Por su amistad desde el primer día que entré a la carrera y porque sé que ésta durará toda la vida.

Gracias a Miriam por todos los momentos en la escuela, las prácticas juntas, los momentos en carretera, la playa, la música, las mil y una charlas...

Gracias a Ixchel, Idalia, Nancy, Emma y Andrés por la amistad de todos estos años.

INDICE

Resumen	1
1. Introducción	3
1.1. Metabolitos secundarios.....	3
1.2. Interacciones químicas entre organismos	4
1.2.1. Interacciones químicas entre plantas y otros organismos.....	5
1.3. Liberación de los compuestos alelopáticos al ambiente	6
1.3.1. Liberación de los compuestos alelopáticos a partir de la descomposición de la materia orgánica	7
1.4. Estabilidad de agregados del suelo	9
1.5. Nutrientes del suelo	10
1.6. Micorrizas arbusculares	12
1.7. Control de malezas.....	14
1.8. El crecimiento de las plantas.....	16
1.9. Manejo de recursos en la agricultura	17
2. Antecedentes	19
2.1. <i>Ipomoea tricolor</i>	19
3. Hipótesis	21
4. Objetivos	21
4.1. Objetivo general.....	21
4.2. Objetivos particulares	21
5. Materiales y Métodos	23
5.1. Recolecta del material vegetal y del suelo	23
5.2. Experimento en invernadero	23
5.2.1. Diseño Experimental.....	24
5.3. Análisis químico de <i>Ipomoea tricolor</i> : nitrógeno (N) y fósforo (P) total.....	25
5.4. Crecimiento de maíz	25
5.4.1. Altura de las dos variedades de maíz (maíz Costeño y maíz Variedad 910) a lo largo del experimento.....	25
5.4.2. Análisis de crecimiento del maíz	25
5.5. Arvenses monocotiledóneas y dicotiledóneas.....	26
5.5.1. Número y biomasa de arvenses monocotiledóneas y dicotiledóneas a lo largo del experimento.....	26
5.6. Porcentaje de colonización micorrízica	27
5.7. Bioensayos en cajas de petri con el agua de percolación de las macetas.....	27
5.8. Análisis de suelo	28
5.8.1. Análisis físico del suelo – Determinación de estabilidad de agregados del suelo	28

5.8.2. Análisis químico del suelo	29
5.8.2.1. Determinación de carbono (C) y nitrógeno (N) total	29
5.8.2.2. Determinación de fósforo (lábil) soluble.....	29
5.8.2.3. Determinación de cationes intercambiables (Ca ²⁺ , Mg ²⁺ , K ⁺ y Na ⁺).....	30
6. Resultados	31
6.1. Análisis químico de <i>Ipomoea tricolor</i> : nitrógeno (N) y fósforo (P) total.....	31
6.2. Crecimiento del maíz	31
6.2.1. Altura de las dos variedades de maíz (maíz Costeño y maíz Variedad 910).....	31
6.2.2. Análisis de crecimiento	33
6.3. Arvenses monocotiledóneas y dicotiledóneas.....	35
6.3.1. Número total de arvenses monocotiledóneas y dicotiledóneas.....	35
6.3.2. Biomasa total de arvenses monocotiledóneas y dicotiledóneas.....	38
6.4. Porcentaje de colonización de micorrizas	41
6.5. Bioensayos en cajas de petri con el agua de percolación de las macetas.....	41
6.6. Análisis de suelo	42
6.6.1. Análisis físico – Determinación de estabilidad de agregados del suelo ..	42
6.6.2. Análisis químico – Nutrientes del suelo	46
7. Discusión	48
8. Conclusiones	55
9. Literatura Citada	57
10. Apéndice	66

Resumen

Ipomoea tricolor (Convolvulaceae), como otras especies del género, es rica en metabolitos secundarios. Por su contenido en resinas glicosídicas, algunas especies, como *I. purga*, se utilizan como catárticos. Curiosamente, la mezcla de resinas glicosídicas de *I. tricolor* ha mostrado, *in vitro*, un potencial alelopático. El principal componente de esta mezcla de resinas en *I. tricolor* es la Tricolorina A, compuesto con propiedades altamente fitotóxicas. En algunas zonas agrícolas de Morelos, *I. tricolor* se utiliza como abono verde y cobertura en los suelos en descanso con la finalidad de controlar malezas.

En el presente trabajo, se presentan los resultados de un experimento realizado en el invernadero con objeto de observar los efectos de la descomposición de *I. tricolor* en el suelo sobre el desarrollo de dos variedades de maíz, la colonización micorrízica en ambas, la emergencia de malezas y las características físico-químicas del suelo de la zona. El experimento se llevó a cabo bajo un diseño 3 x 4 (3 condiciones y 4 tratamientos). Debido a que el suelo era muy arcilloso hubo necesidad de añadirle un 25 % de arena sílica para poder llevar a cabo el experimento. Se utilizaron dos controles negativos: uno con suelo solo y otro con suelo al que se le incorporó material plástico inerte (2%); un control positivo con suelo y material plástico (2%) más un herbicida comercial; y el tratamiento con suelo más la parte aérea de *I. tricolor* (2%). Se sembraron tres plántulas de maíz por maceta con cinco repeticiones por tratamiento. Durante todo el experimento (53 días), las macetas se regaron cada cinco días colectándose el agua de percolación para probar su efecto alelopático sobre el crecimiento de *Amaranthus hypochondriacus* en bioensayos en cajas de petri. También se midió la altura de las plantas de maíz y se hizo el conteo del número de arvenses que emergían en cada maceta. Al cabo de seis semanas, se sacó el maíz de las macetas para analizar su crecimiento. Se sacaron también las arvenses completas, se secaron y se midió su peso total. Para la determinación del índice de micorrización, se eligieron las raíces de una planta de maíz por maceta.

Los resultados obtenidos mostraron que el tratamiento con *I. tricolor* estimuló el crecimiento del maíz, lo que indica que su descomposición en el suelo aportó una gran cantidad de nutrimentos que fueron aprovechados por éste. En el caso de las arvenses se observó que su número fue mayor en los controles, específicamente en macetas que no tenían maíz, sin embargo, la biomasa del maíz y de las arvenses fue mayor en las macetas con *I. tricolor*. El agua de percolación de las macetas con los diferentes tratamientos no inhibieron el crecimiento radical de las semillas de amaranto, al contrario estimularon su crecimiento; aunque no se observaron diferencias significativas entre tratamientos fue notable la estimulación en el crecimiento de la raíz de las semillas de amaranto con el agua de percolación de las macetas con *I. tricolor*. El porcentaje de colonización micorrízica no presentó diferencias significativas entre tratamientos lo cual indica que éstos y las dos variedades de maíz no tuvieron ningún efecto sobre la colonización. La distribución de los agregados del suelo tampoco mostró diferencias significativas entre tratamientos, sin embargo, es posible observar que las fracciones estables de los agregados del suelo > 2 mm y > 0.25 mm tienden a tener mayores diferencias entre los tratamientos que las demás fracciones estables. Al parecer, la alta variabilidad en los resultados dentro de los grupos fue el factor que no permitió observar diferencias significativas en el análisis estadístico. Además, se pudo observar una similitud entre las tendencias de los agregados > 2 mm, el Índice de Estabilidad de Agregados (MWD) y la relación macro/microagregados.

Las concentraciones de los diferentes nutrientes evaluados muestran diferencias (que no es posible determinar como significativas debido a que no se realizó un análisis estadístico) entre el suelo antes del experimento y los suelos de los diferentes tratamientos y variedades de maíz. Sin embargo, en los tratamientos con *I. tricolor*, en las macetas con las dos variedades de maíz y sin maíz, se observaron valores de C y N total similares a los del suelo inicial (sin arena); en el caso de P soluble o lábil y K intercambiable, los valores fueron mayores. A pesar de que la correlación entre los nutrientes del suelo y el tamaño de los agregados del suelo no fue significativa, es posible encontrar alguna tendencia que muestra que algunos nutrientes podrían tener un papel importante en la agregación del suelo, tal es el caso del P lábil y los agregados estables > 2mm.

En conclusión, la descomposición en el suelo de *I. tricolor* significó una pérdida de la fitotoxicidad de los principales aleloquímicos que la planta produce. Al parecer, el efecto alelopático negativo de la planta fue rápidamente revertido por los microorganismos del suelo en las primeras etapas de la descomposición. Esto benefició el crecimiento del maíz, ya que *I. tricolor* se convirtió en una fuente de materia orgánica que aportó al suelo nutrientes que favorecieron el crecimiento de las plantas cultivadas. Sin embargo, se pudo observar que durante cierto periodo del experimento, la descomposición de *Ipomoea* ejerció un cierto control sobre el número de arvenses que emergieron en las macetas con este tratamiento.

1. Introducción

1.1. Metabolitos Secundarios

En todos los organismos vivos, a través de las vías de biosíntesis del metabolismo primario, se producen aminoácidos, proteínas, carbohidratos, lípidos, ácidos nucleicos y ácidos carboxílicos. Pero al mismo tiempo, y por vías estrechamente relacionadas con estas vías primarias, se originan otro tipo de compuestos que por sus características particulares y específicas se denominan, compuestos o metabolitos secundarios (MS). Las principales bases de estas vías metabólicas secundarias, las constituyen los compuestos que se producen al final de la glicólisis: el fosfoenol piruvato, el piruvato y la acetil coenzima A. Se supone que cualquier excedente de estos compuestos, puede desviarse o "bombarse" hacia el metabolismo secundario, lejos del ciclo del ácido cítrico, lo que puede representar la clave de éste, el llamado metabolismo de "derivación" o "exceso" (Anaya, 2003).

Algunas de las características de los MS son la heterogeneidad de su estructura química, su distribución restringida (es decir, que su biosíntesis es más o menos específica en ciertos grupos de plantas), la falta de continuidad filogenética en muchos de ellos y el control estricto de su biosíntesis por medio de la regulación de enzimas involucradas en ella y de la actividad de éstas (Wink, 2003 y Anaya, 1999). Sin embargo, algunas de las anteriores características pueden ser aplicables a ciertos compuestos primarios como las proteínas; por ello, en algunos casos, es sumamente difícil establecer una frontera definida entre metabolitos primarios y MS. Por ejemplo, existen muchos aminoácidos poco comunes, que deben ser considerados como metabolitos secundarios; por el contrario, muchos de los compuestos considerados como secundarios se encuentran presentes en todas las plantas y son esenciales para su supervivencia además de estar relacionados con procesos de crecimiento y actividades fisiológicas importantes para su desarrollo (Wink, 2003). Muchos esteroides (alcoholes esteroideos) tienen un papel estructural esencial en muchos organismos y por ello deben ser considerados como metabolitos primarios (Mann, 1987).

En un principio los MS eran considerados compuestos de desecho. Sin embargo, el estudio evolutivo de estos metabolitos en diversos organismos ha demostrado que durante el desarrollo de los mecanismos adaptativos a lo largo de la evolución, los MS han tenido un papel fundamental en las relaciones inter e intra-específicas (Hartman, 2007; Anaya, 1999).

1.2. Interacciones químicas entre organismos

Los organismos que conviven dentro de un ecosistema, establecen relaciones mutuas entre ellos, las cuales incluyen todos los efectos directos o indirectos de unos sobre otros. Estas interacciones biológicas pueden cambiar en horas, durante el día o las estaciones y pueden ser muy variadas; pueden ser positivas para una de las especies y perjudiciales para la otra, o no tener ningún efecto aparente. Igualmente, pueden encontrarse interacciones donde ambas especies se ven beneficiadas permitiendo su coexistencia.

Algunas de estas interacciones se encuentran reguladas o moduladas por la producción y liberación de MS, algunos de lo cuales pueden actuar como estimulantes o inhibidores.

Law y Regnier (1971) propusieron el término semioquímico a todos los MS que estuviesen involucrados en las relaciones entre organismos. Posteriormente Whittaker y Feeny (1971) denominaron a los semioquímicos como aquellos MS que median interacciones entre organismos de la misma especie, y aleloquímicos a aquellos MS que median interacciones entre organismos de diferente especie. La clasificación anterior fue modificada por Nordlund y Lewis (1976), y después por Dicke y Sabelis (1988); en estas nuevas clasificaciones se realiza un análisis más integral de los MS y sus interacciones bióticas. Así, el término semioquímico se convierte en infoquímico que significa envío de comunicación química (Sbarbati y Osculati, 2006), y se definen a estos compuestos como aquellos que en el contexto natural acarrear información en una interacción entre dos individuos (misma o diferente especie), despertando en el receptor una respuesta fisiológica o conductual con carácter adaptativo para uno de los organismos interactuantes o para ambos.

Los infoquímicos se dividen en dos grupos principales:

- a) Aleloquímicos. Infoquímicos que median una interacción entre dos individuos que pertenecen a diferente especie.
- b) Feromonas. Infoquímicos que median una interacción entre organismos de la misma especie (Anaya, 2003; Sbarbati y Osculati, 2006).

1.2.1. Interacciones químicas entre plantas y otros organismos

Las interacciones planta-planta son diversas y se establecen entre aquellos vegetales que comparten el mismo hábitat; sin duda la más importante de ellas es la competencia, ya que la mayoría de las plantas son sésiles y esta condición las obliga a compartir muchos recursos del hábitat (espacio, nutrimentos, luz, agua, polinizadores). De esta manera, cualquier ventaja que logre una de las plantas en la utilización de un recurso: mayor eficiencia y capacidad, o poder ofensivo, decide al cabo de un tiempo, el desplazamiento o la eliminación de la otra planta. La selección natural, de hecho, es un resultado de la competencia entre genotipos muy próximos (Margalef, 1974).

Las relaciones entre las plantas que involucran metabolitos secundarios, se refieren al fenómeno llamado alelopatía. Este término fue propuesto por Molisch en 1937 y deriva de dos raíces griegas *allelon*=recíproco y *pathos*=sufrimiento. Tomado en sentido literal, significaría el efecto perjudicial entre dos plantas, sin embargo Molisch definió a la alelopatía como la interacción bioquímica, dañina o benéfica, entre todo tipo de plantas, incluyendo a los microorganismos. Para Rice (1984), no hay duda de que muchas de las funciones ecológicas de la alelopatía han sido desatendidas debido a que el interés de la gran mayoría de los investigadores se ha enfocado sobre el efecto inhibitorio de los compuestos. Después del Primer Congreso Mundial de Alelopatía celebrado en Cádiz, España (IAS, 1996), la definición de alelopatía se refiere a '*cualquier proceso que involucre metabolitos secundarios producidos por plantas, algas, bacterias y hongos, y que influya positivamente o negativamente sobre el crecimiento y desarrollo de sistemas biológicos*'.

En algunas ocasiones, la alelopatía se ha confundido con la competencia. Sin embargo la definición de ambos términos ha permitido clasificarlas en dos tipos diferentes de interacción. Para Harper (1977), la competencia se refiere a la interferencia física definida como la lucha por los recursos del medio y, como se mencionó, es determinante para la selección natural en todos los organismos; y la alelopatía que se refiere a la interferencia química y se define como la inhibición, inducción y estimulación del crecimiento de especies cercanas a partir de la producción y liberación al medio de algunos metabolitos secundarios por plantas y microorganismos (Anaya, 2003).

En plantas, por su origen biosintético, los metabolitos secundarios considerados como alelopáticos provienen de cuatro rutas metabólicas específicas: 1) la ruta del acetato-malonato que da origen a los ácidos grasos y policétidos, 2) la ruta del acetato-mevalonato que da origen a los terpenos o

isoprenoides., 3) la ruta del ácido siquímico que da origen a muchos compuestos aromáticos, entre ellos los aminoácidos (que son precursores de los alcaloides y de los antibióticos péptidos), los ácidos cinámicos y algunas estructuras polifenólicas , y 4) la ruta con origen biosintético mixto (Rice, 1984; García, 2004; Gunatilake, 2006).

1.3. Liberación de los compuestos alelopáticos al ambiente

Los compuestos alelopáticos de las plantas están presentes en hojas, frutos, semillas, tallos y raíces. Existen muchas formas a través de las cuales estos compuestos pueden ser liberados al ambiente. Esto depende de factores extrínsecos como las condiciones ambientales a las que esté sometida la planta y factores intrínsecos que tienen que ver con las rutas de liberación que cada organismo haya desarrollado, así como la naturaleza química del compuesto (Anaya, 2003). Según Tukey (1969), los aleloquímicos presentes en las plantas son liberados al ambiente a través de las siguientes vías:

1. lixiviación provocada por la lluvia, el rocío o la niebla. Existen diferencias en la cantidad y velocidad de lixiviación de sustancias entre una planta y otra, dependiendo de factores como la cantidad y la fuerza de la lluvia, la especie, el tipo y edad de la planta o el órgano de la planta, temperatura, humedad ambiental (Tukey, 1969, 1971).
2. exudación de las raíces que tienen un efecto importante sobre los microorganismos del suelo y las plantas.
3. volatilización, principalmente de las hojas. Los aleloquímicos pueden ser absorbidos directamente de la atmósfera por plantas cercanas o retenidos por las partículas del suelo donde afectan a las raíces de las plantas.
4. descomposición de la materia orgánica vegetal.

De acuerdo al tipo de liberación, la dinámica de los compuestos en el ambiente puede ser diferente. Es decir, el tiempo y los procesos involucrados en la transformación de los compuestos estarán determinados por los organismos que interactúen con éstos, así como por las condiciones abióticas del medio.

1.3.1. Liberación de compuestos alelopáticos a partir de la descomposición de la materia orgánica

La descomposición de la materia orgánica es parte importante de los ciclos de elementos en los ecosistemas, y fundamentalmente, es el proceso que libera y regula la disponibilidad de nutrientes para las plantas y microorganismos. El proceso de descomposición consiste en una serie de modificaciones físicas y químicas por medio de las cuales la materia orgánica se reduce a sus constituyentes químicos elementales (Aerts, 1997). Singh y Gupta (1977) proponen cuatro etapas en la descomposición: 1) la trituración, que es el fraccionamiento de los tejidos; 2) la lixiviación, que es la pérdida de los compuestos más solubles por efecto del agua, 3) el catabolismo, que incluye la mineralización (transformación que realiza la microbiota de los compuestos orgánicos a sus formas inorgánicas) y 4) la humificación, que es la formación de sustancias complejas de naturaleza orgánica que poseen mayor resistencia a la descomposición de los restos orgánicos originales. En todas estas etapas, participan los diversos organismos desintegradores o descomponedores, que constituyen una cadena trófica particular y de enorme importancia.

Los factores principales que controlan la descomposición son: la precipitación, la temperatura y la composición química de los diferentes tejidos de los organismos que se están descomponiendo, las propiedades físicas del suelo y las interacciones biológicas (Swift *et al.*, 1979). En este sentido, se ha observado que una disminución en la temperatura provoca una reducción en la actividad de los desintegradores y reduce la cantidad de materiales orgánicos que son incorporados al suelo. La precipitación afecta al proceso directamente porque permite la lixiviación de los compuestos solubles como carbohidratos, algunos metabolitos secundarios y algunos cationes (como el P), además, modifica las condiciones de desarrollo de los desintegradores (Levings y Windsor, 1990; Rai y Stivastava, 1982; Singh y Gupta, 1977). Asimismo, la heterogeneidad de la topografía puede causar diferentes mezclas de humus y producir condiciones físicas variables que determinan un mosaico de diversas poblaciones de microorganismos en el suelo (La Caro y Rudd, 1985). Estas poblaciones de microorganismos, dependiendo de su actividad, van a determinar el proceso de descomposición al aumentar o disminuir la mineralización de la materia orgánica (MO) que junto con los factores fisicoquímicos del ambiente y la calidad del humus afectarán la tasa de descomposición (Songwe *et al.*, 1995). Por ejemplo, la relación carbono-nitrógeno (C/N), que es un índice de la calidad de la hojarasca, permite predecir parcialmente la descomposición. Materiales orgánicos con proporciones C/N menores a 20 se descomponen

rápidamente; los microorganismos metabolizan los compuestos nitrogenados como fuentes de C liberando amonio al medio. En contraste, altas proporciones de C/N afectan negativamente la actividad microbiana debido al alto contenido de celulosa, lignina, taninos, terpenos, y otros en la materia orgánica (Heal *et al.*, 1997).

En plantas con potencial alelopático, la toxicidad de los compuestos liberados puede ser modificada por alguno de los factores que determinan la tasa de descomposición de la materia orgánica. An y colaboradores (2002) realizaron un modelo matemático donde mostraron la dinámica de desintegración y liberación de los compuestos alelopáticos en relación a diversos factores como el tiempo de descomposición, la cantidad del residuo vegetal aplicado, el tipo de residuo vegetal, la temperatura y la humedad. El modelo predice que la fitotoxicidad del residuo disminuye conforme aumenta el tiempo de descomposición y que el potencial de fitotoxicidad depende de la cantidad de residuos aplicados y de las concentraciones de aleloquímicos presentes en el tejido vegetal. Estos autores señalan también que la velocidad de la descomposición va a depender de la temperatura y la humedad. Altas temperaturas y altos potenciales hídricos promueven la rápida descomposición y liberación de los residuos al medio, lo que puede provocar una alta concentración de aleloquímicos en el mismo, aunque ésta podría disminuir rápidamente debido a la alta actividad de los microorganismos del suelo. Inderjit (2001) también comprueba que las propiedades físicas y químicas del suelo, así como los factores bióticos y abióticos del ambiente influyen en la actividad de los aleloquímicos. Una vez que éstos llegan al suelo sufren procesos de retención y transformación (mediados por los microorganismos del suelo) van a influir en los niveles de fitotoxicidad. Al respecto, el contenido de arcillas juega un papel importante en la polimerización oxidativa de los compuestos orgánicos como los fenoles. Este proceso reduce los niveles de toxicidad de estos compuestos dependiendo de la textura del suelo.

