

030583



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO 2ej

UNIDAD ACADÉMICA DE LOS CICLOS PROFESIONALES Y DE POSGRADO INSTITUTO DE ECOLOGIA

Desarrollo y Evaluación de un Modelo Dinámico Espacial del Crecimiento de Cultivos Asociados

TESIS QUE PRESENTA

Luis Enrique García Barrios

COMO REQUISITO PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTOR EN ECOLOGIA

TUTOR:

DR. MIGUEL FRANCO BAQUEIRO

COMITE DE ASESORES:

DRA. ELENA ALVAREZ-BUYLLA ROCES

DR. EXEQUIEL EZCURRA REAL DE AZUA

DR. JOHN H. VANDERMEER

MEXICO, D. F.

AGOSTO 1998

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

267828



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.

PAG. DESCONTINUADA

## DEDICATORIA

Para Teresa , con quien comparto la vida

Para mis abuelos, Adrián y Basilia,  
quienes me enseñaron a amar la tierra y sus frutos

San Cristobal de las Casas, Chiapas, a 15 de julio de 1998.

## Reconocimientos y Agradecimientos

Esta investigación es producto de la generosidad de muchas personas que me acompañaron y apoyaron en la tarea de definirla, realizarla, darla por terminada y escribirla. Estoy seguro que el esfuerzo y la contribución de todos ellos es mayor que el que alcanzo a percibir o a expresar en unas cuantas líneas. Sirvan estas pocas palabras, sin embargo, para agradecerles, en todo lo que vale, su amistad, participación y apoyo.

Miguel Franco Baqueiro compartió conmigo su amplia experiencia en el tema de investigación. Discutimos cada una de las etapas del estudio y siempre contribuyó a éste con ideas, observaciones críticas y sugerencias muy valiosas. La amistad y confianza que me brindó a lo largo del proceso y la alta dosis de amabilidad y paciencia que tuvo al final de éste fueron sin duda indispensables para la terminación del estudio.

David Mayer Foulkes participó muy activamente en esta investigación. Me acompañó muy de cerca y me orientó continuamente en el análisis y formulación de modelos, en los aspectos matemáticos del diseño del experimento, y en la elaboración de programas de simulación y análisis estadístico. Sus contribuciones y su amistad fueron cruciales para hacer realidad los propósitos del estudio.

Guillermo Urquijo Vásquez y Juan Franco Pérez tuvieron una participación permanente y muy activa en la fase experimental del trabajo. Colaboraron en el diseño y construcción del invernadero, en el establecimiento y mantenimiento de los experimentos y en la medición de variables; Guillermo ayudó además a sistematizar y analizar los datos. Ambos rebasaron ampliamente su responsabilidad laboral y los límites de la paciencia cuando las exigencias y sobresaltos del trabajo experimental lo requirieron.

Mateo de la Cruz López, Gabriel Hernández Díaz y Rigoberto Cundapí Vicente también apoyaron todo el trabajo experimental; su habilidad en el manejo de las plantas y su paciencia y sentido del humor hicieron tolerables los momentos de trabajo más arduo en el invernadero. Concepción Ramírez Salinas vigiló continuamente la presencia de plagas y controló las diversos brotes de enfermedades que amenazaron al experimento.

Elena Alvarez-Buylla Roces siguió de cerca el desarrollo de la investigación y me brindó con frecuencia su opinión crítica y sus valiosas sugerencias. También recibí de ella enormes muestras de cariño y de hospitalidad para mi familia y para mí.

Exequiel Ezcurra también me asesoró en múltiples aspectos del trabajo y me contagió su interés y entusiasmo por la ecología matemática, la estadística y los sistemas complejos.

John Vandermeer influyó de mil maneras en mi interés por realizar un doctorado y por especializarme en agroecología. Esta influencia se dió ( y se sigue dando) a través de su prolífica y siempre sorprendente obra científica y social, y a través de la amistad que nos une. En 1993, John me recibió en su laboratorio, me dió acceso total a su biblioteca, me enseñó durante una hora a manejar un programa de modelación y el resto de mi estancia me dejó angustiosamente libre. En los años siguientes John mantuvo un gran interés por mi investigación, pero guardó una sabia distancia respecto de mis esfuerzos por evaluar

críticamente su modelo y sus ideas. Estas fueron importantes enseñanzas que le agradezco.

Mario González Espinosa -excelente ecólogo y amigo- en su momento me hizo ver la importancia de continuar mi formación académica y me brindó todo su apoyo para ello, lo cual contribuyó a que me decidiera a ingresar al doctorado. Al final del proceso, revisó cuidadosamente el primer manuscrito de la tesis y me hizo numerosas sugerencias que resultaron fundamentales para reorganizarlo.

Pablo Farías Campero me brindó todo el apoyo institucional de El Colegio de la Frontera para llevar a cabo la investigación de tesis. Me facilitó la infraestructura necesaria para ello, respetó gentilmente el tiempo que requerí para realizarla y mantuvo la confianza en que la terminaría cuando el proceso se prolongó.

Varias personas me brindaron otros apoyos indispensables para realizar el trabajo: José Luis Rodríguez me regaló un curso personal e intensivo de álgebra lineal, ecuaciones diferenciales y geometría analítica; Octavio Miramontes me introdujo a las interacciones espacio-temporales en sistemas complejos; José Cruz Gómez me encaminó en el manejo del lenguaje Pascal y Laura Teodosio y Andrew Kauffman en el del lenguaje C. Juan Carlos de la Parra Carrillo y Laura Scholl elaboraron una animación en multimedia de nuestro programa de simulación de policultivos. Hector Plascencia Vargas diseñó muy creativamente el invernadero para el experimento y supervisó su construcción; Manuel Maass Moreno me prestó equipo de medición ; Ben de Jong Bergsma me facilitó el programa Scientist <sup>TM</sup> que resultó muy útil para el estudio. José María Hernández Ramos, Andrés Hernández Gómez, Simón Maza Ramos, Arturo Maza Ruíz, André Dorcé Ramos y Laiza Dorcé Ramos ayudaron ocasionalmente en el invernadero. Carina Martínez Pérez, Hermilo Cruz García, Francisco Hernández Maldonado, y Mario Zuñiga Trejo me brindaron amablemente innumerables servicios en la Biblioteca de ECOSUR, y Consuelo Barrientos Piñón en la del Insituto de Ecología de la UNAM. Diego Díaz Bonifaz editó las numerosas gráficas y figuras del documento. Maria Eugenia Nájera Liévano y Lourdes Herrera Guzmán me brindaron por varios años un excelente apoyo administrativo y secretarial en ECOSUR que fué indispensable para poderme dedicar al trabajo de tesis.

En el Instituto de Ecología disfruté de las enseñanzas, amistad y apoyo de profesores, colegas y administradores, muy especialmente de Miguel Franco, Jorge Soberón, Exequiel Ezcurra, Carlos Vásquez, Manuel Maass, Rodolfo Dirzo, Carlos Mendoza, Hugh Drummond, Pedro Miramontes, Zenón Cano, Alejandro Morón, Gloria García, Alicia Cervantes, Carolina Espinosa, Elena Delgado, Consuelo Barrientos, Virgilio Lara, Liz Izquierdo, Meli Mandujano, Consuelo Bonfil, Paty Colunga, Ella Vásquez, Roxana Torres, Pilar Guante, Rubén Perez, Pedro Diaz, Leopoldo Valiente, Roberto Cabrales, y Horacio Paz.

Miguel Franco Baqueiro, Elena Alvarez-Buylla Rocas, Exequiel Ezcurra, John Vandermeer, David Mayer Foulkes, Octavio Miramontes, Arturo Flores Martínez, Mónica Vargas Mendoza y Jorge Soberón Mainero, en su calidad de asesores y sinodales de esta tesis, leyeron el documento e hicieron muchas y muy valiosas sugerencias para mejorarlo. Los errores e insuficiencias que persisten son responsabilidad mía.

Teresa Ramos Maza, mi compañera, y mis hijos André y Laiza toleraron los sinsabores y compartieron los esfuerzos, alegrías y satisfacciones que formaron parte de esta experiencia. En todo momento me apoyaron y me regalaron su amor.

Durante mi estancia en el Instituto de Ecología (lejos de Teresa, André y Laiza) y en mis frecuentes visitas en los años siguientes- gocé de la hospitalidad y el cariño de mis padres y hermanos, muy especialmente de Horacio y Gloria, de Cecilia y Juan, y de Raúl y Elena. Fué un feliz reencuentro con todos ellos!

La etapa de terminación de esta tesis fué particularmente difícil. La amistad , el consejo y las lecturas que me brindaron Miguel Angel Aragón, Daniel Hernández, Teresa Ramos, Raúl García, Salvador Meza, Kristen Nelson, Adriana Castro, Pedro Quintana, Mario González, José Nahed y Hermilo Cruz me ayudaron a sortearla felizmente.

## Resumen

Hay un reconocimiento creciente de que la diversidad biológica en los agroecosistemas es uno de los requisitos para hacerlos sustentables. A nivel de parcela, la asociación de cultivos presenta con frecuencia varias ventajas sobre los respectivos monocultivos. Sin embargo, no toda asociación es ecológicamente y económicamente viable y se requiere desarrollar estrategias y herramientas eficaces para evaluar su desempeño en situaciones particulares

La coexistencia de dos cultivos y sus respectivos rendimientos biológicos dependen en buena medida de la intensidad de la interferencia y de la facilitación directa e indirecta entre las plantas. El arreglo espacial y temporal de los cultivos influyen de manera muy importante sobre estas interacciones ecológicas. La exploración de una gama amplia de arreglos espacio-temporales se vuelve con frecuencia muy difícil y costosa con los métodos convencionales de experimentación multifactorial de la agronomía de monocultivos. Los modelos predictivos del crecimiento y rendimiento de cultivos asociados, basados en la teoría de las interacciones ecológicas, pudieran ser una herramienta útil y menos costosa para auxiliar esta tarea.