1.4. Estabilidad de agregados del suelo

La estructura del suelo se refiere a un arreglo tridimensional de complejos órgano/minerales (agregados) y espacios porosos (Rillig y Mummey, 2006). Este parámetro es cuantificado indirectamente a partir de la distribución de tamaños de agregados o de la estabilidad de agregados (Díaz-Zorita *et al*, 2002). En este sentido se hace referencia al arreglo de las partículas del suelo en grupos llamados agregados. Los agregados son partículas secundarias formadas a partir de la combinación de partículas minerales con sustancias orgánicas e inorgánicas. Los agregados se presentan en una gran variedad de formas y tamaños. Por lo general se agrupan por tamaño en macroagregados ($>250 \mu\text{m}$) y microagregados ($<250 \mu\text{m}$) (Bronick y Lal, 2005).

Existen diferentes grados de agregación dependiendo del tipo de suelo. La agregación del suelo involucra procesos físico-químicos y biológicos. Los primeros se refieren a la atracción mutua (electroquímica) entre partículas de arcilla y a los cambios de volumen del material arcilloso. También a la presencia de algunos metales como los óxidos de hierro y de aluminio. Los procesos biológicos hacen referencia al efecto de los microorganismos del suelo sobre la MO del mismo (Brady y Ray, 2002).

La estructura del suelo es resultado del tipo de agregación del suelo e influye en el movimiento del agua en el mismo y su retención, el transporte de calor, la aeración, la erosión, la costra y el sellado superficial, el ciclaje de nutrimentos, la penetración de las raíces y en la productividad primaria (Bronick y Lal, 2005; Brady y Ray, 2002).

Las influencias bióticas, las condiciones ambientales y las actividades como la agricultura y el pastoreo pueden alterar la estructura de los suelos. En la mayoría de los casos estos factores se interrelacionan. Es decir, la alteración de uno puede modificar el comportamiento o actividad de otro. Por ejemplo, los regímenes de temperatura y humedad pueden modificarse a causa de prácticas de manejo como la irrigación, las coberturas vegetales y el uso de abonos orgánicos. Esto es importante porque el clima puede afectar la agregación del suelo a través de alteraciones en la actividad microbiana y la agregación entre las arcillas (Bronick y Lal, 2005).

En los sistemas agrícolas el uso de abonos orgánicos, coberturas vegetales y cultivos de cobertura ha sido reconocido como una estrategia para reducir la degradación del suelo (Mikha y Rice, 2004). El mejoramiento en la estructura del suelo, debido a estas prácticas, se debe al contenido de C

orgánico presente, la composición química del material orgánico y el sistema de manejo utilizado (Martens, 2000). Diversos estudios muestran que la composición química del material orgánico añadido al suelo, provoca diferencias importantes en la estabilidad de los agregados. Martens (2002) encontró una correlación positiva entre la mayoría de los ácidos fenólicos presentes en los residuos vegetales probados y la estabilidad de los agregados. En un estudio previo, Martens (2000) comparó la estabilidad de agregados en suelos de cultivo de maíz, soya y suelo sin cultivar, y encontró que el suelo donde crecía la soya presentaba la menor estabilidad debido al bajo contenido de ácidos fenólicos en los residuos.

También la dinámica en la descomposición del material orgánico va a determinar la efectividad de los compuestos liberados al suelo, como los agentes orgánicos adherentes. Abiven y colaboradores (2006), al comparar la estabilidad de agregados con la composición química inicial de diferentes materiales orgánicos (dos de origen vegetal y dos de origen animal), encontraron que el comportamiento dinámico de los agentes biológicos que promueven la adhesión de las partículas del suelo se explica en su totalidad por la calidad inicial de los materiales orgánicos, y por la dinámica de desintegración de los compuestos a lo largo del tiempo. Por ejemplo, los polisacáridos y las sustancias húmicas son agentes orgánicos que participan en la unión y formación de los agregados del suelo, y su efectividad depende de la tasa de descomposición. Los polisacáridos al ser rápidamente descompuestos por los microorganismos tienen un efecto transitorio en la agregación del suelo. En contraste, las sustancias húmicas, al ser más lenta su degradación, tienen un efecto persistente en la estabilidad de los microagregados (Wei *et al*, 2006).

1.5. Nutrientes del suelo

Los nutrientes disponibles para las plantas en el suelo dependen en gran medida de la solución del suelo y de su interacción con los nutrientes adsorbidos o contenidos dentro de la fase sólida del suelo. El arreglo físico de los componentes del suelo también es importante para determinar la disponibilidad de los nutrientes para las plantas. Los compuestos contenidos en el tejido vegetal y su liberación son algunos factores a considerar en la disponibilidad de éstos a las plantas (Aggangan *et al*, 1999; Oliva *et al*, 2002; Bayala *et al*, 2003; Cavigelli y Thien, 2003; Yadvinder-Singh *et al*, 2004). Por ejemplo, Aggangan y colaboradores (1999) demostraron que la baja concentración de N (0.5%) y alto

contenido de lignina (23.5%) en los residuos vegetales de *Eucalyptus globulus* provocó una reducción en la mineralización del N disponible para las plantas. Cavigelli y Thien (2003) encontraron que al menos para forrajes perennes utilizados como abonos verdes, el alto contenido de fósforo (P) en el tejido vegetal de estas plantas provocó un aumento en la toma de este ión del suelo en plantas de sorgo.

Diversos estudios han demostrado el efecto de compuestos alelopáticos sobre los microorganismos del suelo y, en consecuencia, sobre la disponibilidad de los nutrientes. Investigaciones realizadas con compuestos fenólicos, muchos de los cuales tienen efecto alelopático, advierten que la liberación de estos compuestos al suelo modifica principalmente el ciclo del N (Zhang, 1997; Inderjit, 1998; Castells *et al.*, 2003; Kraus *et al.*, 2003; Castells *et al.*, 2005). Castells y colaboradores (2003) midieron el efecto de las plantas y lixiviados de *Ledum palustre* (arbusto) sobre el ciclo de N en el suelo. Los resultados mostraron que el dosel de *L. palustre* y la adición de lixiviados de *L. palustre*, por un lado, incrementaron la relación C/N del suelo y la respiración microbiana, y por el otro, disminuyeron la mineralización neta del N. Esto se debió posiblemente a que los compuestos de C solubles presentes en *L. palustre* incrementaron la inmovilización microbiana del N en los suelos cuando la biota del mismo los utilizó como fuente de C. En otro estudio realizado en laboratorio, se observaron cambios en la mineralización neta del N del suelo por efecto de varios lixiviados de diferentes especies de plantas (*Ledum palustre*, *Empetrum hermaphroditum*, *Shagnum sp.*, y *Hylocomium splendens*). Los lixiviados de *L. palustre* y *E. hermaphroditum*, presentaron altas concentraciones de C orgánico disuelto y una relación C/N alta (Castells *et al.*, 2005). Inderjit (1998) encontró un alto contenido de fenoles y bajos niveles de P y cloruros en los suelos infestados con *Pluchea lanceolata*. Este comportamiento puede ser explicado por el hecho de que los fenoles pueden influir en la acumulación de iones inorgánicos ya sea por la adsorción de los compuestos o por alteraciones en la actividad microbiana.

Otro estudio sobre ácidos fenólicos demostró que éstos alteran las fracciones de P soluble transformándolas en formas fácilmente dissociables. Este comportamiento es más común observarlo cuando se aumentan las concentraciones de ácidos fenólicos y depende del tipo de suelo y del tipo de compuestos fenólicos. Además, demostraron que el decremento en la concentración de Ca extraíble del suelo calcáreo se debió a la quelación ocurrida entre el Ca y los ácidos orgánicos, así como la liberación de Al y Fe de los suelos ácidos probados (Hu *et al.*, 2005).

Los efectos de los compuestos fenólicos sobre las características de los suelos, dependerán del tipo de compuestos fenólicos, de sus concentraciones y del tiempo de residencia en el suelo. Por ejemplo, la adsorción de los ácidos fenólicos es dependiente de una gran variedad de características del suelo incluyendo el contenido de materia orgánica, el pH, el contenido de óxido metálico y el contenido de arcillas (Cecchi *et al*, 2004).

La hipótesis de que los compuestos alelopáticos (particularmente fenólicos) además de ejercer un efecto directo tienen un efecto indirecto sobre el crecimiento y permanencia de otras plantas al alterar la circulación de los nutrientes, fue apoyada por la revisión realizada por Ehrenfeld (2006) sobre plantas exóticas y sus metabolitos secundarios, donde la mayoría de los compuestos que afectan la actividad de los microorganismos y la dinámica de los nutrientes, son compuestos fenólicos, y sólo siete estudios de veintiún estudios, hacen referencia a otros compuestos como alcaloides y terpenos.

1.6. Micorrizas Arbusculares

Las micorrizas son asociaciones mutualistas entre hongos y raíces de plantas. Esta asociación promueve el intercambio de nutrientes entre ambos organismos. Las micorrizas hacen disponible el acceso a algunos nutrientes o iones del suelo (P y agua) que son difíciles de obtener para la planta. El hongo aumenta la solubilidad de los minerales en el suelo, mejorando con ello la disponibilidad de ellos para la planta (fósforo, potasio, nitrógeno). A su vez, la planta le proporciona al hongo fuentes de carbono procedentes de la fotosíntesis que son necesarios para el crecimiento y desarrollo del hongo (Brundrett, 2004; Habte, 2006).

De acuerdo a las estructuras simbióticas que desarrollan, se han clasificado a las micorrizas como micorrizas arbusculares (MA), ectomicorrizas, micorrizas ericoides y micorrizas de orquídeas (Hause y Fester, 2005).

Las MA son un tipo de asociación endomicorrízica que está caracterizada por la formación de estructuras intracelulares como los arbusculos. Los arbusculos se forman como resultado de la unión entre la planta y el hongo. Estos representan el sitio primario de intercambio de nutrientes y C. Las estructuras intrarradicales como los arbusculos, vesículas (estructuras de almacenamiento de lípidos) y las hifas en crecimiento dentro de los tejidos corticales de la raíz, se encuentran conectadas a un micelio extrarradical que se encarga de formar esporas, nuevas hifas y tomar los nutrientes del suelo (Riling, 2004).

Las MA se forman a partir de hongos del orden de los Glomales (Glomeromycota). Esta clase de micorrizas coloniza a más del 80% de todas las plantas terrestres, incluyendo angiospermas, gimnospermas, pteridofitas, licopodios y musgos (Hause y Fester, 2005). La distribución, actividad y supervivencia de las micorrizas arbusculares están influenciadas por diversos factores como la fertilidad del suelo, la humedad del mismo, la compactación, la profundidad, la saturación y movimiento del agua, el pH, la topografía, la frecuencia de incendios, la temperatura, la intensidad de la luz, la altitud, la latitud, la susceptibilidad de la planta, la fenología de la misma, las variaciones fenológicas del hongo, los disturbios ambientales y las actividades de los microorganismos (Hayman, 1982 en Camargo-Ricalde, 2002).

Algunos estudios realizados sobre compuestos alelopáticos demuestran que éstos también pueden afectar la sobrevivencia, actividad y crecimiento de las micorrizas. Roberts y Anderson (2001) encontraron que los lixiviados de *Alliaria petiolata* inhibieron la germinación de las esporas del hongo micorrízico *Gigaspora rosea*, así como la colonización de este hongo sobre las raíces de las plántulas de jitomate. También encontraron que altas densidades de *A. petiolata* en el suelo, se correlacionaban con un bajo potencial de inóculo en el suelo. Stinson y colaboradores (2006) encontraron que esta misma planta alelopática al interferir con la formación de asociaciones micorrízicas, reduce el desarrollo de plántulas nativas de los bosques de coníferas en Waterloo, Ontario. Además, se observó que la presencia de *A. petiolata* tuvo un efecto mucho más fuerte sobre plantas que tienen una mayor dependencia micorrízica (especies leñosas) que aquellas que dependen menos. Esto revela un mecanismo indirecto a través del cual las especies invasoras pueden afectar el crecimiento de la flora nativa (Brundrett, 2004), y promover el establecimiento de hierbas que no dependen de micorrizas para su supervivencia.

El efecto de los alelopáticos también se ha estudiado en otros hongos micorrizógenos y depende del tipo de compuesto. Souto y colaboradores (2000) encontraron una respuesta diferencial de los hongos micorrizógenos a los compuestos alelopáticos presentes en el sistema. Estos investigadores midieron el efecto de una solución húmica, rica en fenoles, de un bosque en Savoie, Francia, sobre el crecimiento y respiración de dos hongos micorrízicos (*Hymenoscyphus ericae* y *Hebeloma crustuliniforme*). Los resultados obtenidos demostraron que la solución húmica inhibió significativamente el crecimiento y respiración de *H. crustuliniforme*, así como el crecimiento de *H. ericae* pero no su respiración.

También se ha descrito que las concentraciones de los compuestos alelopáticos determinan el grado de colonización de los hongos micorrízicos sobre las raíces de las plantas. Yun y Choi (2002) probaron el efecto de los extractos acuosos de *Artemisia princeps var. orientalis* sobre la colonización de hongos micorrizógenos en las raíces de tres malezas (*Digitaria sanguinalis*, *Plantago asiatica* y *Oenothera odorata*). A pesar de que cada planta presentó un grado particular de susceptibilidad, se observó que el extracto tuvo un efecto inhibitor y dependiente de la concentración sobre la colonización de las raíces. Esto se corroboró cuando la planta *Digitaria sanguinalis* se trató con diferentes concentraciones de compuestos fenólicos. Por otro lado, el mismo trabajo demuestra que el efecto inhibitorio del extracto sobre el crecimiento de las plantas inoculadas con micorrizas es menor que en las plantas no inoculadas. Esto indica que a pesar de que la colonización de las raíces se ve disminuida con la presencia y aumento de las concentraciones de los extractos y los compuestos fenólicos, los hongos micorrízicos presentes en las plantas reducen los efectos perjudiciales de algunas plantas alelopáticas; una planta colonizada con hongos micorrízicos puede estar mejor equipada para enfrentar cualquier tipo de estrés, por ejemplo, un estrés aleloquímico.

1.7. Control de Malezas

Las plantas silvestres que crecen en los campos agrícolas se conocen como plantas arvenses o, más comúnmente, como malezas. Éste último término se refiere al efecto nocivo que algunas de estas especies tienen sobre el cultivo (Espinosa y Sarukhán, 1997). El término maleza ha sido utilizado indiscriminadamente en la vegetación arvense o en todas las especies silvestres que crecen entre los cultivos, sin embargo, muchas de estas especies no sólo no causan daños a los cultivos ni a los agricultores, sino que pueden ser útiles directa o indirectamente. Por lo tanto, calificar de malas hierbas o malezas a todas las plantas arvenses resulta inadecuado (Espinosa y Sarukhán, 1997). Las controversias sobre el término han provocado la diversificación en el concepto y es por eso que encontramos en la literatura distintas definiciones de malezas. Por ejemplo, Mohler, 2001 define a las malezas como plantas que colonizan exitosamente sitios perturbados y mantienen su abundancia bajo constantes disturbios. A pesar de las controversias sobre el concepto “maleza” existen algunas características ecológicas que permiten identificarlas. Algunas de las características que ayudan a identificarlas son: su reproducción temprana y crecimiento rápido, la supervivencia de sus semillas

durante largos periodos de latencia en el suelo y su diseminación en grandes cantidades; además muchas de ellas tienen crecimiento modular (Weston y Duke, 2003). Por su historia de vida éstas pueden clasificarse en anuales, bienales o perennes. En general, poseen una gran habilidad competitiva por nutrientes, luz y agua. Poseen una alta tasa fotosintética, una rápida asimilación de fotosintatos para la producción de nuevas hojas y una alta saturación de intensidad lumínica. Además desarrollan rápidamente un sistema radical que puede penetrar la profundidad del suelo. Algunas raíces y rizomas de malezas perennes tienen grandes reservas de alimento que les permite soportar el estrés ambiental en el suelo y el cultivo intensivo (Zimdahl, 1993).

En los sistemas agrícolas, algunas arvenses son consideradas como plantas no deseadas o malezas que compiten con las plantas de cultivo por los recursos, reduciendo la producción de los cultivos y obligando al agricultor a utilizar grandes cantidades de agroquímicos, fuerza de trabajo y tecnología para evitar pérdidas en la producción (Liebman, 2001). En la agricultura, los estudios realizados sobre aleopatía se han enfocado, principalmente, al estudio de las malezas que inhiben o reducen la tasa de crecimiento de las plantas de cultivo. Con el tiempo, las prácticas tradicionales de control de malezas, como el uso de coberturas vegetales en el suelo, rastrojos de cultivos y cultivos de cobertura, se han ido extendiendo con la intención de utilizarlas como técnicas alternativas al uso de agroquímicos sintéticos. El objetivo es utilizar plantas cuyo potencial alelopático coadyuve al control de las malezas sin afectar la productividad de los cultivos. Una gran variedad de compuestos alelopáticos han sido extraídos de diversas plantas y se han estudiado los mecanismos de acción de estos compuestos sobre diferentes procesos fisiológicos de las plantas a las que afectan. Por ejemplo, se sabe que los compuestos alelopáticos pueden interferir con el crecimiento de plantas cercanas ya que afectan la división celular, la elongación celular, la germinación de semillas, la síntesis y actividad de proteínas y enzimas, la absorción de iones o nutrientes del suelo, la función de la membrana plasmática y la fotosíntesis.

El uso de plantas con potencial alelopático para el control de malezas requiere del estudio de los procesos involucrados en la degradación de los compuestos químicos y de los factores físicos que afectan estos procesos (Caamal-Maldonado *et al*, 2001; Hong *et al*, 2004; Xuan *et al*, 2005; Moonen y Bàrberi, 2006). Por ejemplo, se sabe a través de diversos estudios que en condiciones naturales, el grado de bioactividad de los compuestos alelopáticos puede variar. Es decir, que la magnitud de inhibición o estimulación de crecimiento puede ser menor o mayor debido a que el pH del suelo, el

contenido de C orgánico en el mismo, el contenido de minerales, la capacidad de intercambio catiónico, los iones inorgánicos y la actividad de los microorganismos, que entre otros, pueden afectar la expresión alelopática de una planta (Inderjit, 2001; Khanh *et al*, 2005).

1.8. El crecimiento de las plantas

El crecimiento de una planta se define como un incremento irreversible de masa y tamaño celular (elongación) el cual está relacionado con el volumen celular y el número de células (división celular) (Srivastava, 2001). La mayor parte del crecimiento de la planta se da por elongación celular la cual ocurre por un aumento en la presión de turgencia de la pared celular, acompañada por un incremento en la absorción de agua y el tamaño de la vacuola. La división celular no es necesariamente un mecanismo de crecimiento pues en algunos casos no incrementa el volumen total de la célula. Sin embargo, juega un papel importante, aunque indirecto, ya que incrementa el potencial de crecimiento de un tejido (Fosket, 1994).

El crecimiento de la planta puede ser analizado a nivel celular o a partir del incremento en la masa seca total de la planta y la distribución de la masa en los órganos involucrados en la adquisición de recursos (Lambers, 1998). El término ‘análisis de crecimiento’ se refiere a una serie de métodos cuantitativos que describen e interpretan el comportamiento en el crecimiento de la planta bajo condiciones naturales, seminaturales o controladas. Este análisis proporciona una aproximación explicativa, holística e integrativa que permite interpretar la forma y función de la planta, dependiendo de su genotipo y/o de su ambiente. En este sentido, el crecimiento se define como cambios irreversibles a lo largo del tiempo los cuales se dan principalmente en tamaño, regularmente en forma y en número de tejidos y órganos (Hunt, 1990, 2003).

El análisis de crecimiento hace referencia a diversos componentes que describen a nivel morfológico los cambios que ha sufrido la planta durante el crecimiento medido. Es decir, el análisis se basa en una aproximación cuantitativa sobre el crecimiento de los órganos de las plantas a nivel de individuos, poblaciones o comunidades (Hunt, 1990). Es por esto que el análisis involucra componentes que hacen referencia a la proporción de peso seco de hojas (LWR), tallos (SWR) y raíces (RWR); además de otros parámetros como la tasa relativa de crecimiento (RGR), que refleja la asignación de biomasa a lo largo del tiempo; la tasa de asimilación neta (NAR) que es una medida

indirecta de la actividad fotosintética ya que sugiere la traslocación de fotosintatos a diferentes partes de la planta que en la mayoría de los casos provoca un mayor crecimiento, ya sea en tamaño o en número de órganos. Y finalmente otros componentes importantes relacionados con el crecimiento de la planta: el área foliar específica (LAR) y la proporción de peso foliar que es una estimación del espesor y densidad de las hojas. (SLA) (Hunt, 1990).