En el campo de la ecología vegetal ha habido en las últimas dos décadas un desarrollo importante de modelos del desempeño de las plantas a la escala del individuo y con espacio explícito. En la década de los 80's Vandermeer empezó a explorar esta estrategia de modelación como herramienta para el diseño de policultivos y en 1989 propuso las bases de un modelo dinámico que podría ser la opción más simple para simular el manejo del espacio y el tiempo en una asociación. Los modelos estáticos agregados no tienen esta capacidad y los modelos fisiológicos (aunque potencialmente más poderosos que el modelo de Vandermeer 1989) están apenas en desarrollo y están enfrentando los mismo problemas que han sido identificados para modelos similares de monocultivos.

El objetivo general de esta investigación fué desarrollar y evaluar el modelo de crecimiento de cultivos asociados con espacio explícito y a la escala del individuo propuesto por John Vandermeer en 1989. Para ello

- a) caracterizamos el modelo, estudiamos su estructura y verificamos que sus comportamientos fuesen cualitativamente acordes a los fenómenos que pretende reproducir. En particular, identificamos sus premisas biológicas y ecológicas y sus consecuencias dinámicas cualitativas.
- b) identificamos en qué aspectos puede ser más útil que el modelo estático previo de Vandermeer (1984,1986).
- c) construimos en invernadero una asociación compleja de dos cultivos con varias cohortes y arreglos espaciales, y describimos el crecimiento y rendimiento a nivel del individuo.
- d) generamos programas de simulación y análisis estadístico de versiones deterministas y estocásticas del modelo y de otros afines.
- e) pusimos a prueba mediante un modelo neutro las premisas más críticas y menos estudiadas del modelo de Vandermeer relativas a los supuestos de linealidad contenidos en el índice de interacción del individuo con las plantas vecinas.

- f) evaluamos la capacidad del modelo para predecir la dinámica de dicultivos distintos al usado para estimar sus parámetros .
- g) comparamos el desempeño del modelo con el de otros afines que desarrollamos en este estudio a partir de los modelos de Vandermeer 1989 y de Aikman 1990. Estos abandonan algunas premisas lineales del índice de vecindario a costa de un mayor número de funciones y/o parámetros.

Los resultados más relevantes del estudio son:

El modelo neutro indicó que las premisas de aditividad y proporcionalidad de las interacciones del individuo con su vecindario resultan ser aproximaciones bastante aceptables. Congruentemente, la bondad de ajuste del modelo de Vandermeer y su capacidad de predicción fueron también bastante satisfactorias (coeficientes de determinación entre 0.89 y 0.92). Estas conclusiones, obtenidas con los modelos neutro y de Vandermeer deterministas y simplificados, fueron corroboradas en lo general por sus versiones estocásticas. Se encontró sin embargo evidencia de que la interferencia entre las plantas es más asimétrica que lo que plantea el modelo. Al reanalizar su estructura se evidenció que confunde la asimetría de la curva de crecimiento sigmoide con la asimetría de la interferencia, de tal manera que puede emular asimetría cuando no la hay, negarla cuando sí existe ó proponer formas de asimetría que no son biológicamente realistas. Para dar mayor generalidad al modelo, conviene entonces modificarlo de manera que estas dos formas de asimetría se separen.

Aikman (1990) generó un modelo dinámico para monocultivos con cohortes en el que se modela explícitamente la competencia asimétrica. Ampliamos este modelo para el caso de dicultivos y encontramos que, a pesar del mayor número de funciones y parámetros involucrados, su desempeño fué sorprendentemente malo al menos al intentar ajustarlo a los dicultivos experimentales de este estudio. Las causas de este pobre desempeño con sistemas de interferencia intensa y trayectorias de crecimiento divergentes pudieran estar relacionados con la forma sigmoide de sus isoclinas de equilibrio, lo cual genera un sistema biestable en el que los puntos de equilibrio estable pueden estar lejos de situaciones de dominio y reducción muy marcadas como las estudiadas aquí o como algunas de las ajustadas por el mismo Aikman (1990).

Alternativamente, generamos una versión modificada del modelo de Vandermeer en la que las biomásas de los vecinos son elevadas a potencias por estimar, de manera que su efecto sobre el vecino puede ser más ó menos que proporcional a su peso. El nuevo modelo, a la vez que introduce la posibilidad de la interferencia asimétrica, abandona algunos supuestos alométricos rígidos del modelo de Vandermeer (1989). Con cuatro parámetros adicionales, este nuevo modelo estocástico se ajustó mejor ( $CD=0.93$ ) que la versión correspondiente del modelo de Vandermeer ( $CD=0.85$ ).

Concluimos que el modelo de Vandermeer 1989 es un modelo heurístico muy bueno y una herramienta predictiva bastante satisfactoria, que puede ser mejorada significativamente cuando se introducen términos no lineales en su índice de vecindario.

## **Abstract**

It is generally agreed that preserving the biological diversity of agroecosystems is one of the requisites to make them sustainable. Frequently, mixed crops show several advantages over the corresponding monocultures. However, not all mixed crops are ecologically and/or economically viable and it is therefore necessary to develop efficient strategies and tools to evaluate their production under particular conditions.

The coexistence of two or more species, and their respective yields, depend to a large extent on the balance between interference, on the one hand, and facilitation, on the other. The spatial arrangement and temporal variation in sowing and growing of individual plants influences the intensity of these interactions. Empirical exploration of a wide range of spatial and temporal arrangements quickly becomes incredibly complex and expensive. Therefore, predictive modeling of the growth of mixed crops, based on sound theoretical arguments of ecological interactions, may be one of the best and least expensive predictive tools available.

In the last two decades, there have been important developments in modeling the growth of mixed crops at the individual scale taking into account their precise spatial relationships. In the 1980's John Vandermeer began the exploration of this modeling strategy as a tool in the design of mixed crops, and in 1989 proposed the basis of a dynamic model as the simplest option to simulate their temporal and spatial scales. "Aggregated", static models cannot take into account variation in these scales, and physiological models (although potentially more powerful than Vandermeer's 1989 model) are only beginning to be developed and have confronted similar problems to those found in physiological models of monocultures.

The aim of this investigation was to evaluate and further develop Vandermeer's 1989 model. In order to do so:

- a) We identified the model's biological and ecological premises as well as its qualitative, dynamic consequences.
- b) We identified those aspects of the model that make it more useful than Vandermeer's static model of 1984 and 1986.
- c) We grew a complex association of two species with several cohorts and spatial arrangements, and recorded growth at the individual level.
- d) We developed computer programs to simulate growth and perform statistical analyses of both deterministic and stochastic versions of Vandermeer's model, and of other alternative models.
- e) Employing a neutral model, we tested the most critical and least studied premises of Vandermeer's model, particularly with regard to the assumption of linearity between an individual's interaction index and its neighbors.
- f) We tested the capacity of the model to predict the dynamics of mixed crops other than the ones used to estimate its parameters.

g) We compared the performance of Vandermeer's model with modified versions of this and other models in the literature. These modifications abandon the assumption of linearity in the neighborhood index at the cost of increasing the number of functions and parameters.

The most important results were:

The neutral model indicated that the premises of additivity and proportionality of the interactions among individuals are acceptable approximations of reality. In consequence, the model's predictive power was satisfactory ( $0.89 < R^2 < 0.92$ ). These conclusions, obtained with the deterministic and simplified versions of both the neutral model and Vandermeer's model, were also supported by their stochastic versions. Nonetheless, we found evidence that interference is more asymmetrical than the model assumes. When re-analyzing the model's structure, it became evident that it cannot differentiate between the asymmetry of the growth curve and the asymmetry of interference. Therefore, the model can produce asymmetry when it does not exist, deny it when it exists, or produce forms of asymmetry that are not biologically plausible. Thus, in order to make the model more general, it is necessary to modify it so that these two forms of asymmetry can be differentiated.

Aikman (1990) proposed a dynamic model for monocultures with cohorts in which asymmetric competition is explicit. We expanded this model to include mixed crops and found that, despite a higher number of functions and parameters, its power was surprisingly low, at least when fitted to our experiments. The causes of this model's poor performance in crops with intense interference and divergent growth trajectories may be related to the S-shaped form of the equilibrium isoclines. These isoclines produce a bi-stable system in which the stable equilibrium points may be far from the conditions of dominance-suppression such as those studied here and by Aikman himself.

As an alternative, we produced a modified version of Vandermeer's model in which a target plant's neighbors' biomass is raised to a power to be estimated. In this way, the neighbors' effect on the target plant may be more than proportional to their weight or less than proportional to their weight. In addition to introducing the possibility of asymmetric interference, the new model abandons some rigid allometric assumptions of the original model. For example, with four additional parameters, the new stochastic model produced  $R^2=0.93$  while the corresponding Vandermeer model yielded  $R^2=0.85$ .

We conclude that Vandermeer's 1989 model is a remarkably good heuristic model and a rather satisfactory predictive tool, which nevertheless can be improved significantly when non-linear terms are introduced into the neighborhood index.

Vc, Bc.  


## Indice General del Documento

### Capítulo 1

#### **Justificación y Objetivos de la Investigación**

- Justificación (p.2)
- Objetivos (p.7)
- Breve Reseña de Capítulos (p.8)

### Capítulo 2

#### **El Modelo Dinámico de Vandermeer (1989), y su Utilidad Potencial para la Exploración de Diseños Espacio-Temporales de un Policultivo**

- Del Modelo Estático de 1984 al Modelo Dinámico de 1989
  - El modelo analítico de densidad-rendimiento de Vandermeer et al (1984) (p.10)
  - El Modelo Estático Lineal de Vandermeer et al (1984 ) (p.10)
  - El modelo Dinámico con Términos Lineales en el Índice de Vecindario (p.14 )
- Análisis del modelo dinámico (p.17)
- Utilidad del modelo dinámico para el diseño espacio-temporal de dicultivos (p.23)

### capítulo 3

#### **Estrategia y Métodos de Evaluación de las Premisas y de la Capacidad Predictiva del Modelo de Vandermeer (1989)**

- Aspectos Considerados en la Evaluación del Modelo (p.28)
- Un Breve Recordatorio del Modelo de Vandermeer (1989) (p.29)
- Nuestra Estrategia para Evaluar las Premisas de Aditividad y Proporcionalidad del Índice de Vecindario (p.30)
  - La estrategia de estudiar las partes y predecir el todo (p.31)
  - La estrategia alternativa de la caza de elefantes (p.33)
- Método para Evaluar la Capacidad de Predicción del Modelo de Vandermeer (1989) (p.38)
- Construcción y Evaluación de la Versión Completa y Estocástica del Modelo Neutro y del Modelo de Vandermeer (1989) (p.38)
- Interpretación de la bondad de ajuste con la función PPKS (p.41)
- Estudio Empírico Complementario de Algunos Procesos Ecofisiológicos que Explican la Dinámica de los Sistemas Experimentales de Dicultivo Usados en la Validación del Modelo (p.42)
- Aspectos Generales de la Construcción de los Dicultivos Experimentales (p.43)
- Materiales y Técnicas de Establecimiento y Mantenimiento Agronómico de los Dicultivos Experimentales (p.44)
- Variables Observadas y Métodos de Muestreo y Medición (p.46)

## Capítulo 4

### **Evaluación de las Premisas del Vecindario y de la Capacidad Predictiva del Modelo de Vandermeer (1989)**

- La Dinámica Observada en el Sistema Experimental de Dicultivos; Procesos Ecológicos Involucrados (p.48)
- Validación del Modelo de Crecimiento sin Interferencia (p.49)
- Evaluación de las Premisas de Aditividad y Proporcionalidad con el Sistema Diferencial Determinista y Simplificado (p.50)
- Evaluación de las Premisas de Aditividad y Proporcionalidad con el Sistema Diferencial Completo y Estocástico (p.51)
- Evaluación del Modelo de Vandermeer (1989) en su versión determinista y simplificada (p.52)
- Evaluación del Modelo de Vandermeer (1989) en su versión completa y estocástica (p.53)

## Capítulo 5

### **Comparación del Modelo de Vandermeer (1989) con otros Afines**

- Crecimiento asimétrico e interferencia asimétrica en el modelo de Vandermeer (p.56)
- El Modelo Dinámico de Aikman (1992) para Unicultivos, y su Extensión al Caso de Dos Especies (p.58)
- Un Segundo Modelo Alternativo: El modelo de Vandermeer con índice de Vecindario no lineal (p.63)
- Comparación Entre los Modelos Estudiados (p.65)

## capítulo 6

### **Recapitulación y Conclusiones más Relevantes del Estudio**

- Objetivo general (p.66)
- Justificación (p.66)
- Estructura del Modelo (p.67)
- Comportamientos Cualitativos del Modelo (p.69)
- Utilidad para el Diseño de Policultivos Respecto del Modelo Estático Previo (p.70)
- Estrategia de Evaluación Empírica del Modelo y Diseño de los Dicultivos Experimentales con Cohortes (p.71)
- Comportamiento Empírico de los Dicultivos Experimentales (p.71)
- Evaluación de premisas críticas y bondad de ajuste del modelo de Vandermeer (p.72)
- Comparación del Modelo de Vandermeer (1989) con modelos afines que relajan algunos supuestos del índice de vecindario (p.73)

**ANEXO A**

**EL PROGRAMA AGRODINAMICA© (p.75)**

**ANEXO B**

**El programa VCROPS© (p.76)**

**ANEXO C**

**Interacciones Ecológicas y Dinámica Observada en los  
Dicultivos con Cohortes de Rábano-Frijol**

- El Crecimiento de las Plantas sin Vecinos (p.78)
- Desarrollo del Follaje, Ocupación del Dosel y Captura de la Radiación Fotosintéticamente Activa por cada Grupo de Plantas (p.79)
- Facilitación e Interferencia en el Sistema Experimental; El tránsito de un efecto neto positivo del vecindario hacia un efecto neto negativo (p.80)
- El efecto de Cohorte sobre el status competitivo de la planta (p.81)
- Conductas de las plantas que contrarrestan la interferencia de la RFA por los vecinos (p.82)
- El Efecto de la Configuración del Vecindario (p.83)
- Síntesis del anexo (p.87)

**Bibliografía Citada (p.89)**

## Justificación y Objetivos de la Investigación

En esta investigación desarrollamos y evaluamos una propuesta formulada en 1989 por John Vandermeer (Vandermeer, 1989) para modelar el crecimiento de dicultivos mediante sistemas diferenciales autónomos en la biomasa, a escala del individuo y con espacio explícito que, además de poder ser útil para el estudio de la ecología de comunidades vegetales en general, pudiera tener aplicaciones prácticas importantes en el diseño ecológico de cultivos diversificados. Nuestras principales motivaciones para realizar esta investigación fueron las siguientes :

1. La diversidad es un atributo estructural y funcional de la biósfera que se puede apreciar en todas sus escalas espaciales. La eliminación, fragmentación, simplificación y degradación de habitats naturales ocasionada por la agricultura es la primera causa de pérdida de biodiversidad a nivel mundial (Hatfield and Keeney, 1994; Houghthon, 1994; Vandermeer, 1996; ). Esta pérdida alcanza a los propios sistemas agrícolas y está entre las causas de su deterioro (García-Barrios y García-Barrios, 1992; Swift and Ingram 1996)

La diversidad de los agroecosistemas, en todas sus escalas espaciales, posiblemente sea un atributo necesario para hacerlos sustentables (Edwards, 1989; Altieri, 1992; Edwards et al., 1993; Vandermeer, 1995; Tilman, 1996; Tilman et al. 1996; Waitner, 1996), y (sin menoscabo de la protección de áreas naturales) puede ser la vía más importante para conservar miles de especies animales y vegetales (Perfecto et al., 1996; Vandermeer, 1996; Swift and Ingram, 1996) y para mantener la capacidad de la Tierra para amortiguar fenómenos perjudiciales de escala global.

2. En este estudio ponemos atención en el nivel más fino del paisaje agrícola diversificado: la asociación de cultivos en la parcela. Existen múltiples formas de asociar dos o más especies de plantas en el mismo predio agrícola (Kass, 1978; Vandermeer, 1989; Francis, 1990; Liebman, 1995). Puede tratarse de mezclas de anuales con anuales, anuales con perennes y perennes con perennes. En regiones templadas, las asociaciones más comunes son las mezclas de gramíneas y en menor grado las de gramíneas y leguminosas; en el trópico son comunes éstas últimas y las mezclas de tubérculos con gramíneas, leguminosas y/o con arbustos y árboles frutales. Algunos autores enlistan más de 50 pares de especies comunmente asociadas en diferentes partes del mundo (Kass, 1978; Vandermeer, 1989). La diversidad reportada en la literatura va de dos ó tres cultivos (p.ej el maíz-frijol-calabaza en Mesoamérica) hasta 40 ó más especies (p.ej. los huertos familiares de Java) (García-Barrios y García-Barrios, 1992; García-Barrios et al., s/f; Vandermeer 1997).

3. Los policultivos son -al menos en el trópico- tan antiguos como la agricultura misma, y hasta principios de este siglo eran muy comunes en todo el mundo. En las

regiones templadas industrializadas, la mecanización y el uso intensivo de agroquímicos no fueron diseñados para este tipo de agricultura y la desplazaron casi por completo (Kass, 1978; Vandermeer, 1989); en 1974 se cultivaban en ellas sólo 2.5 millones de has. con mezclas de gramíneas y una superficie mucho menor de gramíneas con leguminosas (Kass, 1978). En los países tropicales todavía son comunes los policultivos y se encuentran con mucho más frecuencia en la agricultura minifundista de alimentos básicos que en la de productos comerciales. La importancia de los policultivos en el trópico varía enormemente. En 1989 ocupaban desde un 14% de la superficie agrícola en la India hasta un 94% en Malawi (Vandermeer, 1989). Los policultivos no son sistemas agrícolas estáticos en la agricultura campesina contemporánea. Apreciamos que -al menos en México- diversas fuerzas internas y externas a la unidad de producción minifundista propician la persistencia de estos sistemas, a la vez que otras tienden a simplificarlos ó desplazarlos (García-Barrios y García-Barrios, 1992); lo mismo debe estar ocurriendo en muchas otras regiones campesinas del mundo sujetas a políticas económicas y sociales similares. Los sistemas agrícolas campesinos (y en particular su grado de diversidad) están siendo continuamente rediseñados por los agricultores.