Finalmente, es importante mencionar que la incidencia de luz, la temperatura, la humedad, la salinidad, la disponibilidad de nutrientes, la compactación e inundación del suelo, la presencia de aleloquímicos, el viento y el aumento de CO₂ atmosférico, son algunos factores ambientales que influyen sobre el crecimiento de la planta (Lambers, 1998).

1.9. Manejo de recursos en la agricultura

El manejo tradicional de la agricultura incluye la combinación de diferentes cultivos en la misma parcela, de este modo, si alguno de los cultivos no se desarrolla adecuadamente, los otros pueden compensar esta pérdida y recuperar la inversión (Anaya *et al*, 1987).

Una práctica común de combinación de cultivos es sembrar los llamados ‘cultivos de cobertura’ combinados con un cultivo principal; asimismo, se pueden utilizar restos de plantas o materia orgánica vegetal, como abonos verdes o acolchados, que consisten en la aplicación de material vegetal fresco o seco, sobre el suelo. Estas prácticas tienen, entre otros, los siguientes propósitos: aumentar la fertilidad del suelo con un mayor aporte de materia orgánica, protegerlo contra la erosión, controlar la diseminación de enfermedades y plagas, y el desarrollo de malezas; esto último, gracias al potencial alelopático que poseen algunos cultivos de cobertura y abonos verdes (Anaya *et al*, 1987; Caamal-Maldonado *et al*, 2001).

En el trópico mexicano, encontramos ejemplos de estas prácticas con el uso de plantas de las familias Fabaceae y Convolvulaceae. Por ejemplo, el llamado fríjol terciopelo o de abono, *Mucuna deeringiana*, se empezó a utilizar como fertilizante natural por productores indígenas de Guatemala y México, con la idea de acelerar y mejorar el descanso del suelo (“hacer acahual”) y tratar de reducir los períodos de descanso de 5 a 2 años (Buckles y Perales, 1995; Quirós y Ramírez, 2006). A esta estrategia de manejo se le conoce como “abonera”. Algunos agricultores siembran otras leguminosas como *Vigna umbellata*, en formas muy distintas: algunas veces como elementos de un descanso

mejorado del suelo, otras como cultivo en la temporada de lluvias rotándolo con maíz de ciclo seco, y otras más como cultivos intercalados con el maíz de ciclo húmedo (Buckles, 1993).

Otras plantas utilizadas pertenecen al género *Ipomoea* de la familia Convolvulaceae que se utilizan con propósitos semejantes. El nombre del género *Ipomoea*, proviene del griego *ips* que significa “gusano” y *homoios* que significa “parecerse”, refiriéndose al hábito de retorcerse del tallo de la planta (Wilson, 1960). En la India, se conoce a *Ipomoea carnea* como ‘beshram’, que en *bengalí* significa “desvergonzada”, por el carácter altamente invasivo de esta planta que fue introducida como parte de un programa del gobierno que proponía el aprovechamiento de dicha especie para enriquecer el suelo, debido a su alto contenido de nutrimentos, particularmente como abono verde en el cultivo de arroz. Los granjeros hindúes utilizan la planta remojándola durante 24 h para obtener un extracto acuoso, y después remojando las semillas de arroz en este extracto. La tradición les ha enseñado que el extracto de esta *Ipomoea* favorece la germinación y el crecimiento del cultivo, al mismo tiempo que reduce la competencia con malezas. Otro uso que se le da es combinando el extracto de *I. carnea* con orina de ganado vacuno, lo que supuestamente aleja algunos insectos y patógenos de los campos de cultivo (Oudhia, 2001).

De esta manera, el reconocimiento de los beneficios adquiridos a partir de estas prácticas tradicionales (uso de abonos verdes, coberturas vegetales y cultivos de cobertura), y el abuso de herbicidas y plaguicidas sintéticos en la protección de cultivos, que ha provocado la pérdida de su eficiencia debido a la resistencia adquirida de las malezas e insectos, ha obligado a un gran número de investigadores a enfocarse en la búsqueda de compuestos químicos, particularmente en las plantas, que representen nuevas formas de control de plagas, de origen natural, que tengan bajos niveles de toxicidad para un consumo humano y animal más seguro, y que causen menores daños al ambiente (Macías *et al*, 2003). En este sentido se considera que el estudio de la alelopatía desempeña un papel importante en el futuro control de malezas y en el mejoramiento de la productividad de los cultivos (Khalid *et al*, 2002). De este modo, la investigación sobre alelopatía en plantas es importante para conocer el efecto que los compuestos alelopáticos liberados al ambiente tienen sobre otras plantas y microorganismos del suelo y para encontrar nuevas alternativas ecológicas de manejo y control de plagas.

2. Antecedentes

2.1. *Ipomoea tricolor*

Un ejemplo interesante de plantas utilizadas en algunas zonas tropicales de México para el control de malezas, es el de la especie *Ipomoea tricolor*, la cual, como muchas otras Convolvulacea, produce una gran cantidad de metabolitos secundarios con actividad biológica. Esta especie junto con otras de la misma familia (v. gr. *Turbina corymbosa*), se han utilizado en rituales mágicos debido a la actividad alucinógena de los alcaloides del ergot presentes en grandes cantidades, particularmente en sus semillas.

Algunos agricultores del trópico utilizan a *I. tricolor* como abono verde, con el fin de enriquecer el suelo con materia orgánica y controlar malezas (Anaya, 1999). La especie *I. tricolor*, (conocida en México con el nombre común de: "tlitlitzin" y "coaxihuitl" en nahuatl; "badoh negro" en zapoteco, "xtabentum" en maya, "flor de la virgen", "hierba de las serpientes", "dondiego de día", "quiebra platos" o "tumba vaqueros"), es una hierba de origen neotropical, anual, nativa de Centro América que se ha adaptado a diversas regiones tropicales y subtropicales del mundo (conocida también como flying saucers, heavenly blue, morning glory, liane douce).

En México es frecuente observar a esta planta en las parcelas de cultivo en descanso del estado de Morelos y otros estados del sureste mexicano. *I. tricolor* crece abundantemente como maleza rastrera y trepadora desde agosto hasta diciembre. En este periodo los campesinos de la región dejan que la planta viva crezca en estas parcelas para proteger el suelo de la erosión, para enriquecerlo de materia orgánica y porque es capaz de eliminar una gran cantidad de malezas debido a sus propiedades alelopáticas. Una vez que termina el periodo de dos o tres meses de crecimiento, la planta se corta, se deja secar y posteriormente se incorpora al suelo como abono verde.

Lo anterior llevó a Anaya y colaboradores (1990, 1995) a investigar el efecto alelopático de *I. tricolor*. En estos estudios, se realizaron experimentos en el laboratorio y en el invernadero donde se comprobó el efecto fitotóxico de los lixiviados (1%), y los extractos orgánicos (100 µg/mL) (bioensayos *in vitro*), y la descomposición en el suelo de la parte aérea de esta planta. En el laboratorio, los resultados revelaron un efecto inhibitorio significativo sobre el crecimiento de la raíz de (*Amaranthus hypochondriacus* (Amaranthaceae) y *Echinochloa crus-galli* (Poaceae). También se realizó el fraccionamiento biodirigido de esta planta que permitió el aislamiento e identificación de sus principios

alelopáticos. Los resultados obtenidos demostraron que los compuestos alelopáticos son una mezcla de resinas glicosídicas típicas de estas convolvuláceas. Posteriormente, en el invernadero, se observó que en las macetas donde se incorporó *I. tricolor* para su descomposición, el número de arvenses monocotiledóneas y dicotiledóneas fue significativamente menor a los controles.

Pereda-Miranda y colaboradores (1993) describieron la estructura de la Tricolorina A, el principal compuesto alelopático de la mezcla de resinas de *I. tricolor*: [ácido (11S)-hidroxihexadecanoico11-O- α -L-rhamnopiranosil-(1 \rightarrow 3)-0- α -L-{2-O-(2S-metilbutiril)-4-O-(2S-etilbutiril)}rhamnopiranosil-(1 \rightarrow)-0- β -D-glucopiranosil-(1 \rightarrow 2)- β -D-fucopiranosido-(1,3''-lactona)] (Figura 1). Este compuesto resultó tener efectos fitotóxicos, citotóxicos, antimicrobianos e inhibidores de la actividad de la ATPasa de membrana plasmática en raíces de *Echinochloa crus-galli* (Cruz-Ortega *et al.*, 1990; Calera, *et al.*, 1995).

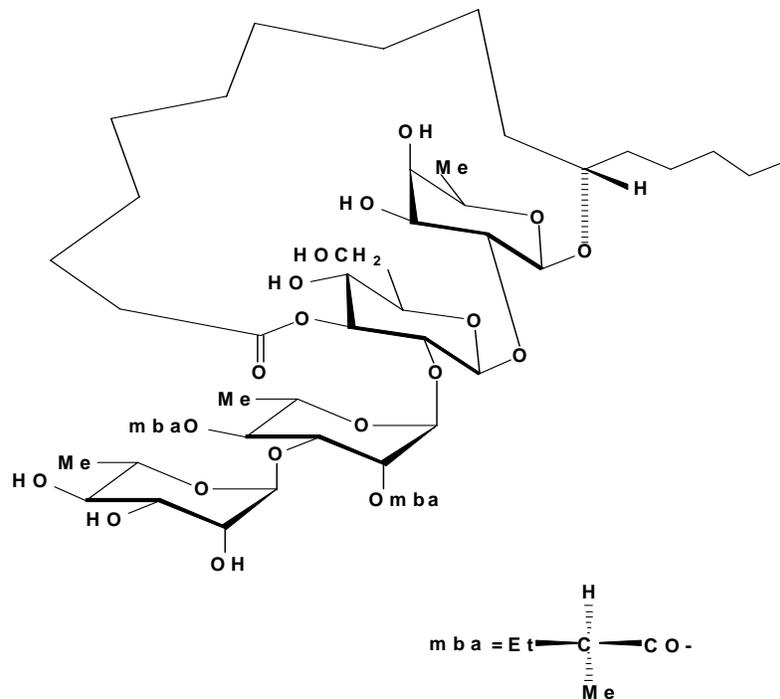


Figura 1. Estructura de la Tricolorina A.

3. Hipótesis

El uso de la planta *I. tricolor* como cultivo vivo de cobertura en algunas prácticas agrícolas tradicionales del estado de Morelos para el control de malezas, involucra un fenómeno alelopático. En invernadero, la descomposición de *I. tricolor* en el suelo añadirá a ese potencial alelopático, que puede seguirse expresando sobre la emergencia de malezas, su efecto como abono verde el cual, por medio de su aportación de materia orgánica y nutrimentos al suelo, favorecerá el crecimiento del maíz.

4. Objetivos

4.1. Objetivo General

Estudiar, mediante un experimento en el invernadero, el efecto de la descomposición de *Ipomoea tricolor* en el suelo sobre el crecimiento de dos variedades de maíz: Costeño y V-910 – usadas frecuentemente por los campesinos en la zona de Yautepec, Morelos -, así como su efecto sobre la colonización de las raíces del maíz por hongos micorrízico-arbusculares, la abundancia y biomasa de malezas que emergen espontáneamente en el suelo de las macetas y las características físicas y químicas del mismo.

4.2. Objetivos Particulares

- Analizar la concentración de nitrógeno y fósforo total de la parte aérea seca de *I. tricolor* que se va a adicionar al suelo de las macetas, antes del experimento.
- Determinar el efecto de los distintos tratamientos (CN: suelo solo con arena, CN2: suelo con arena y material plástico; CP: suelo con arena y material plástico inerte más un herbicida comercial; I: suelo con arena más la parte aérea de *I. tricolor*) sobre la altura de las dos variedades de maíz (maíz Costeño y maíz V-910).
- Realizar un análisis de crecimiento clásico del maíz al final del experimento.

- Determinar el efecto de los distintos tratamientos sobre el número de malezas monocotiledóneas y dicotiledóneas que emerjan en las macetas. Asimismo, evaluar la biomasa final de estas monocotiledóneas y dicotiledóneas en los diferentes tratamientos.
- Evaluar el efecto de los diferentes tratamientos sobre la colonización de micorrizas en las raíces de las dos variedades de maíz.
- Evaluar el efecto del agua de percolación de las macetas con los diversos tratamientos después del riego, sobre la germinación y crecimiento radical del amaranto a lo largo del experimento.
- Conocer la estabilidad de agregados y nutrientes del suelo (C, N, P, cationes intercambiables – Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ y Na^+) antes y después del experimento en cada uno de los tratamientos.

5. Materiales y Métodos

5.1. Recolecta del material vegetal y del suelo

La recolecta de hojas maduras, tallos y flores de *Ipomoea tricolor*, se realizó en el mes de octubre de 2004 en diversas zonas de Yautepec, Morelos, situada a los 18°53'01" de latitud norte y 99°03'47" de longitud oeste, a una altitud de 1200 m s.n.m. Las plantas recolectadas se secaron a temperatura ambiente sobre papel. Una vez secas las hojas se guardaron en bolsas de papel. Posteriormente se hizo una limpieza selectiva de este material, desechando los tallos más gruesos y dejando sólo las hojas y tallos delgados.

La colecta de suelo se realizó a principios del mes de mayo del 2005. Éste se colectó de un terreno agrícola de la misma zona que se encontraba en descanso desde hace 4 años. El suelo se extrajo desde la superficie hasta una profundidad de 30 cm aproximadamente. El suelo colectado se guardó en costales porosos de plástico y se transportó al laboratorio, se extendió para secarlo, se tamizó con un tamiz de apertura de malla de 1 cm para eliminar piedras y restos orgánicos, y se mezcló con una pala para homogeneizarlo. Debido a que el suelo era muy arcilloso y presentaba un drenaje deficiente, se le añadió arena silica (250 g de arena/1 Kg de suelo), previamente lavada y doblemente esterilizada (120°C durante una hora para cada esterilización), con el fin de mejorar el drenaje; a cada maceta se le añadieron 2.5 Kg de esta mezcla suelo-arena.

Asimismo, se realizó, antes del experimento, un análisis químico de la planta y un análisis físico-químico del suelo original (sin arena) y después del experimento el mismo análisis a los suelos de cada tratamiento.

5.2. Experimento en el invernadero

Para lograr el objetivo general de este trabajo, se llevó a cabo un experimento en el invernadero, en el cual se utilizaron dos variedades de maíz: una de porte bajo (tamaño de la planta pequeño) y ciclo corto (variedad 910) y otra de porte normal y ciclo corto (variedad Costeño). Ambas variedades están adaptadas a las condiciones climáticas de la zona de Yautepec y son comúnmente utilizadas por los campesinos del lugar, mismos que proporcionaron las semillas para este experimento.

5.2.1. Diseño Experimental

El experimento se llevó a cabo bajo un diseño de 3 x 4 (4 tratamientos y 3 condiciones); cada tratamiento con 5 repeticiones. Las condiciones y tratamientos se muestran en la Tabla 1:

Tabla 1. Tratamientos y condiciones del diseño experimental en el invernadero.

Condiciones Tratamientos	Suelo sin maíz	Maíz 1 Variedad Costeño	Maíz 2 Variedad 910
Control negativo 1 (CN)	5 macetas sin maíz	5 macetas con tres plántulas de maíz	5 macetas con tres plántulas de maíz
Control negativo 2 (CN2)	✓	✓	✓
Control positivo (CP)	✓	✓	✓
Parte aérea de <i>Ipomoea tricolor</i> (I)	✓	✓	✓

Descripción de los tratamientos:

- Control negativo 1 (CN). Suelo solo con arena.
- Control negativo 2 (CN2). Suelo con arena y material plástico inerte en una proporción de 2% (para semejar el efecto físico de la adición de *I. tricolor* al suelo).
- Control positivo (CP): Suelo con arena y material plástico inerte (en una proporción de 2%) más un herbicida comercial, Sencor 480 SC (pre y post emergente a la dosis recomendada).
- Suelo con arena más la parte aérea de *I. tricolor* (I) en una proporción de 2%.

A cada una de las 60 macetas del experimento, se les añadió 2.5 Kg de suelo y se regaron durante 15 días con el fin de hidratar y estabilizar la microbiota. Al mismo tiempo, las semillas de las dos variedades de maíz se sembraron en almácigos con suelo estéril para obtener plántulas que iban a ser transplantadas a las macetas. Al cabo de 15 días se incorporaron a las macetas los distintos tratamientos y éstas se regaron a capacidad de campo para dar inicio al experimento. Tres días después se escogieron plántulas de maíz del mismo tamaño y se trasladaron tres individuos por maceta con cinco repeticiones por tratamiento. Como parámetro físico se registró la temperatura máxima y mínima diaria del invernadero (Apéndice 1). El experimento tuvo una duración de seis semanas.

5.3. Análisis químico de *Ipomoea tricolor*: N y P total

Se analizó el contenido de N y P de la planta antes de comenzar el experimento. Se tomaron 10 g de la planta (hojas y tallos) y se trituraron en un mortero hasta obtener un polvo muy fino. El contenido de N y P en el tejido vegetal fue determinado después de la digestión de la muestra en un Technichon Autoanalyzer II del Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima del Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

5.4. Crecimiento del maíz

5.4.1. Altura de las dos variedades de maíz (Costeño y V-910) a lo largo del experimento

Cada cinco días, se midió la altura de las plantas de las dos variedades de maíz (Costeño y Variedad 910), desde la base del tallo hasta la punta de la hoja más larga. Las mediciones se realizaron a partir del trasplante de las plántulas de maíz a las macetas (tercer día del experimento) con diez mediciones posteriores (cada cinco días) hasta el término del experimento. A las seis semanas de iniciado el experimento, se cosechó el maíz y se midió su altura final. Con los datos obtenidos se realizaron las gráficas de crecimiento de altura para los distintos tratamientos y diferentes tipos de maíz. Para determinar diferencias significativas entre la altura de los diferentes tratamientos y tipos de maíz, se realizó un ANOVA multifactorial con Prueba de Tukey HSD con el programa STATISTICA (Data Analysis Software System) Versión 6.0 SatSoft, Inc. 2002, USA.

5.4.2. Análisis de crecimiento del maíz

Se midió, al tiempo inicial y al tiempo final, el peso fresco de la raíz, peso fresco del tallo, peso fresco de las hojas y área foliar del maíz. Posteriormente, las raíces, hojas y tallos se guardaron en bolsas de papel y se pusieron a secar en un horno a 72° C durante 48 h. Una vez secas, se midió el peso seco de la raíz, tallo y hojas. Con los datos obtenidos se realizó el análisis de crecimiento por el método de Hunt (1979); se obtuvieron los parámetros necesarios para el análisis de crecimiento clásico: tasa relativa de crecimiento: RGR; tasa de asimilación neta: NAR; proporción de área foliar: LAR; área foliar específica: SLA; proporción del peso foliar: LWR; proporción del peso del tallo: SWR; proporción del peso de la raíz: RWR y relación raíz/tallo: R/S.

Las fórmulas con las que se obtuvieron los parámetros mencionados se enlistan a continuación.

$$\text{RGR} = (\ln W_{t_2} - \ln W_{t_1}) / (t_2 - t_1).$$

Donde: W = biomasa seca total y t = tiempo de medición.

$$\text{NAR} = (W_2 - W_1) / (t_2 - t_1) \times (\ln LA_2 - \ln LA_1) / (LA_2 - LA_1).$$

Donde: LA = Área foliar total.

$$\text{LAR} = LA / W$$

$$\text{SLA} = LA / LW$$

Donde LW: Peso seco de la hoja total.

$$\text{LWR} = LW / W$$

$$\text{SWR} = SW / W$$

Donde: SW = Peso seco total del tallo.

$$\text{RWR} = RW / W$$

Donde: RW = Peso seco total de la raíz.

$$R / S = RW / (SW + LW)$$

Para determinar diferencias significativas entre tratamientos y variedades de maíz se realizó, para cada componente de crecimiento, un ANOVA multifactorial con Prueba de Tukey HSD con el programa STATISTICA Versión 6.0.

5.5. Arvenses monocotiledóneas y dicotiledóneas

5.5.1. Número y biomasa de arvenses monocotiledóneas y dicotiledóneas a lo largo del experimento

Cada cinco días durante todo el experimento se hizo el conteo de número de arvenses monocotiledóneas y dicotiledóneas que emergían en las macetas con las tres condiciones (macetas con maíz Costeño, macetas con maíz V-910, macetas sin maíz) y los diferentes tratamientos. En cada tiempo de muestreo, las arvenses monocotiledóneas y dicotiledóneas se sometieron por separado a un ANOVA de una vía con Prueba de Tukey HSD con el programa STATISTICA Versión 6.0. Para realizar la ANOVA, los datos fueron transformados a log₁₀.

Al término del experimento se cosecharon las arvenses completas (raíz y parte aérea de la planta) y se midió su peso fresco total. Posteriormente se guardaron en bolsas de papel y se pusieron a secar en un horno a 72° C durante 48 h, para medir su peso seco. Los resultados de la biomasa de arvenses mono y dicotiledóneas se sometieron por separado a un ANOVA de dos vías (como factores: tipo de maíz y tratamientos; y como variable dependiente: la biomasa) y prueba de Tukey HSD con el programa STATISTICA Versión 6.0.

5.6. Porcentaje de colonización micorrízica

Se realizó la determinación del porcentaje de colonización de micorrizas con el método de Phillips y Hayman (1970). Al término del experimento en el invernadero se eligieron las raíces de una de las plantas de maíz por maceta. Estas raíces se colocaron en vasos de plástico con una solución de alcohol al 50%, para fijarlas y conservarlas. Posteriormente las raíces fueron cortadas en segmentos de 2 cm de largo y se tiñeron con azul de tripano. Se colocaron horizontalmente 20 raíces por portaobjetos y se hicieron tres observaciones por raíz con un aumento de 40x. Se prepararon 5 portaobjetos por tratamiento. El porcentaje de micorrización se obtuvo a partir de la presencia o ausencia de estructuras micorrízicas. Para el análisis estadístico, los porcentajes obtenidos fueron transformados a $\arcseno \sqrt{X/100}$. Posteriormente, éstos se sometieron a un ANOVA de dos vías (dos factores: tratamientos y tipo de maíz; variable dependiente: el porcentaje ya con la transformación) y prueba de Tukey HSD con el programa STATISTICA Versión 6.0.

5.7. Bioensayos en cajas de petri con el agua de percolación de las macetas

Durante todo el experimento, las macetas se regaron (con 50 ml de agua) cada cinco días colectándose el agua de percolación que escurrió de ellas en cada tratamiento, para probar su efecto sobre la germinación y crecimiento de *Amaranthus hypochondriacus* en bioensayos en cajas de petri. El agua colectada se filtró con papel Whatman No. 1 y se midió la presión osmótica de la misma (Apéndice 2) con la finalidad de conocer el contenido de solutos en el agua e impedir cualquier daño a la germinación y crecimiento de las semillas, causado por una alta presión osmótica.

Los bioensayos se realizaron en cajas de petri de 3.5 cm con un disco de papel filtro Whatman No. 1. A cada caja se le añadió 1.5 ml de los lixiviados del respectivo tratamiento. Se incluyó un control con agua destilada. Se sembraron en cada caja 10 semillas de amaranto. Los bioensayos se realizaron bajo un diseño completamente al azar con 5 repeticiones por tratamiento. Las cajas se mantuvieron a 27⁰ C durante 36 h. en una estufa de germinación. Posteriormente, se midió la longitud de la raíz de las plántulas para evaluar el efecto de los diversos tratamientos sobre las mismas. Para analizar los resultados de la longitud de las raíces en los diferentes tratamientos y tipos de maíz, se realizó un ANOVA multifactorial con prueba de Tukey HSD con el programa STATISTICA Versión 6.0.

5.8. Análisis de suelo

Al término del experimento el suelo de las macetas de cada uno de los tratamientos se mezcló por separado, y se almacenó en bolsas de plástico para su posterior análisis físico y químico. Se analizó también el suelo original sin arena.

5.8.1. Análisis físico del suelo - Determinación de estabilidad de agregados del suelo

Al suelo original sin arena, y al suelo proveniente de cada uno de los tratamientos al finalizar el experimento en el invernadero, se les realizó la determinación de estabilidad de agregados con el Wet Sieving Apparatus (MCCPP00), el cual simula mecánicamente la acción erosiva del agua. El método utilizado es el procedimiento estandarizado de operación descrito en el Laboratorio de Edafología Ambiental del Instituto de Geología, UNAM. El suelo de cada condición y tratamiento fue tamizado con un tamiz de 8 mm. Se pesaron 4 g de cada suelo en cada uno de los tamices del aparato (0.25, 0.5, 1.0 y 2.0 mm) con tres repeticiones por tamiz. Los resultados obtenidos se analizaron mediante una prueba no paramétrica (de muestras múltiples independientes) Kruskal-Wallis con el programa STATISTICA Versión 6.0.

La determinación de estabilidad de agregados se realizó en el Laboratorio de Edafología Ambiental del Instituto de Geología, UNAM con asesoría de la Dra. María del Pilar Ortega Larrocea.

5.8.2. Análisis químico del suelo

Para el análisis químico del suelo, tanto de los diferentes tratamientos como del suelo original, las muestras fueron secadas al aire y tamizadas con un tamiz de apertura de malla de 2 mm.

Los análisis químicos del suelo fueron realizados en el Laboratorio de Edafología Ambiental del Instituto de Geología, UNAM con asesoría de la M. en C. Kumiko Shimada Miyasaka y la Dra. Lucy Mora Palomino.

5.8.2.1. Determinación de C y N total

Cinco gramos de suelo de cada tratamiento y condición se utilizaron para la determinación de la concentración total de C y N. Cada fracción se molió en un mortero de ágata y posteriormente se secó en una estufa a 105°C durante una hora. Se pesaron 15 mg del suelo seco y se realizó la lectura de las muestras en un Analizador Elemental CNHS Perkin Elmer 2400 Series II del Laboratorio de Edafología Ambiental del Instituto de Geología. UNAM.

5.8.2.2. Determinación de P lábil (soluble) en el suelo

Se realizó la determinación de P lábil extraído con NaHCO_3 de acuerdo al método de Olsen y Sommers (1982). Se pesaron 2.5 g de suelo por tratamiento y se colocaron en matraces Erlenmeyer de 250 ml. En cada determinación realizada se incluyó un blanco y una muestra patrón; se les añadieron a las muestras 50 ml de solución extractora (NaHCO_3 0.5 M pH 8.5) y se agitaron durante 30 min filtrándose inmediatamente a través de papel filtro Whatman No. 2. En algunas determinaciones se añadió 0.5 g de C activado a cada muestra para remover el exceso de materia orgánica y permitir la lectura en el espectrofotómetro. El P se determinó colorimétricamente (coloración azul) con molibdato de amonio y ácido ascórbico como agente reductor (Murphy y Riley, 1962). Una vez que el color azul se desarrolló al máximo, se midió la transmitancia en el espectrofotómetro (del Laboratorio de Edafología Ambiental del Instituto de Geología, UNAM) a 720 nm contra el cero de la curva patrón. Se realizó una repetición por tratamiento y variedad de maíz.

5.8.2.3. Determinación de cationes intercambiables (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ y Na^+)

Con base en la experiencia sobre análisis de suelos, se sabe que la conductividad eléctrica de un mismo tipo de suelo, generalmente no varía entre distintos tratamientos aplicados al mismo (M. en C. Kumiko Shimada Miyasaka, comunicación personal). Por esta razón, sólo se midió la conductividad eléctrica de algunas muestras (suelo inicial, suelo de la maceta con *Ipomoea tricolor* y maíz Costeño, y suelo de la maceta con herbicida y maíz V-910). Como se esperaba, la conductividad eléctrica de las muestras no fue mayor al 0.5 μs (micro siemens) y por lo tanto no fue necesario lavar las sales solubles con alcohol etílico al 80%.

Para la extracción de los cationes se pesaron 4 g de suelo en tubos de centrífuga de 50 ml. Se incluyeron 2 blancos de reactivos y la muestras patrón de cada determinación. Se agregaron 33 ml de acetato de amonio 1N a pH7 y se agitaron durante 10 min. Se centrifugó a 2500 rpm durante 5 min. Posteriormente se filtró el sobrenadante en un envase de plástico de 100 o 125 ml. Este procedimiento se repitió dos veces.

Para la determinación de Ca^{2+} y Mg^{2+} se hicieron diluciones con el sobrenadante obtenido en la extracción. Para estas diluciones se utilizó una solución de lantano al 0.5%. En los dos casos se prepararon curvas de calibración. Los resultados de las muestras fueron comparados con estas curvas. La determinación de estos cationes se hizo en el espectrofotómetro de absorción atómica del Laboratorio de Edafología Ambiental del Instituto de Geología, UNAM. Se realizó una repetición por tratamiento y variedad de maíz.

Para la determinación de K^+ y Na^+ se prepararon curvas de calibración. Se realizaron diluciones con el sobrenadante obtenido en la extracción. Para estas diluciones se utilizó una solución de Ce al 2%. Se prepararon curvas de calibración y los resultados de las muestras fueron comparados con estas curvas. La determinación de estos cationes se hizo en un flamómetro del Laboratorio de Edafología Ambiental del Instituto de Geología, UNAM. Se realizó una repetición por tratamiento y variedad de maíz.

6. Resultados

6.1. Análisis químico de *Ipomoea tricolor*: N y P total

Los resultados del análisis de la concentración de N y P de la planta seca antes de ser incorporada al suelo del experimento en el invernadero muestran que los valores de N total y P total fueron de 29.3 mg g^{-1} que equivalen a 2.9 %, y 5.4 mg g^{-1} que equivalen a 0.5%, respectivamente. A partir de estos resultados, se obtuvo la relación N:P con un cociente de 5.44.

6.2. Crecimiento del maíz

6.2.1. Altura de las dos variedades maíz (Costeño y V-910)

En la Figura 2 se muestran las curvas de crecimiento de las dos variedades de maíz bajo los diferentes tratamientos. Se observa que el aumento de tamaño del maíz en todos los tratamientos es constante a lo largo del tiempo y el desarrollo es similar en las dos variedades. A partir del día 23, en el tratamiento con *Ipomoea tricolor* (I), las plantas de ambas variedades muestran un mayor aumento en su tamaño; diferencia que es más notable con el avance del tiempo.

El análisis estadístico muestra que en el tratamiento con *Ipomoea tricolor* (I), el crecimiento de las dos variedades es significativamente mayor a los controles. Los controles presentaron los valores más pequeños sin mostrar diferencias significativas entre ellos, ni entre las dos variedades de maíz (Tabla 2).

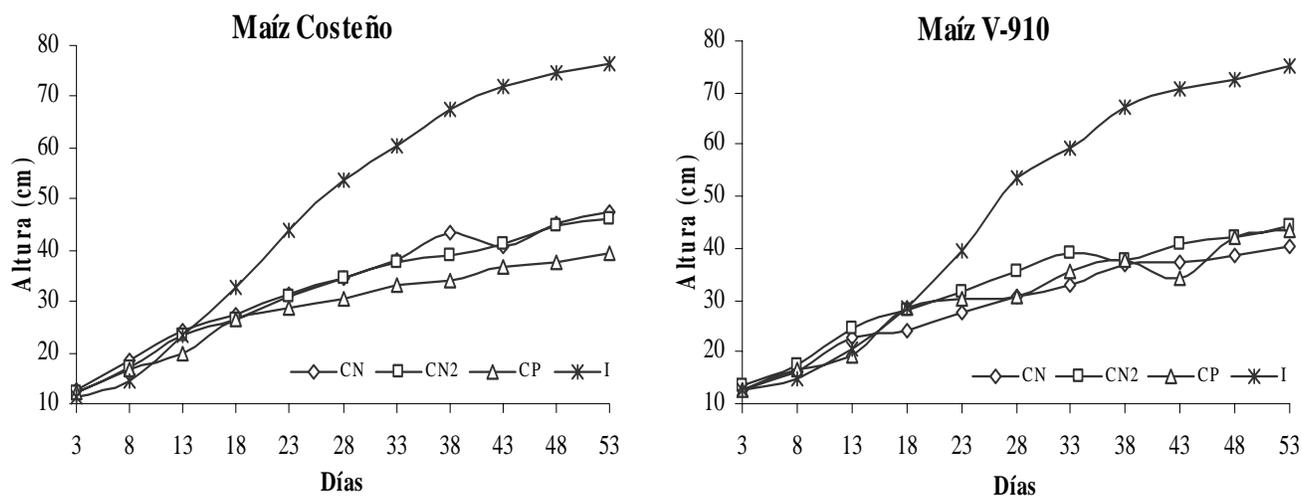


Figura 2. Altura de maíz en los diferentes tratamientos a lo largo de experimento. Tratamientos: CN = Suelo + arena; CN2 = suelo + arena + material plástico inerte; CP = suelo + arena + material plástico inerte + herbicida, I = suelo + arena + parte área de *I. tricolor*

Tabla 2. Altura (cm) entre los diferentes tratamientos y variedades de maíz. * = diferencias significativas ($p < 0.05$). Tratamientos: CN = Suelo + arena; CN2 = suelo + arena + material plástico inerte; CP = suelo + arena + material plástico inerte + herbicida, I = suelo + arena + parte área de *I. tricolor*

Tratamiento	Maíz	Altura (cm)
CN	Costeño	3.336 ± 0.369 ^b
	V910	2.930 ± 0.394 ^b
CN2	Costeño	3.361 ± 0.680 ^b
	V910	3.017 ± 0.339 ^b
CP	Costeño	3.131 ± 0.981 ^b
	V910	2.704 ± 0.703 ^b
I	Costeño	7,238 ± 0649 ^a
	V910	6.982 ± 1.344 ^a

6.2.2. Análisis de crecimiento

Se realizó el análisis clásico de crecimiento del maíz por el método de Hunt. La tasa de crecimiento relativo (RGR) hace referencia a la asignación de biomasa del inicio del experimento a la cosecha de las plantas. La Figura 3A muestra que las plantas de las dos variedades de maíz bajo el tratamiento de *Ipomoea tricolor* (I) presentaron un crecimiento significativamente mayor al de los demás tratamientos, sin mostrar diferencias significativas entre las dos variedades, aunque el maíz Costeño tiende a presentar valores un poco más elevados de crecimiento relativo (RGR). En contraste, las plantas de maíz en el tratamiento con herbicida mostraron valores de RGR significativamente más bajos. En este tratamiento tampoco se observan diferencias significativas entre las dos variedades de maíz.

La tasa de asimilación neta (NAR) es una medida indirecta de la actividad fotosintética. Durante el experimento (Figura 3B), esta tasa, en las dos variedades de maíz, fue similar en los dos controles negativos (CN y CN2) y el tratamiento con *Ipomoea tricolor* (I). En contraste, la NAR del maíz sometido al tratamiento con herbicida (CP) fue significativamente menor en las dos variedades.

Los valores de RGR y NAR de las dos variedades de maíz en el tratamiento con *Ipomoea tricolor* (I) resultan congruentes; ambas variedades se ven beneficiadas por la adición y descomposición de *Ipomoea* en el suelo. Asimismo, los valores de estos dos mismos parámetros en el maíz con el tratamiento de herbicida (CP) son congruentes, ya que los maíces en su crecimiento son significativamente inhibidos por este tratamiento.

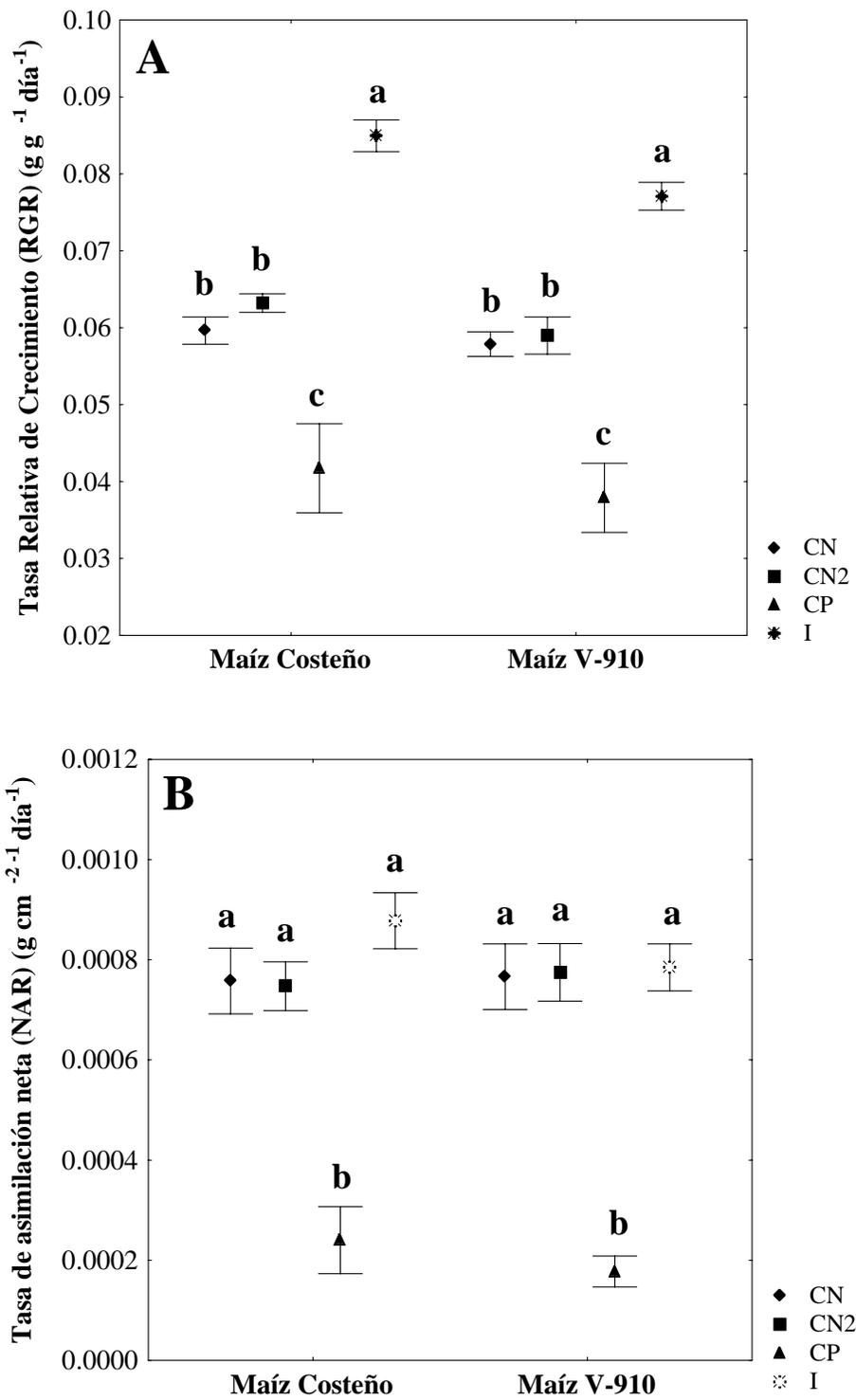


Figura 3. Análisis clásico de crecimiento de las dos variedades de maíz y los diferentes tratamientos. Tratamientos: CN = Suelo + arena; CN2 = suelo + arena + material plástico inerte; CP = suelo + arena + material plástico inerte + herbicida; I = suelo + arena + parte aérea de *I. tricolor*. (A) Tasa relativa de crecimiento (RGR). (B) Tasa de asimilación neta (NAR). Medias con desviaciones estándar. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

En la Tabla 2 se muestran todos los resultados del análisis de crecimiento y como podemos observar, a excepción de RGR y NAR, no es posible observar un patrón definido en los otros parámetros. Sin embargo se puede observar que la proporción de área foliar (LAR) en los controles negativo y positivo (CN y CN2), y en el tratamiento con *Ipomoea tricolor* (I) presenta valores significativamente más bajos. Los valores significativamente más altos de LAR son para el tratamiento con herbicida (CP) en las dos variedades de maíz; en éste tratamiento el maíz V-910 resultó significativamente diferente a los controles negativos y a *Ipomoea*. En el tratamiento con *Ipomoea*, aunque no se observan diferencias significativas entre los dos tipos de maíz, el maíz V-910 tiende a presentar los valores más elevados. Los valores observados en LAR son resultado de sus componentes: el área foliar específica (SLA) que es una estimación del espesor y densidad de las hojas, y el índice de peso foliar (LWR) que determina la proporción de peso de las hojas con respecto al peso total de la planta.

Los valores resultantes en el área foliar específica (SLA) tienen un comportamiento semejante a los de LAR. Los valores de SLA significativamente más altos los presentaron las dos variedades de maíz en el tratamiento con herbicida. Los valores significativamente más altos de LWR se presentan en el maíz V-910 en el tratamiento con herbicida (CP), lo que muestra diferencias entre ambas variedades de maíz.

RWR, SWR y R/S hacen referencia respectivamente a la proporción de peso de la raíz, a la proporción de peso del tallo y a la relación entre raíz y tallo de las plantas. Los valores de RWR del maíz V-910 son los únicos que son significativamente diferentes en el tratamiento con herbicida (CP). Por otro lado, los valores de SWR y de la relación R/S no muestran diferencias significativas entre tratamientos.

6.3. Arvenses monocotiledóneas y dicotiledóneas

6.3.1. Número total de arvenses monocotiledóneas y dicotiledóneas

Durante el tiempo del experimento, cada cinco días se realizó el conteo de arvenses monocotiledóneas y dicotiledóneas que crecieron en las macetas con maíz Costeño, maíz V-910 y macetas sin maíz, para los diferentes tratamientos (Figura 4).