4. La construcción de sistemas de policultivo ha sido un proceso histórico de ensayo y error en el que paulatinamente cada grupo de productores va encontrando localmente qué especies pueden asociarse con ventaja. Las condiciones ambientales y sociales de la producción cambian continuamente y con ello los criterios con los que el agricultor decide si un cultivo asociado aventaja ó no a sistemas más simples como el monocultivo. Para promover la persistencia y desarrollo de la agricultura diversificada en las condiciones actuales de cambios acelerados que rebasan con frecuencia el ritmo de la exploración empírica, puede ser importante acompañar los esfuerzos del productor con una exploración teórica y experimental más amplia y sistemática que contribuya a evaluar las prácticas actuales y a diseñar sistemas diversificados acordes a las nuevas circunstancias. Una de los elementos de este diseño es determinar el rendimiento biológico de distintas variantes de un sistema diversificado, traducir este rendimiento a diferentes índices de desempeño ecológico, económico y social y elegir con estos criterios los diseños más promisorios para instrumentarlos.

4. En condiciones edáficas y mesoclimáticas dadas, la posibilidad misma de la coexistencia de dos cultivos en una parcela y sus respectivos rendimientos biológicos resultan de la presencia e intensidad de la interferencia (Donald, 1958; De Wit, 1960; Vandermeer, 1981; Harper, 1990), la facilitación directa (p.ej el efecto de nodriza) (Bertness y Callaway, 1994; Callaway, 1994; Briones et al., 1996; Pugnaire et al., 1996; Ramirez, et al., 1996) y la facilitación indirecta entre las plantas (p.ej la protección contra algún herbívoro ó patógeno) (Perrin, 1977; Boucher, 1985; Singh et al., 1986; Vandermeer, 1996), que a su vez dependen de los atributos de las especies cultivadas y del diseño y manejo del sistema.

El arreglo espacial y temporal de los cultivos influye de manera muy importante en las interacciones ecológicas mencionadas (Ross y Harper, 1972; Mack y Harper, 1977; Fowler, 1984; Wilson, 1988; Ellison y Rabinowitz, 1989; Vandermeer, 1989; Arias et al., 1990; Natarajan, 1990; Fukai y Trenbath, 1993; Kanwar, 1993; Chavero y Fernández, 1994; Gerry y Wilson, 1995 ) y por lo tanto en la viabilidad y desempeño de la asociación. Los arreglos espacio-temporales del policultivo pueden ser muy diversos (Kass, 1978) : sus componentes pueden ser sembrados simultáneamente ó con poco ó mucho desfase; las cosechas tambien pueden coincidir ó no. El arreglo espacial puede ser desordenado ó uniforme, y en este segundo caso los cultivos pueden ir intercalados entre surcos, intra surco, en bandas, ocupar la misma cepa, ó arreglarse en una combinación de estas formas. El policultivo puede ser de altura relativamente homogénea ó tener dos ó más estratos verticales .

5. La exploración de diseños espacio-temporales en monocultivos se limita por su propia naturaleza al estudio de densidades globales de siembra ( Willey y Heath, 1969; Watkinson, 1980) y ocasionalmente al arreglo geométrico de las plantas (Pant, 1979; Soetono y Puckridge, 1982). Para describir y predecir relaciones entre densidad y rendimiento en monocultivos se recurre preferentemente a la experimentación agronómica empírica y ocasionalmente al uso de modelos empíricos sencillos (Willey y Heath, 1969). Cuando se consideran asociaciones de dos ó mas cultivos, la exploración de una gama amplia de diseños espacio-temporales se vuelve con frecuencia muy difícil y costosa (Vandermeer, 1989) con los métodos de experimentación convencionales de la agronomía de monocultivos ( p.ej Federer 1993). Los modelos heurísticos y predictivos del crecimiento y rendimiento de cultivos asociados pudieran ser una herramienta útil y menos costosa para explorar analíticamente ó por simulación diversos diseños espacio-temporales y estimar sus rendimientos biológicos, a fin de traducir éstos al índice ó índices de desempeño pertinentes, tales como los reseñados por De Wit (1960) ; Willey (1979); Chargoy (1996); Vandermeer(1989), y llevar a experimentación real los diseños más promisorios.

6. La modelación del crecimiento y/o rendimiento biológico de individuos y poblaciones de plantas en comunidades mono y poliespecíficas ha recibido atención, con distintos énfasis, en los campos de la fisiología vegetal ( p.ej. Richards, 1959; Causton y Venus, 1981; Charles-Edwards, 1982; Thornley y Johnson, 1990; Pachepsky y Acok, 1996), la agronomía (p.ej. Berry, 1967; Aikman y Watkinson, 1980; Weiner, 1982; Vandermeer, 1984; Vandermeer, 1989; Arias et al., 1990; Thornton et al., 1990; Kropff et al., 1992; Kiniry et al., 1992; Caldwell y. Hansen. 1993; Uehara y Tsuji, 1993; Bouman et al., 1996) , la silvicultura (p.ej. Daniels et al., 1986; Biging y Dobbertin, 1992; Huston, 1992; Zeide 1993; Vanclay, 1994), la ecología vegetal (p.ej. Kira, 1953; Koyama y Kira, 1956; Diggle, 1976; Ford y Diggle, 1981; Slatkin y Anderson, 1984; Pacala y Silander, 1985; Hara, 1986; Pacala, 1986; Crawley y May, 1987; Tilman, 1987; Hara, 1988; Caswell, 1989; Caswell y John,

1990; Tilman, 1990; Cain et al., 1995) y la ecología teórica de poblaciones y comunidades (p.ej. May, 1981; Bonnan, 1988; Keddy, 1989; Guowei et al., 1991).

Una revisión de la literatura , más amplia que la ejemplificada en el párrafo anterior, muestra que las estrategias de modelación del crecimiento y rendimiento de las plantas son muy diversas y reflejan los distintos propósitos prácticos, filosofías y estilos de modelación, el conocimiento empírico y entendimiento teórico de los fenómenos involucrados, las capacidades de análisis matemático y estadístico, las posibilidades de programación y de cómputo, y la disponibilidad de datos requeridos que han imperado en diferentes lugares y momentos históricos. No pretendemos hacer una clasificación comprehensiva de estas estrategias de modelación; solo diremos que estos modelos pueden incluir explícitamente la dinámica de los recursos que comparten las plantas (plantaA<->Ambiente<->Planta B) ó limitarse a expresarlos implícitamente en los parámetros de crecimiento y/o interacción ecológica (planta A<->Planta B). Pueden tratar a las poblaciones de forma completamente agregada ó semiagregada (por grupos de tamaño ó edad), ó a nivel del individuo e incluso de sus módulos y órganos. En consecuencia, el espacio (y la forma en que las plantas se apropian de él) puede ser expresado en términos de la densidad global ó ser hecho explícito a diferente grado de detalle. Los modelos pueden ser estáticos y referirse unicamente a la biomasa final ó producción de semillas, ó ser dinámicos y describir las trayectorias del crecimiento de las plantas ó sus partes. Los modelos pueden ser monoespecíficos, biespecíficos ó poliespecíficos. Finalmente, según su complejidad pueden tener solución analítica ó bien solución numérica mediante simulación.

7. En la literatura de modelación de cultivos hay un claro predominio de modelos monoespecíficos. A grosso modo, su tendencia histórica en los últimos cuarenta años ha sido transitar desde los modelos pequeños, analíticos, fenomenológicos, estáticos y agregados (p.ej. Koyama y Kira, 1956; Willey y Heath 1969) hacia modelos mecanísticos de simulación con gran cantidad de variables, funciones y parámetros ambientales y fisiológicos, que necesariamente son dinámicos y que ocasionalmente estudian los procesos al nivel del individuo ó sus partes (p.ej. Ford y Sorrensen, 1992; Kiniry, et al. 1992; Uehara y Tsuji, 1993; Bouman et al., 1996). Los contados modelos de cultivos asociados se ubican generalmente en un extremo (Firbank y Watkinson, 1990) u otro ( Thornton et al.1990, Caldwell y Hansen. 1993), y se han generado por extensión de los primeros.

8. En el campo de la silvicultura, y sobre todo de la ecología vegetal, se han usado modelos similares a los de la agronomía pero ha habido en las últimas dos décadas un desarrollo importante de modelos a la escala del individuo y con espacio explícito (De Angelis y Gross, 1992) que intentan predecir el crecimiento y/o el rendimiento de las plantas como función de los atributos de su vecindario local. El nivel mecanístico y las formas de representar el vecindario y su efecto son variadas. Se trata de modelos monoespecíficos y ocasionalmente poliespecíficos. La mayoría son estáticos, y los dinámicos han sido generados para monocultivos con

cohortes. No detallaremos aquí esta estrategia de modelación puesto que la abordaremos para el caso específico de los modelos que investigaremos, y dado que para un tratamiento más general existen excelentes revisiones recientes sobre el tema, a las que remitimos al lector interesado (Bonan, 1983; Daniels, R. et al., 1986; Bonan, 1988; Firbank y Watkinson, 1987; Firbank y Watkinson, 1990; Benjamin y Sutherland, 1992; Biging y Dobbertin, 1992; Czárán y Bartha, 1992; DeAngelis y Rose, 1992; Ford y Sorrensen, 1992; Murdoch et al., 1992; Judson, 1994; Bascompte y Solé, 1995).