Tabla 3. Análisis de crecimiento y sus componentes de las dos variedades de maíz en los diferentes tratamientos. RGR = Tasa de crecimiento relativo; NAR = Tasa de asimilación neta; LAR = Proporción de área foliar; SLA = Área foliar específica; LWR = Índice de peso foliar; RWR = Proporción de peso de la raíz; SWR = proporción de peso del tallo; R/S = Relación raíz/tallo. Letras diferentes en cada columna muestran diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

Tratamiento	Maíz	RGR ($\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$)	NAR ($\text{g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$)	LAR ($\text{m}^2 \text{ g}^{-1}$)	SLA ($\text{m}^2 \text{ g}^{-1}$)	LWR (g g^{-1})	RWR (g g^{-1})	SWR (g g^{-1})	R/S (g día^{-1})
CN	Costeño	0.059 ± 0.006 ^b	0.0007 ± 0.0002 ^a	116.8 ± 17.8 ^c	404.2 ± 55.3 ^{cd}	0.286 ± 0.05 ^c	0.543 ± 0.06 ^a	0.171 ± 0.04 ^a	1.215 ± 0.26 ^a
	V910	0.058 ± 0.005 ^b	0.0008 ± 0.0002 ^a	120.7 ± 42.8 ^c	375.1 ± 82.0 ^d	0.317 ± 0.07 ^{bc}	0.501 ± 0.05 ^{ab}	0.182 ± 0.04 ^a	1.025 ± 0.21 ^{abc}
CN2	Costeño	0.063 ± 0.004 ^b	0.0007 ± 0.0001 ^a	118.5 ± 33.6 ^c	396.1 ± 75.3 ^{cd}	0.297 ± 0.04 ^{bc}	0.532 ± 0.04 ^a	0.171 ± 0.04 ^a	1.176 ± 1.15 ^a
	V910	0.058 ± 0.008 ^b	0.0008 ± 0.0002 ^a	120.1 ± 42.8 ^c	373.2 ± 78.7 ^d	0.318 ± 0.08 ^{bc}	0.496 ± 0.07 ^{ab}	0.186 ± 0.04 ^a	1.015 ± 0.25 ^{abc}
CP	Costeño	0.042 ± 0.014 ^c	0.0002 ± 0.0002 ^b	167.8 ± 48.2 ^{ab}	515.2 ± 122.3 ^a	0.324 ± 0.04 ^{bc}	0.516 ± 0.07 ^{ab}	0.159 ± 0.05 ^a	1.103 ± 0.28 ^{ab}
	V910	0.038 ± 0.011 ^c	0.0002 ± 0.0000 ^b	180.3 ± 48.7 ^a	474.7 ± 151.5 ^{bc}	0.387 ± 0.06 ^a	0.420 ± 0.10 ^c	0.193 ± 0.06 ^a	0.771 ± 0.28 ^c
I	Costeño	0.085 ± 0.006 ^a	0.0009 ± 0.0002 ^a	124.1 ± 29.6 ^c	370.8 ± 91.9 ^d	0.337 ± 0.03 ^{abc}	0.446 ± 0.10 ^{bc}	0.217 ± 0.09 ^a	0.865 ± 0.35 ^{bc}
	V910	0.077 ± 0.006 ^a	0.0008 ± 0.0001 ^a	129.8 ± 34.4 ^{cb}	368.7 ± 73.1 ^d	0.351 ± 0.05 ^{ab}	0.451 ± 0.05 ^{bc}	0.199 ± 0.06 ^a	0.837 ± 0.17 ^c

Las Figuras 4A, 4C y 4E muestran el logaritmo 10 del número de arvenses monocotiledóneas que emergieron a lo largo del experimento en las macetas con maíz Costeño, maíz V-910 y en las macetas sin maíz respectivamente. En las macetas con herbicida (CP) no emergieron arvenses monocotiledóneas durante el experimento. En las macetas con maíz Costeño y maíz V-910 (Figura 4A y 4C) no se observaron diferencias significativas entre el número de monocotiledóneas presentes en los diferentes tratamientos a lo largo del tiempo. Por el contrario, el número de éstas que emergieron en las macetas sin maíz (Figura 4E) mostró diferencias significativas a partir del día 18 entre el tratamiento de *Ipomoea tricolor* (I) que presentó los valores más bajos y el CN2 con los valores más elevados.

Las Figuras 4B, 4D y 4F corresponden al número de arvenses dicotiledóneas que emergieron a lo largo del experimento en las macetas de maíz Costeño, maíz V-910 y macetas sin maíz respectivamente. En las macetas con herbicida, las dicotiledóneas empezaron a emerger a partir del día 38. En las tres figuras se observan diferencias significativas en algunos de los días siendo éstas más frecuentes en los tratamientos de las macetas con maíz V-910 y macetas sin maíz (Figura 4D y 4F). En el caso de las dicotiledóneas en las macetas con maíz Costeño (Figura 4B) se observaron diferencias significativas entre los tratamientos con herbicida (CP) y el control negativo (CN) en el día 53. En las macetas de maíz V-910 (Figura 4D) se observaron diferencias entre los tratamientos a partir del día 23, con excepción del día 33. Estas diferencias se dieron entre el tratamiento con *Ipomoea tricolor* (I) donde el número de dicotiledóneas es menor que en el control negativo (CN) el cual presentó el mayor número de éstas. Como ya se mencionó, a partir del día 38, se observó la presencia de dicotiledóneas en el tratamiento con herbicida (CP). Este tratamiento presentó los valores más bajos de número de dicotiledóneas seguido del tratamiento con *Ipomoea* (I).

El número de dicotiledóneas que emergieron en los diferentes tratamientos de las macetas sin maíz (Figura 4F) presentaron diferencias significativas desde el día 13 en adelante con excepción de los días 18 y 28. En los días 13, 23, 33, 38 y 43 del experimento, el número de dicotiledóneas en las macetas con *Ipomoea* (I) se mantiene significativamente más bajo en comparación con el control negativo (CN). En el día 48, los tratamientos muestran tres grupos: el herbicida (CP) con los valores más bajos, *Ipomoea tricolor* (I) con los valores intermedios, y los dos controles negativos (CN y CN2) con los valores más elevados.

Finalmente, es importante señalar que a lo largo del experimento, el número de arvenses monocotiledóneas fue menor al número de dicotiledóneas en todos los tratamientos, sin importar la

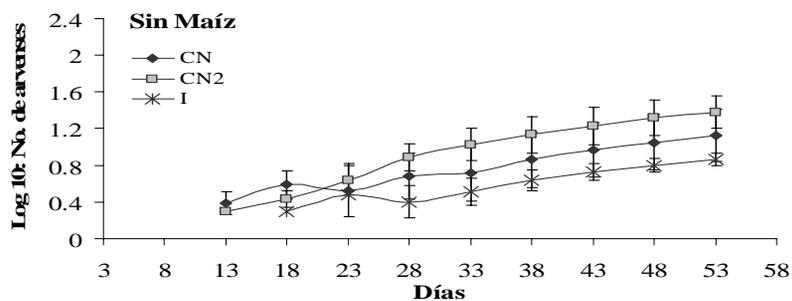
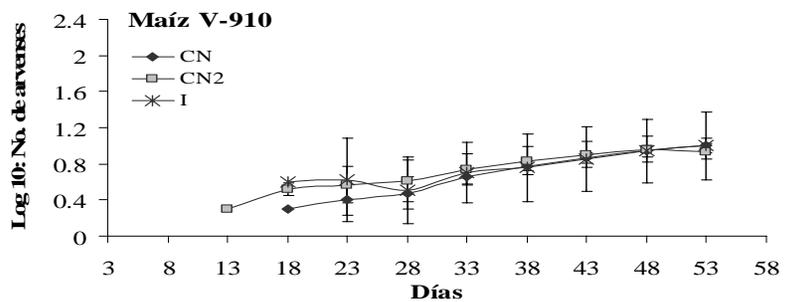
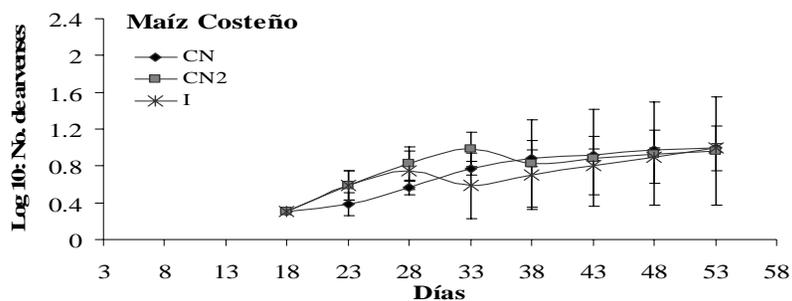
presencia o ausencia de maíz. Sin embargo, en general, el efecto inhibitorio de la descomposición de *Ipomoea tricolor* sobre la emergencia de arvenses fue significativo en el caso de las dicotiledóneas.

6.3.2. Biomasa total de arvenses monocotiledóneas y dicotiledóneas

El peso seco total de las monocotiledóneas no mostró diferencias significativas entre tratamientos y variedades de maíz. Sin embargo es posible observar la tendencia de mayor peso seco de estas arvenses en el tratamiento con *Ipomoea* (I) en las macetas con maíz y sin maíz. El tratamiento con herbicida no presentó arvenses monocotiledóneas (Figura 5).

En contraste, el peso seco total de las dicotiledóneas por tratamiento y variedad de maíz (Figura 5) si mostró diferencias significativas. Las dicotiledóneas que crecieron en las macetas de los dos controles negativos (CN y CN2) con las dos variedades de maíz presentaron los valores de biomasa más bajos, significativamente diferentes a algunos tratamientos de las macetas sin maíz donde la biomasa de dicotiledóneas resultó mayor. El peso seco de las dicotiledóneas muestra la misma tendencia a ser mayor en el tratamiento con *Ipomoea* en las macetas con maíz y sin maíz. El tratamiento con herbicida no presentó arvenses dicotiledóneas.

Monocotiledóneas



Dicotiledóneas

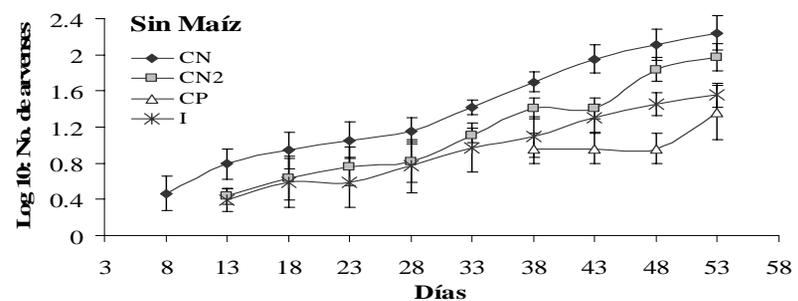
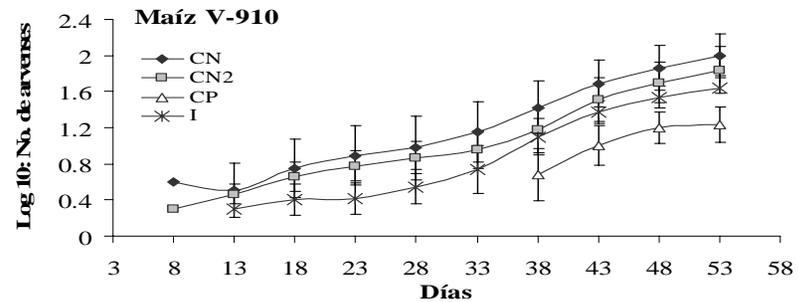
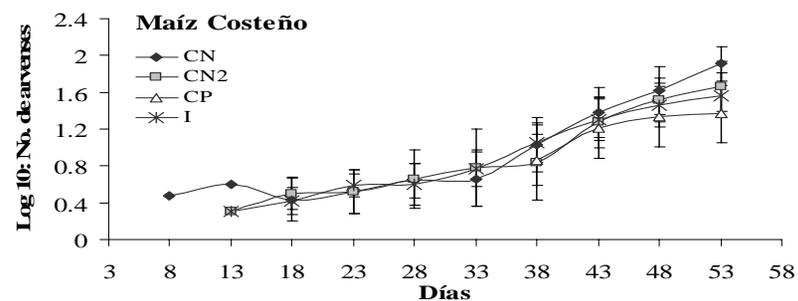


Figura 4. Log 10 del número de arvenses \pm desviación estándar, que emergieron en las macetas con los distintos tratamientos a lo largo del experimento ($p < 0.05$). Tratamientos: CN = suelo + arena; CN2 = suelo + arena + material plástico inerte; CP = suelo + arena + material plástico inerte + herbicida; I = suelo + arena + parte área de *I. tricolor*.

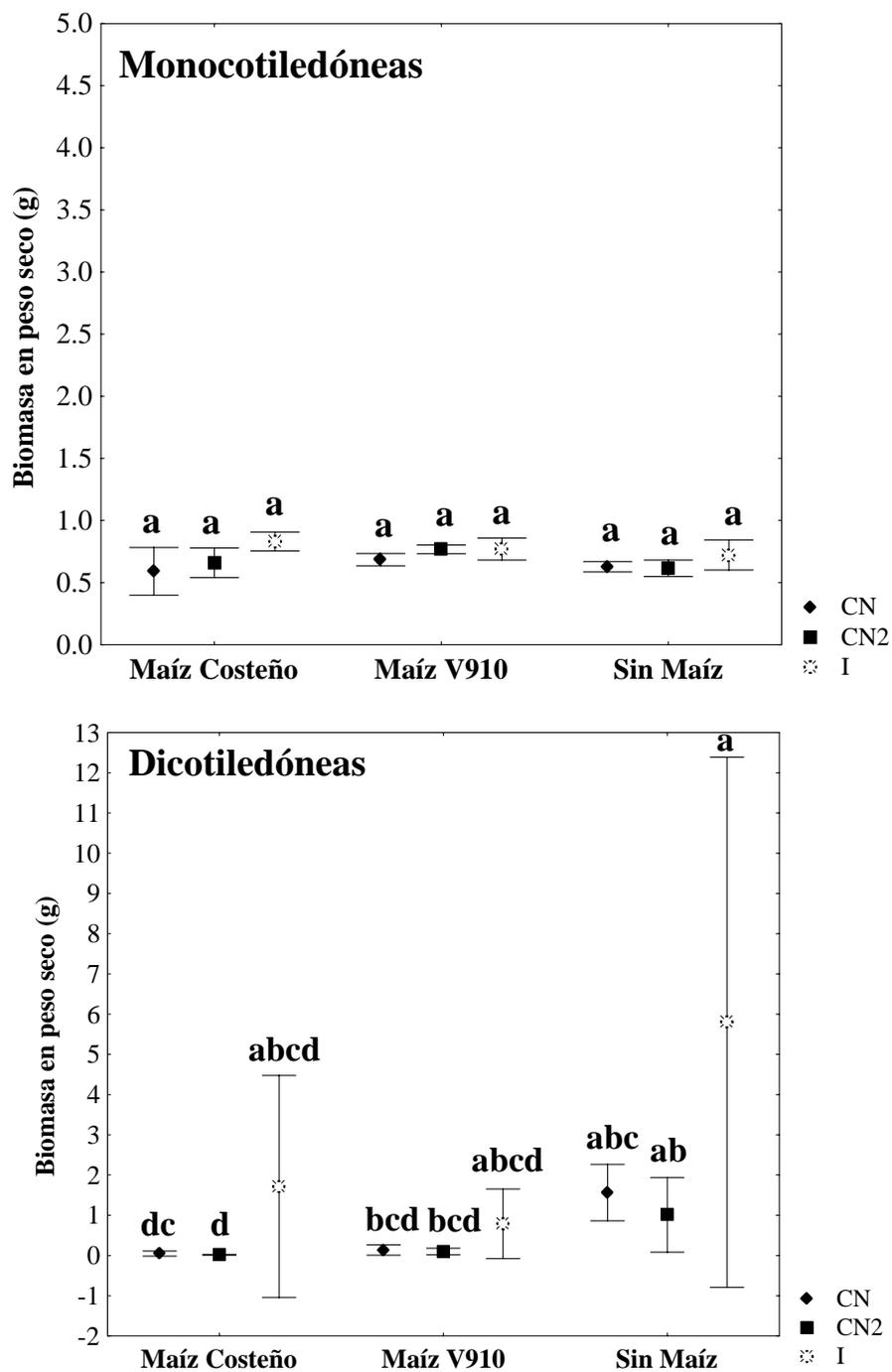


Figura 5. Biomasa en peso seco de arvenses (medias con error estándar). Letras distintas muestran grupos significativamente diferentes ($p < 0.05$). Tratamientos: CN = Suelo + arena; CN2 = suelo + arena + material plástico inerte; CP = suelo + arena + material plástico inerte + herbicida; I = suelo + arena + parte aérea de *I. tricolor*.

6.4. Porcentaje de colonización de micorrizas

En la Tabla 4 se presentan los valores de porcentaje de colonización micorrízica. El tratamiento con herbicida (CP) no se encuentra representado en esta Tabla debido a que el número de plantas obtenidas al término del experimento fue insuficiente para realizar este análisis.

Tabla 4. Porcentaje de estructuras micorrízicas encontradas en las raíces de las dos variedades de maíz. Letras diferentes en cada columna muestran diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$). Tratamientos: CN = Suelo + arena; CN2 = suelo + arena + material plástico inerte; CP = suelo + arena + material plástico inerte + herbicida; I = suelo + arena + parte aérea de *I. tricolor*.

Tratamientos	Maíz	Total	Hifas	Arbúsculos	Vesículas + Esporas
CN	Costeño	91 ± 5.35 ^a	41 ± 2.99 ^a	32 ± 7.59 ^a	18 ± 5.47 ^a
	V910	94 ± 3.91 ^a	40 ± 1.96 ^a	37 ± 3.56 ^a	17 ± 5.13 ^a
CN2	Costeño	92 ± 8.77 ^a	44 ± 5.36 ^a	28 ± 7.08 ^a	20 ± 9.72 ^a
	V910	95 ± 11.45 ^a	41 ± 5.51 ^a	38 ± 6.08 ^a	16 ± 3.59 ^a
I	Costeño	91 ± 5.76 ^a	41 ± 3.02 ^a	31 ± 4.50 ^a	19 ± 4.88 ^a
	V910	91 ± 5.17 ^a	42 ± 2.82 ^a	32 ± 4.95 ^a	16 ± 4.79 ^a

Los resultados obtenidos muestran que no existen diferencias significativas en los porcentajes obtenidos de cada estructura y el porcentaje total de estructuras encontradas. Sin embargo es posible observar una tendencia a un mayor porcentaje de vesículas + esporas en todos los tratamientos del maíz Costeño. Los mayores porcentajes en arbúsculos y en los totales corresponden a todos los tratamientos del maíz V-910. Y los valores correspondientes a las hifas presentaron valores similares en ambas variedades de maíz.

6.5. Bioensayos en cajas de petri con el agua de percolación de las macetas

Se evaluó el efecto del agua de percolación de las macetas de los distintos tratamientos, sobre la germinación y el crecimiento de la raíz de amaranto. Los resultados de germinación de las semillas tratadas con el agua de percolación de las macetas con los diferentes tratamientos fue similar a lo largo del tiempo (80% y 100%), lo que quiere decir que la germinación no fue afectada, por esta razón estos resultados no se presentan.

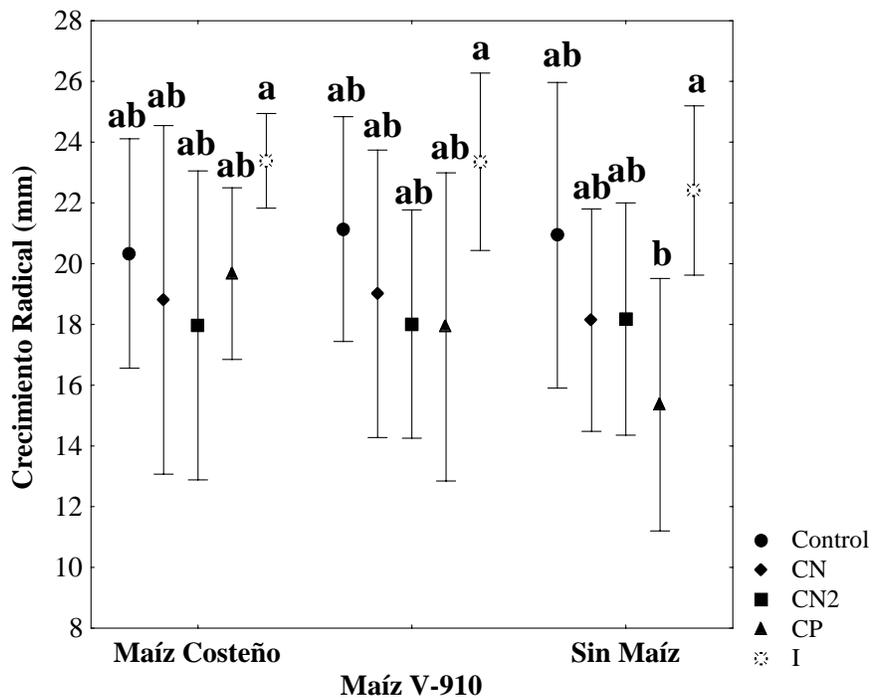


Figura 6. Efecto promedio y desviación estándar del agua de percolación de cada tratamiento sobre el crecimiento de la raíz de *Amaranthus hypochondriacus* * ($p < 0.05$). Tratamientos: CN = Suelo + arena; CN2 = suelo + arena + material plástico inerte; CP = suelo + arena + material plástico inerte + herbicida; I = suelo + arena + parte aérea de *I. tricolor*.

Los análisis estadísticos de los bioensayos no revelaron diferencias significativas entre los controles negativos (CN y CN2) y los tratamientos con herbicida (CP) e *I. tricolor* (I). El agua del tratamiento con herbicida de las macetas sin maíz tuvo un efecto inhibitorio significativo sobre el crecimiento de la raíz de amaranto. El agua de las macetas con *I. tricolor* tuvo un efecto estimulante; esta estimulación se mantuvo a lo largo del tiempo para las tres condiciones (maíz Costeño, maíz V-910 y macetas sin maíz).

6.6. Análisis de suelo

6.6.1. Análisis físico - Determinación de estabilidad de agregados del suelo

En general, en todos los tratamientos, la distribución de los agregados del suelo con diferente tamaño muestra que existe una tendencia a mayor cantidad de agregados del suelo entre > 0.5 mm y > 0.25 mm que entre > 2 mm y > 1 mm. Sin embargo, el análisis estadístico (Kruskal -Wallis) no mostró diferencias significativas entre los tratamientos (Figura 7).

Los agregados > 2 mm en las macetas con maíz Costeño y V-910 tienden a ser menos numerosos en los dos controles CN y CP en comparación con el control CN2 e *Ipomoea* (I). En cambio en los tratamientos de las macetas sin maíz, los agregados se encuentran en cantidades bajas pero más homogéneas y por lo tanto resulta difícil observar tendencias.

A pesar de que el análisis estadístico no arrojó diferencias significativas entre tratamientos, es posible ver que las fracciones estables de los agregados del suelo > 2 mm y > 0.25 mm tienden a tener mayores diferencias entre los tratamientos que las demás fracciones estables. Sin embargo, las altas variaciones dentro de los grupos fue el factor que no permitió observar las diferencias. La tendencia más clara se refiere al mayor número de agregados > 0.5 mm. Finalmente, los agregados del suelo > 1 mm presentan las menores diferencias entre tratamientos.

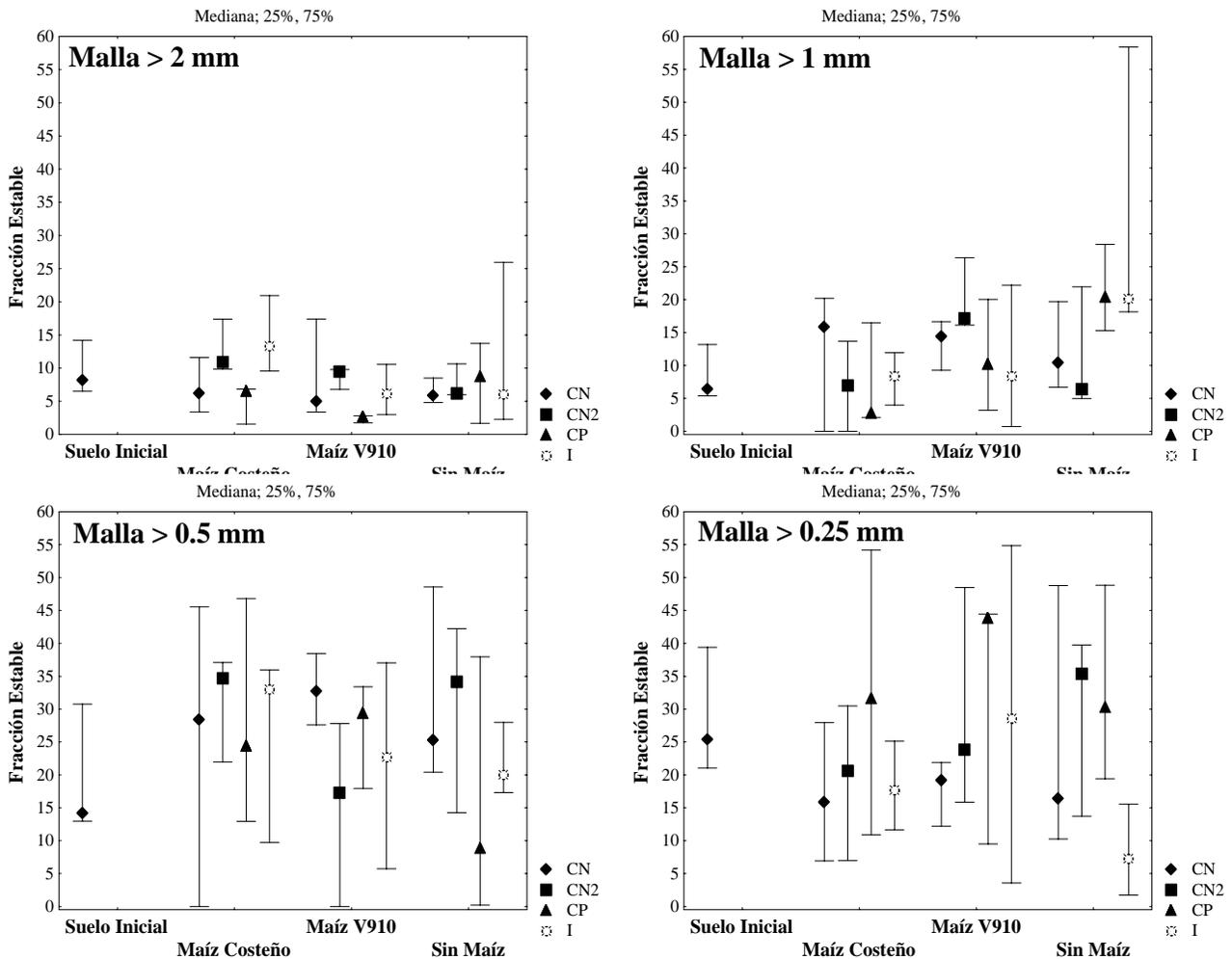


Figura 7. Fracciones estables de diferentes tamaños de agregados del suelo. Tratamientos: CN = Suelo + arena; CN2 = suelo + arena + material plástico inerte; CP = suelo + arena + material plástico inerte + herbicida; I = suelo + arena + parte aérea de *I. tricolor*.

Además de observar la distribución de los agregados del suelo según su tamaño, se obtuvo también la relación entre macro y microagregados (Figura 8A), lo que permitió evaluar la proporción de macroagregados del suelo con relación a las fracciones menores. Dependiendo del objetivo de la investigación, esta relación puede ser establecida considerando a las fracciones de macroagregados > 0.5 mm. Sin embargo, en el caso particular de este trabajo, se estableció a la fracción > 2 mm como macroagregados debido a las diferencias presentadas en la distribución de los tamaños de agregados del suelo (Figura 7). Cuando los datos son evaluados por medio de esta relación, se observa que aunque no existen diferencias significativas, sí puede observarse una similitud en las tendencias de los agregados del suelo de tamaño > 2 mm (los macroagregados) (Figura 7). En menor medida, esta similitud se observa entre la tendencia de agregados > 2 mm y el Índice de Estabilidad de Agregados (MWD) particularmente en los tratamientos con las dos variedades de maíz (Figura 8B).

El MWD es un indicador que pondera la proporción de las diferentes fracciones evaluadas en la matriz del suelo y permite comparar suelos de diferente estructura para observar cuál de ellos mantiene una mayor estabilidad. Esto significa que a mayor valor de este indicador, existe una mayor proporción de macroagregados y, por tanto, una menor susceptibilidad del suelo a la erosión. Los resultados del MWD muestran diferencias significativas entre tratamientos. Los tratamientos con el herbicida (CP), con maíz Costeño y con maíz V-910 presentaron los índices más pequeños y en el caso del tratamiento con *Ipomoea* (I), el índice que refleja mayor estabilidad corresponde al maíz Costeño y a las macetas sin maíz.

Específicamente, los tratamientos con maíz Costeño muestran que el control con el herbicida (CP) presenta el valor MWD más pequeño, el cual es significativamente diferente a los tratamientos CN2 e *Ipomoea* (I). Este último presenta el índice más elevado pero no es significativamente diferente al CN y CN2. En los tratamientos con maíz V-910 se observa que CP e *Ipomoea* (I) muestran un índice menor, significativamente diferente a CN2 el cual presenta el valor más elevado. Los tratamientos de las macetas sin maíz no presentan diferencias significativas entre ellos. La falta de diferencias significativas entre los valores se debe nuevamente a la alta variación que existe entre ellos.

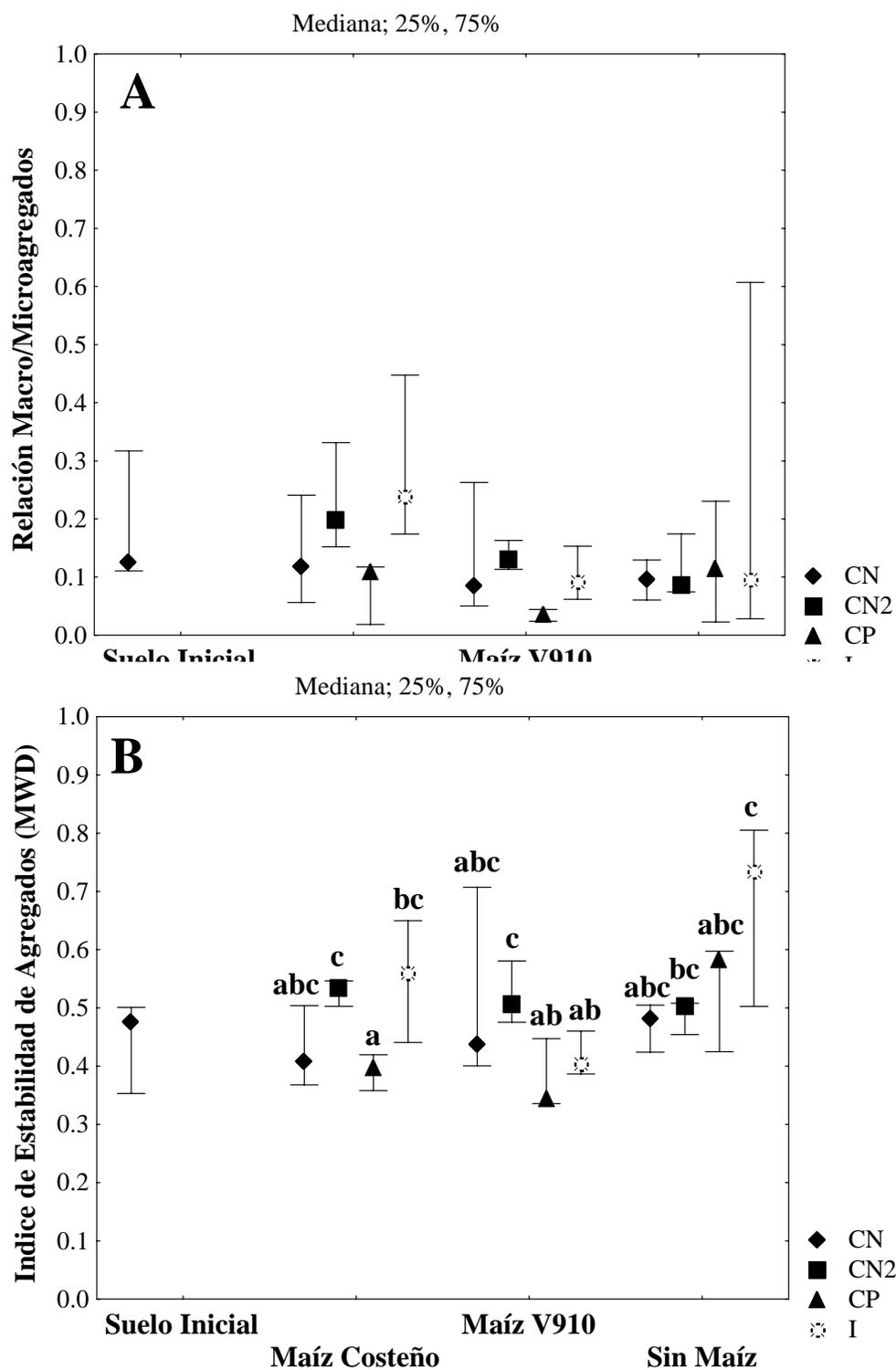


Figura 8. (A) Relación de macro y microagregados del suelo. (B) Índice de estabilidad de agregados (MWD). Tratamientos: CN = Suelo + arena; CN2 = suelo + arena + material plástico inerte; CP = suelo + arena + material plástico inerte + herbicida; I = suelo + arena + parte aérea de *I. tricolor*.

6.6.2. Análisis químico - Nutrientes del suelo

Los resultados del análisis químico de los suelos, antes y después del experimento (Tabla 5) permiten observar que, en general, existen diferencias entre el suelo inicial (antes del experimento) y todos los suelos después del mismo. Es importante considerar que el suelo inicial no se mezcló con arena sílica; en cambio, para el experimento en el invernadero, el suelo se mezcló con arena sílica, lo cual equivale a una dilución del 25%. A pesar de esto, se puede observar que en el tratamiento con *Ipomoea tricolor* (I) en las macetas con las dos variedades de maíz y sin maíz, se registraron valores similares en el porcentaje de C y N a los del suelo inicial, y ligeramente mayores a los demás tratamientos. La concentración de P lábil y K⁺ intercambiable son mayores en las macetas con *Ipomoea* (I) que en el suelo inicial y son más altos en los demás tratamientos. La concentración de Ca²⁺ en todos los tratamientos es ligeramente menor que en el suelo inicial; en cambio la de Mg²⁺ fue similar a la del suelo inicial en todos los tratamientos. En el caso del Na⁺ se observa un aumento en su concentración en los todos tratamientos después del experimento, en particular en las macetas con herbicida (CP) y sin maíz.

Tabla 5. Concentración de nutrientes del suelo al término del experimento en el invernadero. Tratamientos: CN = Suelo + arena; CN2 = suelo + arena + material plástico inerte; CP = suelo + arena + material plástico inerte + herbicida; I = suelo + arena + parte aérea de *I. tricolor*.

Tratamiento	Maíz	C Tot %	N Tot %	P lábil mgP/Kg	Ca ²⁺ cmol(+)/Kg	Mg ²⁺ cmol(+)/Kg	K ⁺ cmol(+)/Kg	Na ⁺ cmol(+)/Kg
Suelo Inicial		2.50	0.21	25.10	20.50	4.84	0.60	0.39
CN	Costeño	1.85	0.15	11.13	17.09	4.29	0.30	0.68
	V910	1.83	0.15	10.81	17.43	4.42	0.34	0.97
	S/M	1.87	0.15	11.79	17.46	4.35	0.41	0.80
CN2	Costeño	1.81	0.14	11.47	17.18	4.26	0.29	0.86
	V910	1.80	0.15	11.13	15.40	3.79	0.24	0.68
	S/M	1.79	0.14	11.95	17.68	4.43	0.41	0.86
CP	Costeño	1.74	0.14	11.60	17.12	4.32	0.54	0.97
	V910	1.80	0.15	11.95	18.65	4.18	0.51	0.91
	S/M	1.81	0.14	12.65	17.77	4.57	0.52	1.15
I	Costeño	2.13	0.19	26.47	17.09	4.42	1.92	0.77
	V910	2.03	0.18	27.01	17.68	4.80	2.27	0.94
	S/M	2.12	0.20	32.33	18.84	4.87	2.76	0.68

Finalmente, se realizó un análisis de correlación para determinar si el estado de agregación estuvo influenciado por la concentración de los nutrientes del suelo (Tabla 6). Los resultados obtenidos demostraron que no existe ninguna correlación significativa entre la concentración de nutrientes del suelo y el tamaño de los agregados del suelo. Sin embargo, es posible encontrar alguna tendencia en donde algunos nutrientes podrían, en cierta medida, intervenir en la agregación del suelo; es el caso de los macroagregados (> 2 mm) y el contenido total de fósforo. En contraste, los agregados > 1 mm muestran relación significativa negativa con los > 0.5 mm, y estos últimos con los > 0.25 mm.

Una mayor cantidad de relaciones significativas fue entre los nutrientes del suelo. El C y el N totales presentan relaciones positivas con la mayoría de los otros nutrientes, pero negativa con el Na⁺; el P lábil las tiene con el Mg²⁺ y el K⁺; el Ca²⁺ con el Mg²⁺, y el Na⁺ con el K⁺.

Tabla 6. Correlación de las fracciones estables y los nutrientes del suelo. Valores en negritas = p < 0.05.

	> 2 mm	> 1 mm	> 0.5 mm	> 0.25 mm	C_TOT	N_TOT	P_SOL	CA	MG	NA	K
> 2 mm	1.00										
> 1 mm	0.36	1.00									
> 0.5 mm	-0.26	-0.61	1.00								
> 0.25 mm	-0.27	-0.03	-0.58	1.00							
C_TOT	0.42	-0.14	-0.28	-0.05	1.00						
N_TOT	0.44	-0.08	-0.20	-0.18	0.94	1.00					
P_SOL	0.52	-0.01	-0.11	-0.27	0.80	0.92	1.00				
CA	0.18	-0.19	-0.31	0.39	0.70	0.60	0.49	1.00			
MG	0.38	0.05	-0.19	-0.06	0.67	0.67	0.74	0.75	1.00		
NA	-0.33	0.15	0.17	0.16	-0.71	-0.65	-0.40	-0.36	-0.13	1.00	
K	0.42	0.09	0.04	-0.38	0.48	0.71	0.91	0.24	0.63	-0.09	1.00

7. Discusión

Los abonos verdes y acolchados son ampliamente utilizados por los agricultores con la finalidad de mejorar las condiciones físicas y químicas del suelo y, en consecuencia, proveer a las plantas de mejores condiciones para crecer, ya sea porque mantienen niveles de humedad y temperatura adecuadas o porque se liberan compuestos orgánicos que al ser transformados por los microorganismos del suelo quedan disponibles como nutrimentos para las plantas. Asimismo, algunos abonos o acolchados son usados como una herramienta para controlar el crecimiento de malezas y/ o la aparición de plagas y enfermedades, lo cual está relacionado con la producción y liberación al medio de diversos compuestos aleloquímicos.

Conklin y colaboradores (2002) mostraron que el uso de *Trifolium pratense* como abono verde no afectaba el crecimiento de las semillas de maíz, pero en cambio, reducía la densidad y habilidad competitiva de *Brassica kaber*. Tian y Kang (1994) demostraron que los efectos fitotóxicos de *Gliricidia sepium* no son visibles sobre el crecimiento del maíz ya que no se observó un efecto negativo sobre su biomasa, sino que ésta tuvo un incremento significativo al incrementar los niveles de *Gliricidia* en el suelo. Los autores concluyeron que el efecto fitotóxico de esta planta al ser incorporada al suelo fue mitigado debido al aporte de nitrógeno como resultado de su descomposición. Estos resultados hablan de los efectos diferenciales que los aleloquímicos liberados durante la descomposición de una planta pueden tener sobre otras, así como de la combinación de diversos efectos durante la descomposición de la materia orgánica. Es decir, de la liberación conjunta o secuencial de alelopáticos y nutrimentos en donde las transformaciones de los aleloquímicos o alelopáticos por los microorganismos del suelo, junto con la adición de nutrimentos al mismo, pueden disminuir el efecto fitotóxico de una planta.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo muestran que la descomposición de *Ipomoea tricolor* sobre el suelo (al cual se le añadió arena sílica) favoreció el crecimiento de las dos variedades de maíz. En este caso, la adición de materia orgánica resultó positiva para el crecimiento de este cultivo. Esto fue posible observarlo a lo largo de todo el experimento, ya que las plantas de maíz en el tratamiento con *Ipomoea* crecieron de manera acelerada además de presentar las tasas relativas de crecimiento más elevadas.

Lo observado indica que efectivamente *Ipomoea tricolor* está funcionando como abono verde y esto puede ser confirmado observando la alta concentración de N y P en el tejido foliar de la planta (29.3 mg g⁻¹ y 5.4 mg g⁻¹ respectivamente). Aerts (1996) reporta que las concentraciones de N y P para algunas malezas y hierbas oscila entre los 22.2 mg g⁻¹ y 1.86 mg g⁻¹ respectivamente, lo que demuestra que *I. tricolor* presenta valores similares en el caso del N y más altos en el caso del P. Las concentraciones de estos elementos en algunas plantas perennes, deciduas y gramíneas se encuentran por debajo de los valores antes mencionados. Benton (1998) indica que en el caso del nitrógeno, los valores óptimos reportados para el tejido de las plantas oscila entre el 1.5 y 5.5 %; y en el caso del fósforo, los valores recomendados oscilan entre el 0.20 y el 0.40%. La relación N/P de *I tricolor* (5.4) no corresponde con el valor reportado por Aerts (1996) para malezas y hierbas (12). Por lo general, en plantas terrestres, el promedio de la relación N/P oscila entre los 12 y 13; sin embargo, los rangos pueden variar desde 1 hasta 100 (Güswell y Koerselman, 2002 y Knecht y Göransson, 2004). Así, se establece que si la relación es alta, la planta es deficiente en P; y si la relación es baja la planta es deficiente en N (Güswell, 2004). En el caso de *Ipomoea*, la relación N/P se considera baja a pesar de los altos niveles de N y P. Güswell y Verhoeven (2006) demostraron que las relaciones N/P del mantillo de dos sitios diferentes, disminuían con el incremento en las concentraciones de N y P. También Thompson y colaboradores (1997) encontraron una correlación negativa entre las concentraciones de N y P y su relación (N/P) en plantas cultivadas. Estos autores mostraron que las plantas que se encuentran en hábitats arables, a pesar de ser ricas en N, tienen bajas relaciones de N/P por el alto contenido de P que poseen, el cual es consecuencia del uso de fertilizantes.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo, muestran que los valores más elevados de algunos nutrimentos se encontraron en el suelo del tratamiento con *Ipomoea*. Es el caso del C, N, P lábil y K intercambiable. Estos resultados coinciden con los de Sangakkara y colaboradores (2004) quienes mostraron que la utilización de *Crotalaria juncea* y *Tithonia diversifolia* como abonos verdes en suelos donde creció maíz, incrementó significativamente la concentración de N, P y K⁺ en ellos. Esto se tradujo en un aumento significativo en el área foliar, las tasas relativas de crecimiento (RGRs) y la longitud y área superficial de las raíces del maíz.