9. En la década de los 80's Vandermeer inició el desarrollo de una serie de modelos para el diseño de policultivos basados en la teoría de las interacciones ecológicas en poblaciones y comunidades. Lo motivó la idea de que la ecología vegetal tiene en la agricultura un espacio experimental inmejorable para poner a prueba muchos de sus postulados, y a la vez tiene mucho que aportar al desarrollo de una ingeniería agrícola orientada hacia una producción ecológica y socialmente sustentable. Durante esos años transitó de un primer modelo estático agregado (Vandermeer, 1984) a uno estático a la escala del individuo y con espacio explícito (Vandermeer, 1984 ;1986) del cual generó la versión dinámica en 1989 (Vandermeer, 1989) . El modelo de Vandermeer 1989 resulta atractivo pues podría ser la opción más simple para simular el manejo simultáneo del espacio y el tiempo en un policultivo. Los modelos estáticos agregados de policultivos no tienen esta capacidad y los modelos fisiológicos (aunque potencialmente más poderosos que el modelo de Vandermeer 1989) están apenas en desarrollo y probablemente enfrentarán los mismo problemas teóricos, de construcción, de estimación de parámetros, de predecibilidad y de dificultad de acopio de los datos que requieren, y que han sido identificados para modelos similares de monocultivos ú otros modelos de grandes dimensiones (Costanza y Sklar, 1985; Rackso y Semenov, 1989; Luckyanov, 1993; Aggarwal, 1995; Hakanson, 1995, Bouman et al., 1996). Las distintas estrategias de modelación están vigentes y hay controversia respecto de sus posibilidades y limitaciones (p.ej. Firbank y Watkinson, 1990; Tilman, 1990; Ford y Sorrensen, 1992). Nosotros no pretendemos que una sola estrategia de modelación pueda dar respuesta a todas las necesidades. Por el contrario, pensamos como otros (Vandermeer 1989, Kropff y Lotz; 1992) que cada tipo de modelo tiene una función y la mejor estrategia es hacer un uso anidado de modelos con distinto nivel mecanístico y de agregación, y moverse de unos a otros como se hecho recientemente en algunos estudios de la interacción entre cultivos y plantas arvenses (Kropff y Lotz, 1992; Kropff et al., 1992; Weaver et al., 1992). Lo interesante es identificar las capacidades y límites del modelo propuesto por Vandermeer para poder ubicar su función en este tipo de estrategia de modelación múltiple que podría permitir el estudio de los atributos dinámicos de sustentabilidad de sistemas de mayor complejidad, de los cuales la asociación de cultivos es apenas un subsistema.

10. Tenemos evidencias de que el modelo de Vandermeer es un buen modelo heurístico. En simulaciones que realizamos previo a esta investigación (García

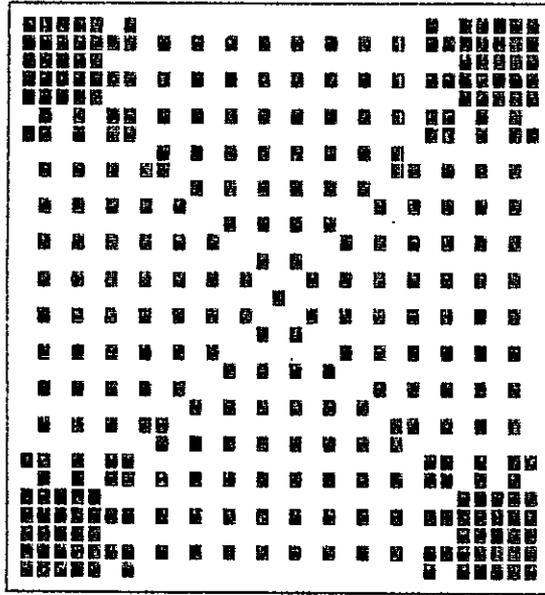
-Barrios datos inéditos; figuras 1.1 a 1.3) constatamos que el modelo es capaz de reproducir cualitativamente varios de los comportamientos dinámicos que han sido descritos en comunidades naturales y experimentales de plantas : coexistencia y exclusión (Harper, 1990), jerarquización de tamaños (Weinry Solbrig, 1984), autoaclareo (Westoby, 1984), formación de distribuciones sesgadas de tamaño (Gates, 1982) y patrones espaciales autoorganizados (Franco y Harper, 1988 ). Los buenos resultados obtenidos en dos experiencias de validación del modelo estático de Vandermeer (Vandermeer 1984, 1986) sugieren que la versión dinámica podría ser un buen modelo predictivo, como lo requiere su uso para la estimación y evaluación de rendimientos y de índices de desempeño derivados de éstos. Hasta la fecha en que iniciamos esta investigación, el modelo dinámico de Vandermeer (1989) no había sido desarrollado y estudiado más allá de su planteamiento general, ni sometida a prueba su capacidad predictiva (Vandermeer, comunicación personal). Nuestro objetivo fué iniciar la validación del modelo a través de evaluarlo en los siguientes sentidos:

- a) caracterizarlo, estudiar su estructura y verificar que sus comportamientos son cualitativamente acordes a los fenómenos que pretende reproducir. En particular, identificar sus premisas biológicas y ecológicas y sus consecuencias dinámicas cualitativas.
- b) identificar en qué aspectos puede ser más útil que el modelo estático previo de Vandermeer (1984,1986) para diseñar situaciones en las que el policultivo aventaja a los respectivos monocultivos.
- c) poner a prueba las premisas más críticas y menos estudiadas del modelo, relativas a ciertos supuestos de linealidad contenidos en su índice de interacción con las plantas vecinas.
- d) evaluar la calidad del ajuste asociado a la estimación de los parámetros del vecindario.
- e) evaluar la capacidad del modelo para predecir la dinámica de dicultivos distintos al usado para estimar los parametros del modelo.
- f) comparar el desempeño del modelo con el de otros afines, generados por nosotros, que relajan algunas premisas del índice de vecindario a costa de un mayor número de funciones y/ó parámetros.

La investigación se realizó de enero de 1994 a diciembre de 1996 en El Colegio de la Frontera Sur-Sede San Cristóbal de las Casas, Chiapas. En este período a) se estudió analíticamente y mediante simulación el comportamiento del modelo; b) se construyó un invernadero de 200 m<sup>2</sup> para realizar los experimentos del estudio y se adquirió el equipo de medición y de procesamiento de datos; c) se diseñaron y establecieron dicultivos experimentales exploratorios y definitivos apropiados al

Fig. 1.1. Simulación del estado transitorio de un cultivo de dos especies con diseño de ajedrez. Se "sembró" una "plántula" más grandes que las demás en el centro y se observa la propagación del efecto de jerarquización, autoclaréo y exclusión competitiva.

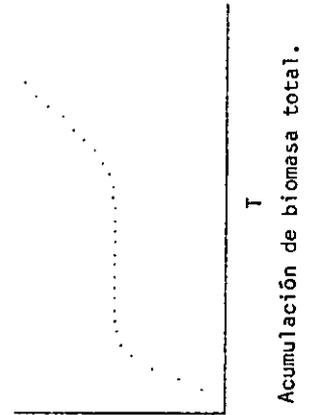
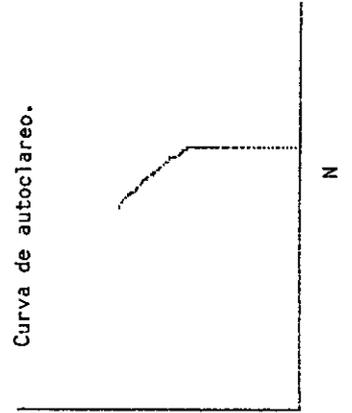
Matriz de 32x32 individuos (Píxeles de colores en el original que denotan la cantidad de biomasa por celda).



Distribución de tamaños de plantas.



Vista lateral del Perfil vertical de tamaños.



Y= rendimiento (biomasa) por unidad de área

T= tiempo

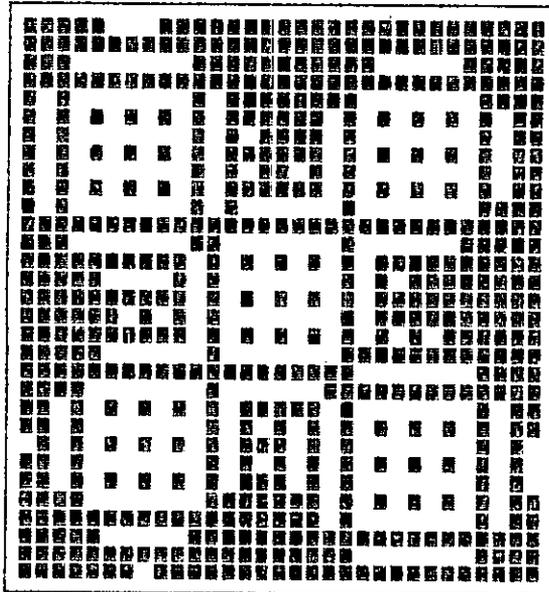
N= densidad poblacional

W= biomasa individual promedio

Acumulación de biomasa total.

Fig. 5. Simulación del estado transitorio de un cultivo de dos especies con diseño de ajedrez. Se "sembraron" 5 "plántulas" más grandes que las demás, espaciados regularmente. Los ejes de las gráficas están marcados siguiendo la notación de la fig. 1.1

Matriz de 32x32 individuos (Píxeles de colores en el original que denotan la cantidad de biomasa por celda).



Distribución de tamaños de plantas.



Vista lateral del Perfil vertical de tamaños.

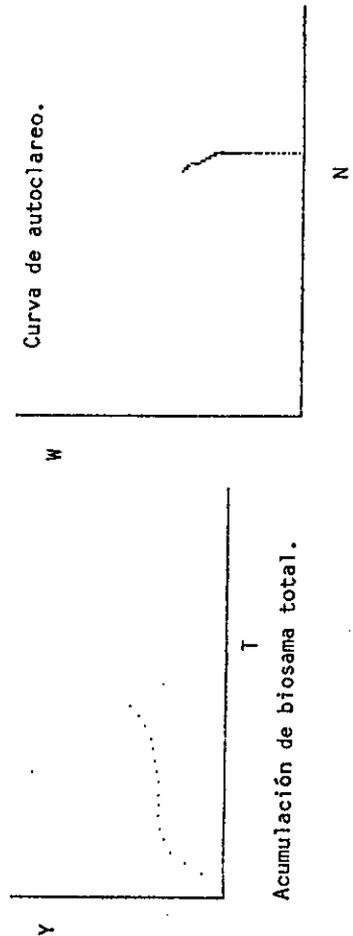
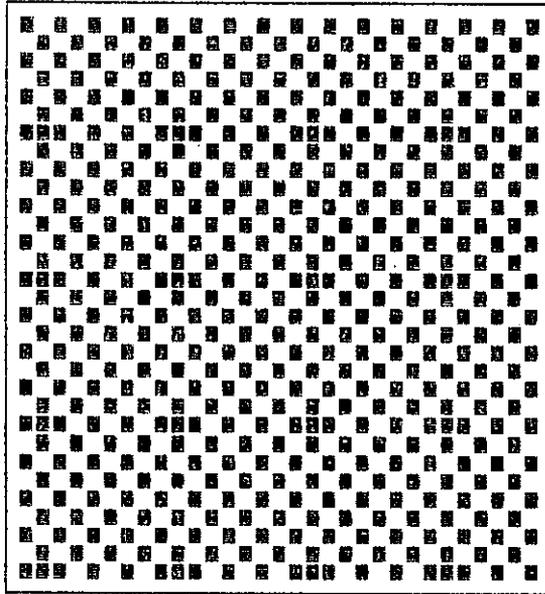


Fig. 1.3) [redacted]. Simulación del estado transitorio temprano de una asociación de dos cultivos en proporción 1:16. En el tardío ha ocurrido exclusión competitiva en la vecindad del segundo cultivo. Los ejes de las gráficas están marcados siguiendo la notación de la fig. 1.1

Matriz de 32x32 individuos (Píxeles de colores en el original que denotan la cantidad de biomasa por celda)



Distribución de tamaños de plantas.



Vista lateral del Perfil vertical de tamaños.

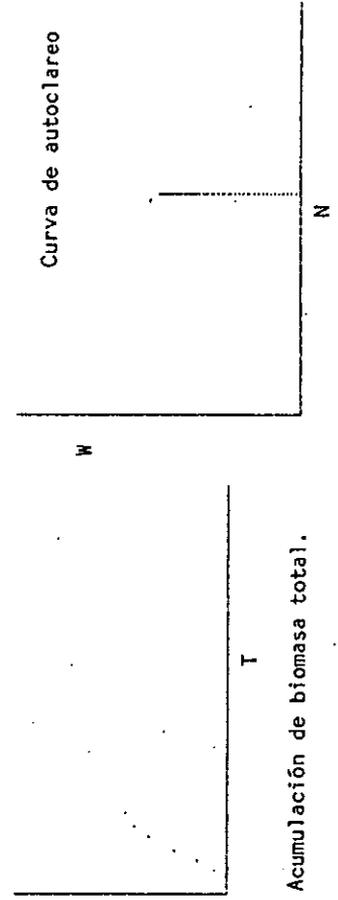
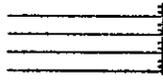
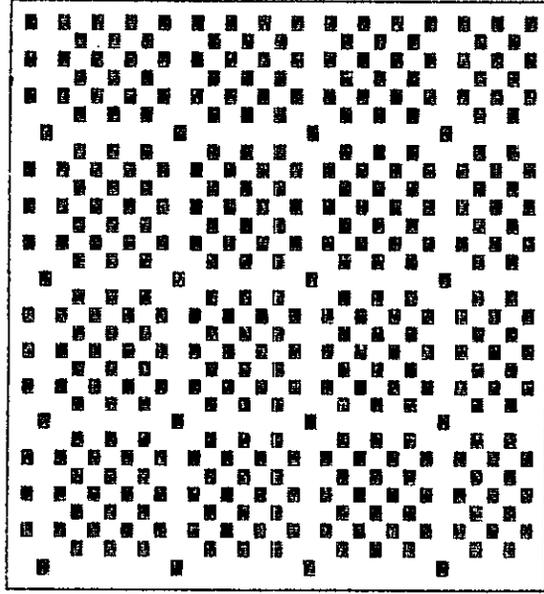


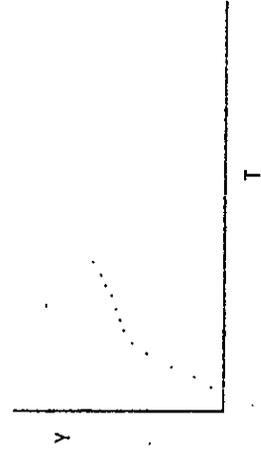
Fig. 1.3. Continuación. Simulación del estado transitorio tardío de una asociación de dos cultivos en proporción 1:16. En el tardío ha ocurrido exclusión competitiva en la vecindad del segundo cultivo. Los ejes de las gráficas están marcados siguiendo la notación de la fig. 1.1

Matriz de 32x32 individuos (Píxeles de colores en el original que denotan la cantidad de biomasa por celda)

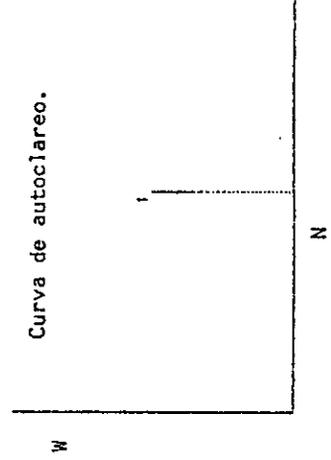


Vista lateral del Perfil vertical de tamaños.

Distribución de tamaños de plantas.



Acumulación de biomasa total.



Curva de autocorrelación.

caso; d) se escribieron dos programas de cómputo AGRODINAMICA (García-Barrios, 1994) y VCROPS (Mayer y García-Barrios, 1996) para la simulación espacio temporal, la estimación de parámetros y la evaluación estadística y gráfica de la bondad de ajuste; e) se generaron cuatro modelos afines para compararlos con el modelo estudiado y f) se analizaron e integraron los resultados del estudio.

En el capítulo 2 exponemos la evolución de los modelos de Vandermeer desde su versión estática agregada hasta la versión dinámica con espacio e individuos explícitos que nos interesa. Estudiamos analíticamente las premisas y consecuencias dinámicas del modelo. Finalmente, explicamos, a través de una serie de simulaciones realizadas con el programa AGRODINAMICA (García-Barrios, 1994; Anexo A), la importancia de poder modelar los tiempos de siembra y cosecha en sistemas de dicultivo, a la luz de reconsideraciones recientes de la teoría ecológica sobre los procesos que permiten la coexistencia de las plantas.

En el capítulo 3 presentamos los materiales y métodos usados en la investigación. Ponemos énfasis en la estrategia para poner a prueba las premisas críticas del modelo de manera más directa e informativa que el coeficiente de determinación, y describimos el diseño de los dicultivos experimentales con cohortes que usamos para este y otros fines. Describimos muy brevemente el segundo programa de cómputo VCROPS (Mayer y García-Barrios, 1996) y remitimos al lector al anexo B para mayores detalles. La presentación de los modelos alternativos que desarrollamos la posponemos hasta el capítulo 5 en el que son comparados con el modelo de Vandermeer (1989).

En el capítulo 4 empezamos con una breve descripción empírica de la dinámica de cada uno de los 5 grupos de plantas que formaron cada dicultivo experimental y damos evidencia de los procesos de facilitación directa e interferencia observados entre los grupos, así como de algunos mecanismos subyacentes a estos procesos. Nos limitamos a un resumen de lo anterior y remitimos al lector al anexo C para los detalles. La mayor parte del capítulo se dedica a presentar y discutir los resultados de la evaluación de las premisas del índice de vecindario y de la capacidad de predicción del modelo de Vandermeer (1989).

En el capítulo 5 identificamos las limitaciones estructurales del modelo de Vandermeer (1989) para capturar situaciones de interferencia asimétrica entre los cultivos, y desarrollamos dos grupos de modelos afines que consideran esa situación y cuyos resultados se comparan con los del primero.

En el capítulo de conclusiones recapitulamos los aspectos centrales de la evaluación del modelo de Vandermeer. Concluimos que el modelo es un excelente modelo heurístico y un modelo predictivo muy satisfactorio, con algunos problemas estructurales que pueden ser parcialmente resueltos con las modificaciones que sugerimos en el capítulo 5.

## Capítulo 2

### El Modelo Dinámico de Vandermeer (1989), y su Utilidad Potencial para la Exploración de Diseños Espacio-Temporales de un Policultivo.

#### Del Modelo Estático de 1984 al Modelo Dinámico de 1989

El planteamiento de un modelo dinámico relativamente simple para el diseño espacio-temporal de policultivos derivó del interés de John Vandermeer durante los años ochenta por desarrollar la teoría y las herramientas de la ecología de cultivos asociados. El partió con la idea que la ecología teórica de poblaciones y comunidades tiene en la agricultura un espacio experimental inmejorable para poner a prueba muchos de sus postulados y, a la vez, tiene mucho que aportar al desarrollo de una ingeniería agrícola orientada hacia una producción ecológica y socialmente sustentable.