Por otro lado, se observó que en el tratamiento con *Ipomoea tricolor* la emergencia de monocotiledóneas en las macetas sin maíz fue menor, pero no en las macetas donde las dos variedades de maíz crecieron. Posiblemente, la presencia de plantas incrementa las poblaciones de

microorganismos en el suelo acelerando la descomposición de la planta y por ende, la de los aleloquímicos que ésta libera. Como ya se ha mencionado, los microorganismos del suelo pueden transformar los compuestos alelopáticos en fuentes de N y C que son aprovechados por ellos y, posteriormente, los compuestos mineralizados son utilizados por las plantas. Como resultado de la actividad microbiana, es posible que en las macetas con maíz, las raíces de las plantas estén aprovechando la descomposición de la materia orgánica para abastecerse de nutrimentos y es posible que en este proceso de descomposición, los compuestos alelopáticos hayan sido degradados o transformados en compuestos no tóxicos. Kimber (1973), encontró que el rastrojo del chícharo enredador (pea vine) contenía una gran cantidad de material tóxico, el cual era removido durante el proceso de descomposición. Este autor encontró también variaciones en el efecto del compuesto fitotóxico en una variedad de avena (*Avena sativa*), ya que éste se volvió estimulante en cuatro días. Finalmente, Singh y colaboradores (2003) concluyeron que el bajo contenido de fenoles en el suelo infestado con *Ageratum conyzoides*, comparado con los extractos de sus residuos, podría ser el resultado de transformaciones en los compuestos una vez que éstos entran al suelo.

Además, como ya se mencionó, la respuesta de las plantas al efecto alelopático es diferencial y la interferencia en el crecimiento de algunas plantas, a partir de la descomposición de residuos vegetales, es selectiva. De este modo, el grado de afectación que algún compuesto o planta alelopática ejercen sobre el crecimiento de otras, va a depender del tipo de planta receptora. Norsworthy (2003), encontró que la incorporación de *Raphanus raphanistrum* en el suelo limitaba el número de plantas monocotiledóneas y dicotiledóneas de manera diferencial; un 2% de residuo sobre el suelo, disminuyó el número de monocotiledóneas entre un 13 y 67%, mientras que las dicotiledóneas disminuían entre un 90 y 100%.

Con base en lo anterior, en el presente trabajo se observó que la emergencia de arvenses monocotiledóneas fue menor a la de las dicotiledóneas. Sin embargo, no hubo diferencias significativas en el número de monocotiledóneas en las macetas con las dos variedades de maíz; aunque el número de monocotiledóneas en las macetas sin maíz con *Ipomoea* fue significativamente más bajo que en el control negativo 2 (CN2) a partir del día 18 del experimento. Por otro lado, a pesar de que las dicotiledóneas emergieron en mayor número, es posible observar, durante la descomposición de *Ipomoea tricolor*, una disminución significativa de éstas en las macetas donde creció el maíz V-910 y

en las macetas sin maíz. Todo esto indica un posible efecto alelopático negativo de la descomposición de la planta sobre la germinación de las arvenses.

El control relativo ejercido por la descomposición de *Ipomoea tricolor* sobre el número de arvenses, no se refleja en los resultados de la biomasa de éstas. Las dicotiledóneas muestran mayor biomasa en el tratamiento con *Ipomoea*, lo que indica una mayor resistencia al efecto alelopático, en contraste con las monocotiledóneas. Además, de acuerdo a la literatura, es posible que no sólo la transformación de los compuestos alelopáticos por los microorganismos del suelo este modificando el efecto, hay otros factores observados que pueden modificarlo, entre estos está, como ya se mencionó, la adsorción de los compuestos alelopáticos con las arcillas del suelo; el tamaño, estructura, carga y polaridad de los aleloquímicos los cuales pueden afectar la tasa de difusión de las raíces y finalmente la proximidad de los compuestos alelopáticos los cuales es poco probable que las raíces tenga contacto directo con estos compuestos (Bezuidenhout y Laig, 2006).

Los resultados del porcentaje de colonización de hongos micorrízicos VA en las raíces del maíz muestran que la incorporación y descomposición de *Ipomoea tricolor* en el suelo no afectó la capacidad de éstos para infectar las raíces del maíz. A pesar de que existen estudios que revelan el efecto negativo de compuestos alelopáticos sobre la colonización de las raíces por hongos micorrízicos, en el presente trabajo, no se observó este efecto. En otros estudios (Yun y Choi, 2002), se ha demostrado que la presencia de micorrizas disminuye o aligera los efectos negativos de los alelopáticos.

En relación con los bioensayos para probar el efecto del agua de percolación de las macetas sobre el crecimiento de la raíz de amaranto, los resultados obtenidos en el presente trabajo muestran tal variación que no es posible sacar conclusiones definitivas. Sin embargo, los resultados con mayor consistencia se refieren al efecto del agua proveniente de las macetas con *Ipomoea tricolor*, la cual, posiblemente por el aumento de los nutrimentos, mostró la tendencia de estimular el crecimiento de la raíz de amaranto en los bioensayos a través de todo el experimento.

Algunas investigaciones demuestran la existencia de diversos factores que determinan el grado de toxicidad de una planta. Uno de estos factores hace referencia a la concentración ya que el efecto de los alelopáticos se modifica al aumentar sus concentraciones (An, 2005; An *et al*, 2001; Sinkkonen, 2001). En los bioensayos con el agua de percolación de las macetas, lo que se colectó fue la llamada agua gravitacional, la cual está muy poco tiempo en contacto con los tejidos en descomposición. Esto

pudo haber determinado una concentración muy baja de los alelopáticos de *Ipomoea tricolor* en esta agua colectada.

La dinámica de descomposición también es importante para determinar la actividad inhibitoria de una planta. Se han desarrollado modelos matemáticos que muestran la dinámica de descomposición y liberación de los compuestos alelopáticos. En ellos se incluyen factores bióticos y abióticos que pueden afectar el comportamiento alelopático de una planta (Sinkkonen, 2001, An *et al*, 2002, An *et al*, 2003, Sinkkonen, 2003). Se sabe que la descomposición de una planta genera transformaciones en el tejido vegetal a partir del cual diferentes compuestos van a ser liberados al ambiente. Algunos de estos compuestos son utilizados por los microorganismos como fuente de C y N, mientras que otros permanecen en el suelo al adsorberse a las partículas de arcilla y formar parte de los agregados del suelo. Las transformaciones que ocurren en el tejido vegetal en descomposición son dependientes de la calidad del recurso. En el caso de *Ipomoea* sólo se midió el contenido de N y P total, los cuales no son limitantes en el tejido de las hojas de *Ipomoea* en descomposición. Es decir, que la composición química del tejido también es un factor importante que determina la tasa de descomposición y la dinámica de liberación de los compuestos. En este sentido es importante considerar la naturaleza química de los compuestos alelopáticos para entender el efecto fitotóxico sobre otras plantas, así como el contenido de arcillas en el suelo que pueden adsorber los compuestos tóxicos que las plantas liberan durante la descomposición.

En el caso de *Ipomoea tricolor* se tiene conocimiento que las resinas glicosídicas son las responsables del efecto fitotóxico de la planta. Específicamente se sabe que la Tricolorina A es el compuesto con mayor actividad fitotóxica. Achnine *et al*, 1999 midió el efecto de la Tricolorina A y dos derivados de éste (ácido tricolórico y ester metil) sobre la actividad fotosintética de las hojas de espinaca. Los resultados demostraron que la Tricolorina A, a diferencia de los derivados del compuesto, es un fuerte inhibidor y/o desacoplador del transporte de electrones y de la síntesis de ATP. Los autores concluyeron que la estructura de la Tricolorina A (estructura macrocíclica tipo lactona) es un requerimiento importante para su actividad desacopladora debido a que la hidrólisis del compuesto provoca la pérdida de su potencial inhibidor. En lo que se refiere al presente estudio, es posible que durante la descomposición de *Ipomoea tricolor*, los compuestos alelopáticos hayan sido transformados a derivados y/o compuestos bajos en actividad fitotóxica. Esto es consistente con el índice de asimilación neta (NAR) el cual es el único parámetro que hace referencia a la actividad fotosintética de

la planta. En este caso, los resultados obtenidos muestran que los valores de NAR no se ven afectados por la adición de los residuos vegetales de *I. tricolor*.

Es importante señalar que el suelo utilizado en el experimento fue tamizado con tamiz de 1 cm y para el análisis de agregados debió haberse pasado por uno de 8 cm; esto altera un poco los resultados del análisis de agregados, de tal forma que los resultados no muestran relaciones evidentes, únicamente tendencias. En relación a los tratamientos donde se aplicó *Ipomoea tricolor* (50 g equivalente al 2%) específicamente en las macetas de maíz Costeño y macetas sin maíz, fue posible observar un ligero aumento en el Índice de Estabilidad de Agregados (MWD). A pesar de que el aumento en MWD no es significativo, lo observado es consistente con lo reportado en la literatura en donde se indica que algunas prácticas de manejo agrícolas como el abonado del suelo o la incorporación de residuos vegetales en la superficie favorecen la estructura del mismo (Martens, 2000; Mikha y Rice, 2004; Bronick y Lal, 2005; Jiao *et al.*, 2006; Wei *et al.*, 2006). Chan y Heenan (1996) y Bronick y Lal (2005) señalaron que diferentes sistemas de raíces afectan la agregación del suelo de forma diferencial, esto está relacionado con algunas propiedades, exudados y funciones de las raíces. Reid y Goss (1981) encontraron que durante los primeros 25 días de crecimiento, las raíces de maíz tuvieron un efecto negativo sobre la estabilidad de agregados en el suelo. Estos autores postularon que la baja estabilidad de agregados estuvo relacionada con la proporción de raíces laterales, la liberación de compuestos orgánicos a través de las raíces y la calidad de estos exudados. Los resultados del análisis del MWD en el presente trabajo, no muestran diferencias significativas importantes entre el suelo de las macetas sin maíz y el de las macetas con las dos variedades de maíz. Finalmente, es posible observar en la relación macro/microagregados, que en todos los tratamientos con maíz, a diferencia de los tratamientos en donde no se sembró maíz, las raíces favorecieron la agregación del suelo.

Finalmente, los análisis químicos muestran que el suelo colectado para el experimento en el invernadero presentó mayor contenido de nutrientes (con excepción del Na intercambiable) en comparación con los suelos después del experimento. Sin duda, estas diferencias estuvieron determinadas por la adición de arena sílica al suelo del experimento, lo que significó una dilución del 25%. Esto no se observó con el Na intercambiable, ya que el suelo inicial presentó el valor más bajo de este elemento, lo cual indica un efecto de los tratamientos y variedades de maíz sobre el contenido de este catión en los suelos.

Específicamente, el tratamiento con herbicida (CP) presentó los valores más elevados de Na^+ , lo cual es consistente con lo reportado en la literatura en donde se indica que el uso de herbicidas, plaguicidas y fertilizantes aumenta la sodicidad del suelo (Rowell, 1994). A pesar de ello, los análisis demuestran que el suelo antes del experimento y los suelos después del mismo son suelos bajos en Na.

A pesar de la dilución que se le hizo al suelo del experimento con 25% de arena, fue posible observar al final del experimento, que en el tratamiento con *Ipomoea tricolor*, el suelo presentó características químicas semejantes a las del suelo antes del experimento, lo cual nos está indicando que hubo una rápida liberación de nutrientes de la materia orgánica en descomposición.

8. Conclusiones

La descomposición en el suelo de *Ipomoea tricolor* favoreció el crecimiento de las plantas de maíz. La tasa relativa de crecimiento (RGR) y la altura reflejan este comportamiento que muestra que el crecimiento fue significativamente mayor que en los demás tratamientos.

La descomposición de la materia orgánica aportó nutrientes al suelo que fueron utilizados por el maíz. El análisis de la concentración de N y P total del tejido foliar de *I. tricolor* (29.3 mg g⁻¹ y 5.4 mg g⁻¹ respectivamente) muestra que la planta tiene un alto contenido de estos nutrientes los cuales una vez en el suelo pueden ser un recurso aprovechable para las plantas. Estos resultados son consistentes con las altas concentraciones de algunos nutrientes del suelo (C, N, P lábil y K intercambiable) en las macetas donde se añadió *I. tricolor* al suelo.

La emergencia de malezas se vio ligeramente afectada por la descomposición de *I. tricolor*. El efecto inhibitorio sobre el número de malezas fue más notable en las monocotiledóneas que en las dicotiledóneas, sin embargo las diferencias significativas entre los tratamientos se dio en el número de arvenses dicotiledóneas.

La biomasa de las monocotiledóneas no se vio afectada por la descomposición de *I. tricolor*. En el caso de las dicotiledóneas aunque se observaron algunas diferencias éstas no fueron significativas. Sin embargo en los tratamientos con *I. tricolor* la biomasa no se vio inhibida por la descomposición de la planta; esto indica que el potencial alelopático de *I. tricolor* tiene una mayor efecto sobre la germinación de las arvenses y no sobre su crecimiento.

La descomposición de *I. tricolor* sobre el suelo no tuvo ningún efecto significativo sobre la colonización micorrízica de las raíces de maíz. Es posible que la colonización por sí misma no refleje el efecto directo de los compuestos alelopáticos de la planta, posiblemente alguna prueba fisiológica permita mostrar algún efecto.

La distribución de agregados del suelo no mostró diferencias significativas entre tratamientos. Es posible que estas diferencias no se hayan encontrado debido a la alta variación entre los datos. Los resultados del análisis del MWD tampoco mostraron diferencias significativas importantes entre el suelo de las macetas sin maíz y el de las macetas con las dos variedades de maíz. En la relación macro/microagregados, fue posible observar que todos los tratamientos con maíz, a diferencia de los tratamientos en donde no se sembró maíz, las raíces, favorecieron la agregación del suelo.

Finalmente, es importante subrayar que el efecto de los compuestos alelopáticos sobre el crecimiento y permanencia de otras plantas en el medio, es dependiente de diversos factores: la calidad del tejido vegetal, la concentración de los aleloquímicos, la dinámica de descomposición de los mismos, los factores ambientales como la temperatura y la humedad, la microbiota del suelo y las características físicas y químicas del mismo; es fundamental tomar estos aspectos en consideración cada vez que se investigue el potencial alelopático de una planta en descomposición.

9. Literatura Citada

- Abiven S., Menasseri S., Angers D. A. y Meterme P. 2006. Dynamics of Aggregate Stability and Biological Binding Agents during Decomposition of Organic Materials. *European Journal of Soil Science*.
- Achnine L., Pereda-Miranda R., Iglesias-Prieto R., Moreno-Sánchez R., Lotina-Hennsen B. 1999. Tricolorin A, a potent natural uncoupler and inhibitor of photosystem II acceptor side of spinach chloroplast. *Physiologia Plantarum*, 106:246-252.
- Aerts, R. 1996. Nutrient Resorption from Senescing Leaves of Perennials: Are there General Patterns?. *Journal of Ecology*, 84: 597-608.
- Aerts R. 1997. Climate, Leaf litter chemistry and Leaf litter decomposition in Terrestrial Ecosystems: A Triangular Relationship. *Oikos*, 79:439-449.
- Aggangan R. T., O'Connell A. M., McGrath J. F. y Dell B. 1999. The effects of *Eucalyptus globules* Labill. Leaf litter on C and N Mineralization in soils from pasture and native forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 31:1481-1487.
- Anaya A. L. 1990. Allelopathic Potential of Compounds Isolated from *Ipomoea tricolor* Cav. (Convolvulaceae). *Journal of Chemical Ecology*, 16:2145-2152.
- Anaya A. L. 1999. Allelopathy as a Tool in the Management of Biotic Resources in Agroecosystems. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 18:697-739.
- Anaya A. L. 2003. *Ecología Química*. Plaza Valdés, S.A. de C.V., México. pp. 349.
- Anaya A. L. 1999. Metabolitos secundarios y conservación de recursos naturales. En Orellana R., Escamilla J. A., Larqué Saavedra A. (Eds). *Ecofisiología Vegetal y Conservación de Recursos Genéticos*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida. pp. 187-205.
- Anaya A. L. y Cruz-Ortega R. 2001. La Alelopatía: algunos estudios de caso y posibles aplicaciones. En Anaya A.L., Espinosa-García F., Cruz-Ortega R. (Coords). *Relaciones Químicas entre Organismos: Aspectos Básicos y Perspectivas de su Aplicación*. Plaza y Valdés, S.A. de C.V., México. pp. 33-67.
- Anaya A. L., Ramos L., Cruz-Ortega R., Hernández J. G. y Nava V. 1987. Perspectives on Allelopathy in Mexican Traditional Agroecosystems: A Case Study in Tlaxcala. *Journal of Chemical Ecology*, 13:2083-2101.
- Anaya A.L., Sabourin D.J., Hernández-Bautista B.E. y Méndez-Ramírez I. 1995. Allelopathic potential of *Ipomoea tricolor* (Convolvulaceae) in a greenhouse experiment. *Journal of Chemical Ecology*, 21:1085-1102

An M., Pratley J. E. y Haig T. 2001. Phytotoxicity of Vulpia Residues: III. Biological Activity of Identified Allelochemical form Vulpia Residues. *Journal of Chemical Ecology*, 27: 381-392.

An M., Johnson I. R. y Lovett J. V. 2002. Mathematical Modelling of Residue Allelopathy: The Effects of Intrinsic and Extrinsic Factors. *Plant and Soil*, 246:11-22.

An M., Liu D. L., Johnson I. R. y Lovett J. V. 2003. Mathematical Modelling of Allelopathy: II. The Dynamics of Allelochemicals from Living Plants in the Environment. *Ecological Modelling*, 161:53-66.

An M. 2005. Mathematical Modelling of Dose-Response Relationship (Hormesis) in Allelopathy and its Application. *Nonlinearity in Biology, Toxicology, and Medicine*, 3:153-172.

Bayala J., Mando A., Ouedraogo S. J. y Teklehaimanot Z. 2003. Managing *Parkia biglobosa* and *Vitellaria paradoxa* Prunings for Crop Production and Improved Soil Properties in the Sub-Saharan Zone of Burkina Faso. *Arid Land Research and Management*, 17:283-296.

Benton J Jr. J. 1998. *Plant Nutrition Manual*. CRC Press, USA, pp. 149.

Bezuidenhout S. R. y Laing M. 2006. Allelopathy and its Influence in Soil Systems. In: Uphoff N., Ball A. S., Fernandes E., *et al.* *Biological Approaches to Sustainable Soil Systems*. Taylor and Francis, New York, pp. 764.

Brady N. C y Ray R. W. 2002. *The Nature and Properties of Soils*. 3th ed. Prentice Hall. pp. 960.

Bronick C. J. y Lal R. 2005. Soil structure and management: A Review. *Geoderma*, 124:3-22.

Brundrett M. 2004. Diversity and Classification of Mycorrhizal Associations. *Biological Reviews*, 79: 473-495.

Bumaya A. H y Naylor D. V. 1988. Phosphorus sorption and extractability in Andic soil incubated with plant residues of variable P content. *Plant and Soil*, 112: 77-81.

Buckles D. 1993. La Revolución de los Abonos Verdes. *Revista Pasos*, 5:30-33.

Buckles D. y Perales H. 1995. Farmer-based Experimentation with Velvetbean: Innovation with Tradition. *Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo, México*, pp. 22.

Caamal-Maldonado J. A., Jiménez-Osornio J. J., Torres-Barragán A. y Anaya A. L. 2001. The Use of Allelopathic Legume Cover and Mulch Species for Weed Control in Cropping Systems. *Agronomy Journal*, 93:27-33.

Calera M.R., Anaya A.L. y Gavilanes-Ruiz M. 1995. Effect of a phytotoxic resin glycoside on the activity of the H⁺-ATPase from plasma membrane. *Journal of Chemical Ecology*, 21:289-297.