EL modelo puede tener particular utilidad para explorar una amplia gama de diseños espacio-temporales de una asociación de una manera eficiente, a fin de identificar con mayor facilidad diseños promisorios. En monocultivos resulta sencillo identificar densidades óptimas si se construye una curva empírica de  $n$  densidades vs sus respectivos rendimientos, a la que puede ajustarse una función matemática relativamente sencilla, por ejemplo, un modelo inverso ampliamente validado por diversos autores (Willey y Heath 1969; Watkinson, 1980; Vandermeer, 1984) de la forma general

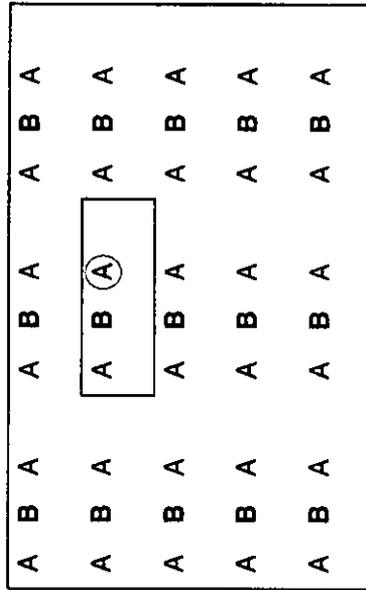
$$Y = NK / (1 + aN^b)$$

donde  $Y$  es la biomasa producida por unidad de superficie;  $K$  es el peso en la cosecha de la planta sin interferencia de vecinos;  $N$  es el número de individuos por unidad de superficie y  $a$  y  $b$  son parámetros empíricos por estimar.

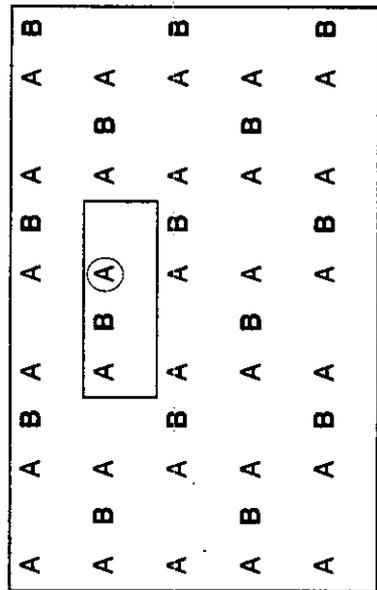
Hacer lo mismo en el caso de un solo arreglo geométrico de dos cultivos requeriría explorar  $n^2$  combinaciones de densidad, y  $n^3$  para tres cultivos. Aún a la misma densidad, los arreglos geométricos prácticos de dos y tres especies son muchos (figura 2.1), y la asociación da pie a muy diversos grados de traslape temporal entre sus componentes. La exploración de diseños espacio-temporales se torna complicada y rápidamente inmanejable desde el punto de vista logístico con el enfoque convencional de experimentación y estimación de rendimientos usado con los monocultivos (Vandermeer, 1989). En la década de los sesentas y setentas se intensificó la exploración empírica sistemática de diseños aditivos (Harper, 1990) y series substitutivas sencillas a densidad global constante (De Wit, 1960) o con cambios sistemáticos de densidad (Firbank y Watkinson 1990). El efecto del tiempo de interacción entre dos ó más especies se ha explorado sistemáticamente en los sistemas de interacción entre monocultivo y plantas arvenses (Cousens et al., 1987; Rejmánek et al., 1989 ; Weaver et al., 1992), casi exclusivamente a densidades y

Fig. 2.1. Algunos arreglos espaciales de una asociación aditiva. La cantidad de plantas de A y B en la unidad de superficie (cuadro grande) es igual en todos los casos. El arreglo A es constante; el arreglo de B varía. Obsérvese que la diversidad de vecindarios locales de las plantas A va en aumento.

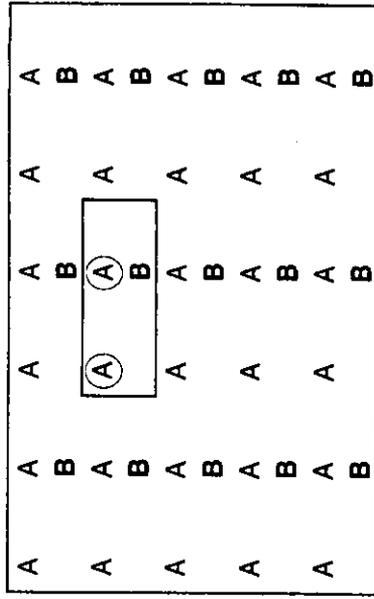
Se destaca con un cuadro pequeño el módulo que se repite en el diseño, y con un círculo los tipos de A con vecindario local diferente.



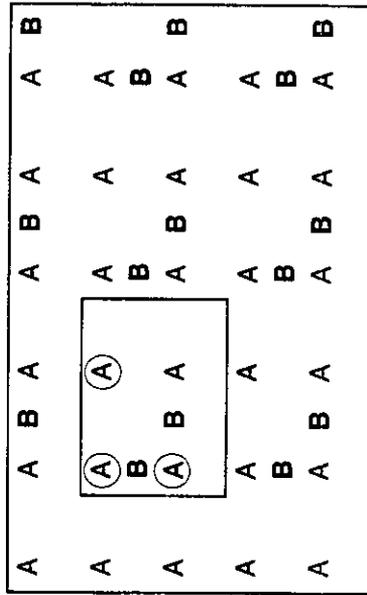
Hay un tipo de A



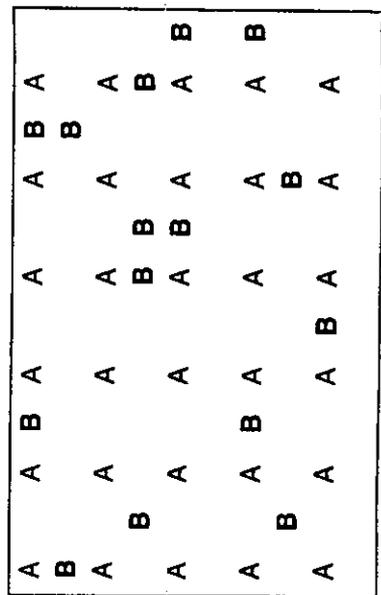
Hay un tipo de A



Hay 2 tipos de A



Hay 3 tipos de A



Hay muchos tipos de A y B

arreglos fijos del cultivo. Son contados los estudios que consideran simultáneamente la densidad, el arreglo y el tiempo (p.ej Fowler, 1984). La exploración experimental eficiente de una amplia gama de densidades, arreglos y desfases de siembra en policultivos ha sido considerada por varios autores como un problema difícil de resolver. (p.ej. Francis et al., 1978; Connolly , 1986)

En 1983-84, Vandermeer y colaboradores iniciaron en la Universidad de Michigan, E.U.A. una serie de trabajos sobre la relación entre la densidad y el rendimiento en cultivos asociados, con el propósito explícito de aplicar las teorías ecológicas de la competencia y de la facilitación al desarrollo de una ingeniería de policultivos. Argumentaron que contar con tal teoría y con las herramientas de estimación de rendimientos derivados de ella sería de gran utilidad en el diseño y evaluación de estos sistemas. El desarrollo del modelo dinámico de Vandermeer tuvo tres etapas:

#### El modelo analítico de densidad-rendimiento de Vandermeer et al. 1984

Vandermeer et al.(1984) exploraron primero las posibilidades de una solución analítica de la relación entre la densidad y el rendimiento en una asociación de dos especies. Tomaron para ello la ecuación aceptada como el mejor descriptor empírico de esta relación en un monocultivo (Holliday, 1960; Willey y Heath, 1969; Watkinson, 1980; Vandermeer, 1984), la extendieron al caso de un dicultivo y encontraron la solución analítica buscada. Después la validaron experimentalmente y concluyeron que la ventaja de tener una solución analítica no compensó la sobrecarga de parámetros y el pobre ajuste obtenido con esta ecuación (ver detalles en Vandermeer et al., 1984 y Vandermeer, 1989). Adicionalmente, el modelo no distingue entre asociaciones con la misma densidad global pero distinto arreglo espacial de las plantas. Estas conclusiones motivaron a sus autores a explorar un modelo estático alternativo, que exponemos ahora brevemente, y que será útil para entender el modelo dinámico subsecuente.

#### El Modelo Estático Lineal de Vandermeer et al. (1984 )

Premisas del modelo:

Considérese un dicultivo formado por las especies A y B. La producción de biomasa de cada individuo  $A_i$  en una asociación es igual a su producción en ausencia de vecinos ( $K_A$ ) menos la reducción que experimenta ésta por efecto de la competencia de los vecinos de su misma ( $A_j$ ) o diferente especie ( $B_j$ ). La pérdida que ocasiona-por ejemplo- un vecino  $A_j$  es proporcional a su peso, y la constante de proporcionalidad  $\alpha_{aa(d_{ij})}$  es una función de la distancia ( $d_{ij}$ ) entre ambas plantas. La constante de proporcionalidad denota la cantidad de biomasa que pierde la planta blanco ( $A_i$ ) por cada gramo de planta vecina ( $A_j$ ) situada a una distancia ( $d_{ij}$ ) determinada (figura 2.2 ). Se considera que las interacciones de orden superior son despreciables.