- Camargo-Ricalde S. L. 2002. Dispersal, Distribution and Establishment of Arbuscular Mycorrhizal Fungi: A Review. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 71:33-44.
- Castells E., Peñuelas J. y Valentine D. W. 2003. Influence of the Phenolic Compound bearing species *Ledum Palustre* on soil N cycling in a Boreal Hardwood Forest. *Plant and Soil*, 251:155-166.
- Castells E., Peñuelas J. y Valentine D. W. 2005. Effects of Plant Leachates from Tour Boreal Understorey Species on Soil N Mineralization, and White Spruce (*Picea glauca*) Germination and Seedling Growth. *Annals of Botany*, 95:1247-1252.
- Cavigelli M. A. y Thien S. J. 2003. Phosphorus Bioavailability following Incorporation of Green Manure Crops. *Soil Science Society of American Journal*, 67:1186-1194.
- Cecchi A. M., Koskinen W. C. y Cheng H. H. 2004. Sorption-desorption of Phenolic Acids as Affected by Soil Properties. *Biology and Fertility of Soils*, 39:235-242.
- Chan K. Y y Heenan D. P. 1996. The Influence of Crop Rotation on Soil Structure and Soil Physical Properties under Conventional Tillage. *Soil and Tillage Research*, 37, 113-125.
- Conklin E. A., Erich M. S, Liebman M., Lambert D., Gallandt R. E. y Halteman A. W. 2002. Effects of red clover (*Trifolium pratense*) green manure and compost soil amendments on wild mustard (*Brassica kaber*) growth and incidence of disease. *Plant and Soil*, 238: 245-256.
- Cruz Ortega R., Anaya A.L., Gavilanes-Ruíz M., Sánchez Nieto S. y Jiménez Estrada M. 1990. Effect of diacetyl piquerol on the H⁺-ATPase activity of microsomes from *Ipomoea purpurea*. *Journal of Chemical Ecology*, 16: 2253-2261.
- Díaz-Zorita M., Perfect E. y Grove J. H. 2002. Disruptive methods for assessing soil structure. *Soil and Tillage Research*, 64: 3-22.
- Dicke, M. y Sabelis M. W. 1988. Infochemical terminology: based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds? *Functional Ecology* 2: 131-139.
- Ehrenfeld J. G. 2006. A Potential Novel Source of Information for Screening and Monitoring the Impact of Exotic Plants on Ecosystems. *Biological Invasions*, 8:1511-1521.
- Espinosa García F. J. y Sarukhán J. 1997. *Manual de Malezas del Valle de México*. UNAM, Fondo de Cultura Económica. México, D. F.
- Fosket D. E: 1994. *Plant Growth and Development: A Molecular Approach*. Academic Press, INC, USA. pp. 558.
- García D.E. 2004. Los Metabolitos Secundarios de las Especies Vegetales. *Pastos y Forrajes*, 27:1-11.

Gunatilake A. A. L. 2006. Natural Products from Plant-Associated Microorganisms: Distribution, Structural Diversity, Bioactivity, and Implications of Their Occurrence. *Journal of Natural Products*, 69:509-526.

Güsewell S y Koerselman W. 2002. Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. *Perspectives in Ecology, Evolution and Systematics*, 5: 37–61.

Güsewell S. 2004. N:P Ratios in Terrestrial Plants: Variation and Functional Significance. *Tansley Review*, 164:243-266.

Güsewell S. y Verhoeven J. A. J. 2006. Litter N:P Ratios Indicate Whether N or P Limits the Decomposability of Graminoid Leaf Litter. *Plant Soil*, 287:131-143.

Habte M. 2006. The Roles of Arbuscular Mycorrhizas. In: Uphoff N., Ball A. S., Fernandes E., *et al.* Plant and Soil Health. In *Biological Approaches to Sustainable Soil Systems*. Taylor and Francis, New York, pp. 764.

Harper J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London, pp. 892.

Hartman T. 2007. From Waste Products to Echochemicals: Fifty Years Research of Plant Secondary Metabolism. *Phytochemistry*, 68:2831-2846.

Hause B. y Fester T. 2005. Molecular and Cell Biology of Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. *Planta*, 221:184-196.

Hayman D. S. 1982. The Physiology of Vesicular Arbuscular Endomycorrhizal Symbiosis. *Canadian Journal of Botany*, 61:944-963.

Hong N. H., Xuan T. D., Tsuzuki E., Terao H., Matsuo M. y Khanh T. D. 2004. Weed Control of Four Higher Plant Species in Paddy Rice Fields in Southeast Asia. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 190:59-64.

Heal O. W., Anderson J. M. y Swift M. J. 1997. Plant Litter Quality and Decomposition: An Historical Overview, Pp. 3-30. In Cadisch G. y Giller K. E. (Eds.) *Driven by Nature – Plant Litter Quality and Decomposition*. CAB International, Wallingford.

Hong N. H., Xuan T. D., Tsuzuki E., Terao H., Matsuo M. y Khanh T. D. 2004. Weed Control of Four Higher Plant Species in Paddy Rice Fields in Southeast Asia. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 190:59-64.

Hunt R. 1990. *Basic Growth Analysis. Plant Growth Analysis for Beginners*. Unwin Hyman Ltd. London. pp. 112.

Hunt R. 2003. *Growth Analysis, Individual Plants*; pp. 579-588. En Tomas B., Murpdy D. J. y Murria D. (Eds.) 2003. *Enciclopedia of Applied Plant Sciences*. Academia Press, London.

Hu H., Tang C. y Rengel Z. 2005. Influence of Phenolic Acids and Phosphorus Mobilisation in Acidic and Calcareous Soils. *Plant and Soil*, 268:173-180.

Inderjit. 1998. Influence of *Pluchea Lanceolata* (Asteraceae) on Selected Soil Properties. *American Journal of Botany*, 85:64-69.

Inderjit. 2001. Soil: Environment Effects on Allelochemical Activity. *Agronomy Journal*, 93:79-84.

Inderjit y Callaway R. M. 2003. Experimental Designs for the Study of Allelopathy. *Plant and Soil*, 256:1-11.

Jiao Y, Whalen K. J., Hendershot H. W. 2006. No-Tillage and Manure Applications Increase Aggregation and Improve Nutrient Retention in a Sandy-Loam Soil. *Geoderma*, 134:24-33.

Khalid S., Ahmad T. y Shad R. A. 2002. Use of Allelopathy in Agriculture. *Asian Journal of Plant Science*, 1:292-297.

Khanh T. D., Chung M. I., Xuan T. D. y Tawata S. 2005. Cropping and Forage Systems/ Crop Ecology/ Organic Farming, *Journal of Agronomy and Crop Science*, 191:172-184.

Kimber, R. W. L. 1973. Phytotoxicity from Plant Residues. The Effect of Time Rotting of Straw from some Grasses and Legumes on the Growth of Wheat Seedlings. *Plant and Soil*, 38 :347-361.

Knecht M. F. y Göransson A. 2004. Terrestrial plants require nutrients in similar proportions. *Tree Physiology*, 24: 447-460.

Koerselman W y Meuleman A. F. M. 1996. The Vegetation N:P Ratio: a New Tool to Detect the Nature of Nutrient Limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33: 1441-1450.

Kraus T. E. C., Dahlgren R. A. y Zasoski R. J. 2003. Tannins in Nutrient Dynamics of Forest Ecosystems - A Review. *Plant and Soil*, 256:41-66.

La Caro F. y Rudd R. L. 1985. Leaf Litter Disappearance Rates in Puerto Rican Montane Rain Forest. *Biotropica*, 17:269-276.

Lambers H. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer, New York. pp. 540.

Law, J.H. y Regnier F.E., 1971. Pheromones. *Annual Review of Biochemistry*. 40: 533-548.

Levings S. C. y Windsor D. M. 1990. Fluctuaciones de las Poblaciones de Artrópodos de Hojarasca. In Rand A., Stanley, Windsor D. M. y Leigh, Jr., Giles E. (Eds.). *Ecología de un Bosque Tropical: Ciclos Estacionales y Cambios a Largo Plazo*. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, República de Panamá, pp. 452.

Liebman M. 2001. Weed Management: A need for Ecological Approaches; 1-39. In Liebman M, Mohler C. L., Staver C. P. (Eds). Ecological Management of Agricultural Weeds. Cambridge University Press, UK. pp. 544.

Macías F. A., Marín D., Oliveros-Bastidas A., Varela R. M., Simonet A. M., Carrera C. y Molinillo J. M. G. 2003. Allelopathy as a New Strategy for Sustainable Ecosystems Development. Biological Sciences in Space, 17:18-23.

Mann J. 1987. Secondary Metabolism. Clarendon Press. Oxford. pp. 352.

Margalef R. 1974. Ecología. Ediciones Omega, S.A. Barcelona. pp.951.

Martens D. A: 2000. Management and Crop Residue Influence Soil Aggregate Stability. Journal of Environmental Quality, 29:723-727.

Martens D. A. 2002. Relationship Between Plant Phenolic Acids Released during Soil Mineralization and Aggregate Stabilization. Soil Science Society of American Journal, 66:1857-1867.

Mikha M. M. y Rice C. W. 2004. Tillage and Manure Effects on Soil and Aggregate-Associated Carbon and Nitrogen. Soil Science Society of American Journal, 68:809-816.

Mohler C. L. 2001. Weed life history: Identifying Vulnerabilities; pp. 40- 98. En Liebman M, Mohler C. L., Staver C. P. (Eds). Ecological Management of Agricultural Weeds. Cambridge University Press, UK.

Molisch H. 1937. The Influence of One Plant on Another: Allelopathy. English Print, 2002.

Moonen A. C. y Barberi P. 2006. An Ecological Approach to Study the Physical and Chemical Effects of Rye Cover Crop Residues on *Amaranthus retroflexus*, *Echinochloa cruz-galli* and Maize. Annals of Applied Biology, 148:73-89.

Murphy, J. y Riley J. P. 1962. A Modified Single Solution Method for the Determination of Phosphate in Natural Waters. Analytica Chemical Acta: 27: 31-36.

Nordlund, D.A. y W.J. Lewis. 1976. Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and interspecific interactions. Journal of Chemical Ecology. 2: 211-220.

Norsworthy K. J. 2003. Allelopathic Potential of Wild Radish (*Raphanus raphanistrum*). Weed Technology, 17: 307-313.

Oliva A., Lahoz E., Contillo R. y Aliotta G. 2002. Effects of *Ruta graveolens* Leaves on Soil Characteristics and on Seed Germination and Early Seedling Growth of Four Crop Species. Annals of Applied Biology, 141:87-91.

Olsen S. R. y Sommers L. E. 1982. Phosphorus. In A. L. Page (Ed). Methods of Soil Analysis, Part 2, Agronomy Monographies Vol 9. 2nd ed. WASA y SSSA. Madison, WI, pp.430.

Orellano R., Escamilla J. A. y Larqué S. A. (Eds). Investigación Científica de Yucatán, Mérida. pp. 187-205.

Oudhia P. 2001. Common rice weeds used for first aid by Chhattisgarh farmers. In Oudhia P. (Ed). National research seminar on herbal conservation, cultivation, marketing and utilization with special emphasis on Chhattisgarh, "The Herbal State". Srishti Herbal Academy and Research Institute (SHARI) and Chhattisgarh Minor Forest Produce (Trading & Development) Co-operative Federation Ltd., Raipur, India, 13-14 pp. 133.

Pereda-Miranda R. y Mata R. 1993. Tricolorin A, Major Phytochemical inhibitor from *Ipomoea tricolor*. Journal of Natural Products, 56:571-582.

Phillips J. M. y Hayman D. S. 1970. Improved Procedures for Clearing Roots and Staining Parasitic and Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi for Rapid Assessment of Infection. Transactions British Mycological Society, 55:158-161.

Qirós H. R. y Ramírez M. C. 2006. Efecto de Rastrójos en el Nitrógeno de Biomasa Microbiana en un Agroecosistema Arrocerero Inundado. Agronomía Mesoamericana, 17: 167-178.

Rai B. y Strivastava A. K. 1982. Microbial decomposition of leaf litter as influenced by fertilizers. Plant and Soil, 66:195-204.

Reid J. B. y Goss M. J. 1981. Effect of Living Roots of Different Plant Species on the Aggregate Stability of Two Arable Soils. Journal of Soil Science, 32: 521-541.

Rice L. E. 1984. Allelopathy. 2a ed. Academia Press, INC, New York, pp. 422.

Rilling M. C. 2004. Arbuscular Mycorrhizae and Terrestrial Ecosystem Processes. Ecology Letter, 7:740-754.

Rilling M. C. y Mummey D. L. 2006. Mycorrhizas and Soil Structure. New Phytologist, 171:41-53.

Roberts K. J. y Anderson R. C. 2001. Effect of Garlic Mustard [*Alliaria petiolata* (Beib. Cavara & Grande)] Extracts on Plants and Arbuscular Mycorrhizal (AM) Fungi. The American Midland Naturalist, 146:146-152.

Rowell D. L. 1994. Soil Science: Methods and Applications. Longman Scientific and Technical, NY. pp. 279.

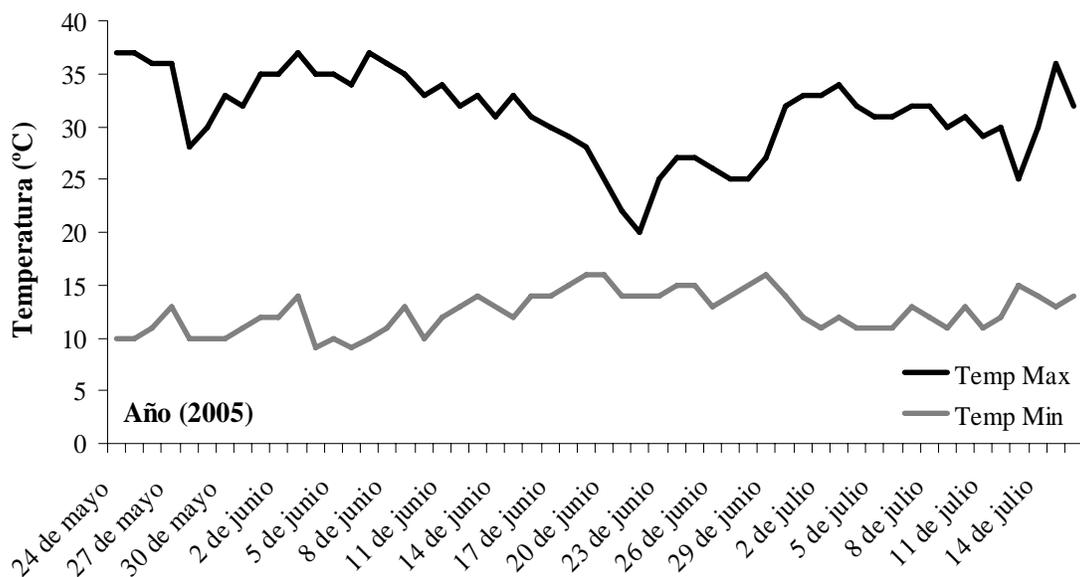
Sangakkara, U. R., Liedgens, M., Soldati A. y Stamp P. 2004. Root and Shoot Growth of Maize (*Zea mays*) as Affected by Incorporation of *Crotalaria juncea* y *Tithonia diversifolia* as Green Manures. Journal of Agronomy and Crop Science, 190:339-346.

- Sbarbati A. y Osculati F. 2006. Allelochemical Communication in Vertebrates: Kairomones, Allomones y Synomones. *Cells Tissues Organs*, 183:206-219.
- Shao L. P., Jun W. y Qin-Feng G. 2004. Mechanism and Active Variety of Allelochemicals. *Acta Botánica Sinica*, 46:757-766.
- Singh J. S. y Gupta S. R. 1977. Plant Decomposition and Soil Respiration in Terrestrial Ecosystems. *Botanical Reviews*, 43:449-528.
- Singh, H. P., Batish, D. R., Kohli, R. K., 2003. Phytotoxic Interference of *Ageratum conyzoides* with wheat (*Triticum aestivum*). *Journal of Agronomy and Crop Science*, 189:341-346.
- Sinkkonen A. 2001. Density-Dependent Chemical Interference - An Extension of the Biological Response Model. *Journal of Chemical Ecology*, 27:1513-1523.
- Sinkkonen A. 2003. A Model Describing Chemical Interference Caused By Decomposing Residues at Different Densities of Growing Plants. *Plant and Soil*, 250:315-322.
- Songwe N. C., Okali D. V. V, Fasehum F. E. 1995. Litter decomposition and nutrient release in a tropical rainforest, Southern Bakkundu Forest Reserve, Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, 11: 333-350.
- Souto C., Pellissier F. y Chiapusio G. 2000. Allelopathic Effects of Humus Phenolics on Growth and Respiration of Mycorrhizal Fungi. *Journal of Chemical Ecology*, 26:2015-2023.
- Srivastava L. M. 2001. *Plant Growth and Development*. Academic Press, China. pp. 772.
- Stinson K. A., Campbell S. A., Powell J. R., Wolfe B. E., Callaway R. M., Thelen G. C., Hallet S. G., Prati D. y Klironomos J. N. 2006. Invasive Plant Suppresses the Growth of Native Tree Seedlings by Disrupting Belowground Mutualisms. *PLoS Biology*, 4:727-731.
- Swift M. J., Heal O. W. y Anderson J. M. 1979. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems. Studies in Ecology 5*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 372.
- Thompson K., Parkinson A. J., Band R. S. y Spencer E. R. 1997. A Comparative Study of Leaf Nutrient Concentrations in a Regional Herbaceous Flora. *New Phytologist*, 136:679-689.
- Tiang G. y Kang B. T. 1994. Evaluating phytotoxic effects of *Gliricidia sepium* prunings on maize and cowpea seedlings. *Agroforestry Systems*, 26: 249-254.
- Tukey, H.B., Jr. 1969. Implications of Allelopathy in Agricultural Plant Science. *Botanical Review*, 35: 1-16.
- Tukey, H.B., Jr. 1971. Leaching of Substances form Plants. In: U.S. Natl. Comm. For IBP (Eds). *Biochemical Interactions among Plants*. Natl. Acad. Sci. Washington, pp. 25-32.

- Wei C., Gao M., Shao J., Xie D. y Pan G. 2006. Soil Aggregate and its Response to Land Management Practices. *China Particuology*, 4:211-219.
- Weston L. A. y Duke S. O. 2003. Weed and Crop Allelopathy. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 22:367-389.
- Whittaker R.H. y Feeny P.P. 1971. Allelochemicals: Chemical interactions between species. *Science* 171: 757-770.
- Wink M. 2003. Evolution of Secondary Metabolites from an Ecological and Molecular Phylogenetic Perspective. *Phytochemistry*, 64:3-19.
- Wilson K. A. 1960. The Genera of the Convolvulaceae in the Southeastern United States. *Journal of the Arnold Arboretum*, 41:298-317.
- Xuan T. D., Tawata S., Khanh T. D. y Chung I. M. 2005. Decomposition of Allelopathic Plants in Soil. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 191:162-171.
- Yadvinder-Singh, Bijay-Singh, Ladha J. K., Khind C. S., Gupta R. K., Meelu O. P. y Pasuquin E. 2004. Long-Term Effects of Organic Inputs on Yield and Soil Fertility in the Rice-Wheat Rotation. *Soil Science Society of American Journal*, 68:845-853.
- Yun K. W. y Choi S. K. 2002. Mycorrhizal Colonization and Plant Growth Affected by Aqueous Extract of *Artemisia princeps* var. *orientalis* And Two Phenolic Compounds. *Journal of Chemical Ecology*, 28:353-362.
- Zhang Q. 1997. Effects of Soil Extracts from Repeated Plantation Woodland of Chinese-fir on Microbial Activities and Soil Nitrogen Mineralization Dynamics. *Plant and Soil*, 19:205-212.
- Zimdahl R. L. 1993. *Fundamentals of Weed Science*. Academic Press, USA, pp. 450.

10. Apéndice.

Apéndice 1. Temperatura máxima y mínima registrada en el 2005 a lo largo del experimento en el invernadero.



Apéndice 2: Presión osmótica del agua de percolación de las macetas con los distintos tratamientos.

Tratamiento	Maíz	Fecha de lixiviados colectados										
		25/05/2005	01/06/2005	06/06/2005	11/06/2005	16/06/2005	21/06/2005	26/06/2005	01/07/2005	06/07/2005	11/07/2005	16/07/2005
CN	Costeño	34	26	16	28	15	26	16	13	12	12	8
	V-910	35	18	13	12	13	10	14	11	11	12	7
	S/M	33	28	19	17	15	11	10	8	9	11	18
CN2	Costeño	38	25	17	14	17	13	12	12	24	12	12
	V-910	34	22	19	16	17	12	14	12	13	12	16
	S/M	41	28	16	14	12	15	14	12	12	12	10
CP	Costeño	33	21	18	11	14	13	11	11	11	12	11
	V-910	33	22	18	13	14	14	11	12	13	10	10
	S/M	36	26	20	19	15	12	12	14	12	10	17
I	Costeño	36	25	21	23	22	18	17	19	15	15	10
	V-910	41	30	21	20	22	18	15	18	15	14	15
	S/M	41	27	22	22	26	23	23	25	21	21	23