Si la situación es estrictamente competitiva (i.e. no hay facilitación),  $\alpha_{aa(d_{ij})}$  es una función geométrica decreciente de la distancia:

$$\alpha_{aa}(d_{ij}) = P_{aa}d_{ij}^{-C_{aa}}$$

donde  $d$  es la distancia entre los individuos  $A_i$  y  $A_j$ , y  $P$  y  $c$  son parámetros empíricos a estimar (figura 2.2). El ejemplo puede hacerse extensivo a las cuatro situaciones de interferencia intra e interespecífica que se presentan en un dicultivo:

$$\alpha_{aa}(d_{ij}) = P_{aa}d_{ij}^{-C_{aa}}$$

$$\alpha_{ab}(d_{ij}) = P_{ab}d_{ij}^{-C_{ab}}$$

$$\alpha_{ba}(d_{ij}) = P_{ba}d_{ij}^{-C_{ba}}$$

$$\alpha_{bb}(d_{ij}) = P_{bb}d_{ij}^{-C_{bb}}$$

Estas ecuaciones han funcionado adecuadamente en dicultivos en los que no hay facilitación neta (Vandermeer 1984, 1986; García-Barrios, datos inéditos).

Los individuos de un dicultivo forman un sistema en el que todos son influidos y a la vez influyen a sus vecinos. La ecuación estática del rendimiento final de un individuo  $A_i$  que ha crecido hasta su peso máximo en presencia de vecinos de su propia especie y de la otra es

$$K_A = A_i + \sum_{j \neq i} \alpha_{aa}(d_{ij})A_j(d_{ij}) + \sum_j \alpha_{ab}(d_{ij})B_j(d_{ij})$$

y la de un individuo  $B_i$  es

$$K_B = B_i + \sum_j \alpha_{ba}(d_{ij})A_j(d_{ij}) + \sum_{j \neq i} \alpha_{bb}(d_{ij})B_j(d_{ij})$$

El estado de equilibrio del sistema puede expresarse algebraicamente como un sistema de ecuaciones lineales:

$$K = Mw$$

$$\text{donde } M = \begin{vmatrix} M_{AA} & M_{AB} \\ M_{BA} & M_{BB} \end{vmatrix}$$

y cada  $M_{UV}$  es la matriz de las constantes  $\alpha_{UV}$  que estipula el efecto de los individuos de la especie  $V$  sobre los de la especie  $U$

La producción de cada individuo puede calcularse al invertir la matriz de  $\alpha$ 's y despejar el vector  $w$  con valores de  $A$  y  $B$ .

a)

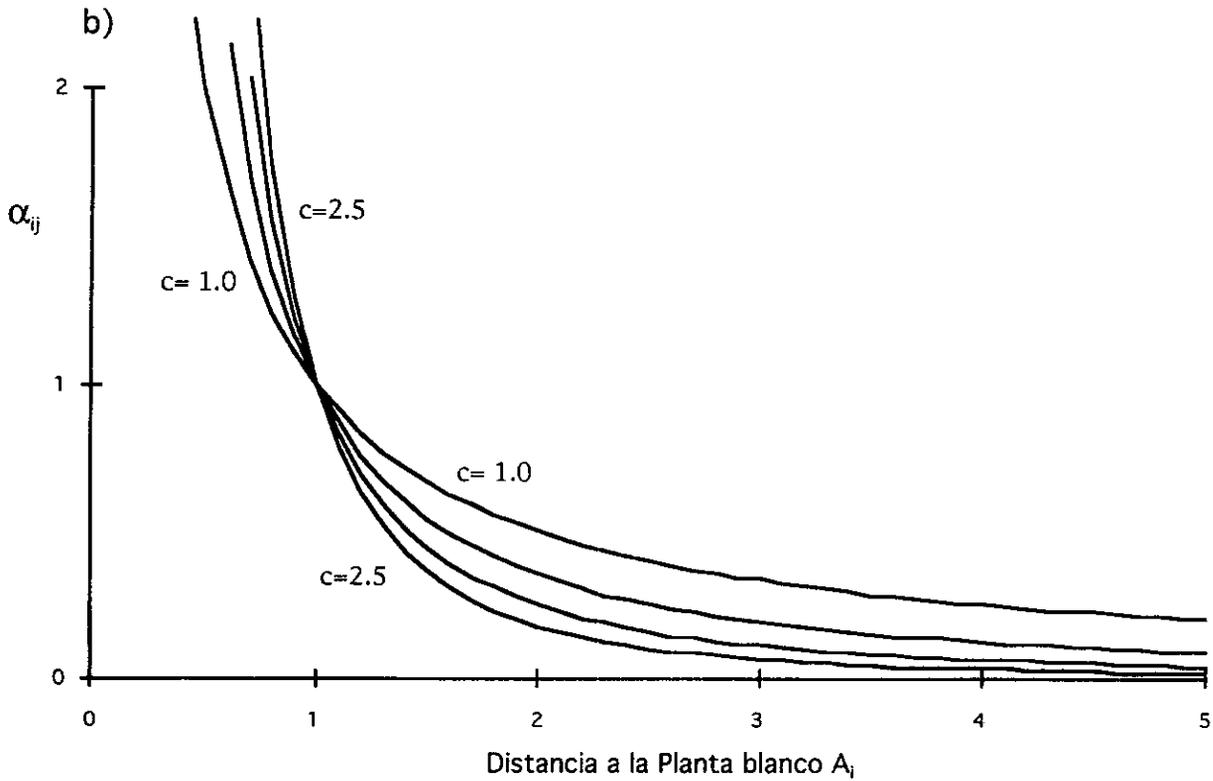
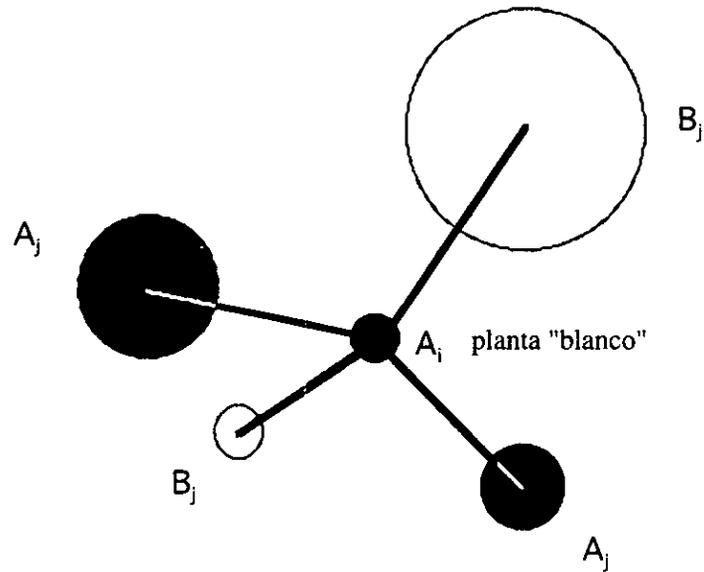


Fig. 2.2.

a) En el modelo de Vandermer 1989, el efecto de una planta vecina de la misma especie ( $A_j$ ) o de la otra especie ( $B_j$ ) es proporcional a su biomasa y a su distancia de la planta blanco  $A_i$ .

b) La constante de proporcionalidad  $\alpha_{ij}$  disminuye no linealmente con la distancia a la planta  $A_i$ .

Función  $\alpha_{ij} = P_{ij}d_{ij}^{-c_{ij}}$ . Se presentan curvas para cuatro valores del parámetro  $c_{ij}$ .  $P_{ij} = 1.0$ ;  $c_{ij} = 1.0, 1.5, 2.0$  y  $2.5$

$$M^{-1} K = w$$

Las variables y los parámetros del modelo se estiman experimentalmente de la siguiente manera:

Los valores de  $K_A$  y  $K_B$  se obtienen tomando para cada especie el promedio de  $n$  individuos que han crecido en ausencia de vecinos.

Los parámetros  $P_{..}$  y  $c_{..}$  se estiman para cada una de las siguientes funciones

$$\alpha_{aa}(d_{ij}) = P_{aa} d_{ij}^{-c_{aa}}$$

$$\alpha_{ab}(d_{ij}) = P_{ab} d_{ij}^{-c_{ab}}$$

$$\alpha_{ba}(d_{ij}) = P_{ba} d_{ij}^{-c_{ba}}$$

$$\alpha_{bb}(d_{ij}) = P_{bb} d_{ij}^{-c_{bb}}$$

ajustando el modelo de regresión

$$\alpha_{..}(d_{ij}) = P_{..} d_{ij}^{-c_{..}}$$

(o su versión lineal), al conjunto correspondiente de valores de  $\alpha_{..}(d_{ij})$  obtenidos experimentalmente para una gama adecuada de distancias.

Por ejemplo, para estimar los parámetros  $P_{ab}$  y  $c_{ab}$  de

$$\alpha_{ab}(d_{ij}) = P_{ab} d_{ij}^{-c_{ab}}$$

Se utilizan unidades experimentales formadas por una planta blanco  $A_i$  rodeada de un anillo de plantas vecinas  $A_j$  a una distancia radial dada. Este tipo de unidad se establece (con repeticiones) para varias distancias radiales  $d_1, d_2, \dots, d_n$  (figura 2.3). Al final del crecimiento se obtiene de cada unidad el peso de la planta blanco y la suma de los pesos de las vecinas, y se determina un valor empírico de  $\alpha_{aa}$  para cada distancia experimental:

$$\alpha_{ab}(d_1) = (K_A - A_{i(d_1)}) / \sum_j B_{j(d_1)}$$

$$\alpha_{ab}(d_2) = (K_A - A_{i(d_2)}) / \sum_j B_{j(d_2)}$$

.

.

$$\alpha_{ab}(d_n) = (K_A - A_{i(d_n)}) / \sum_j B_{j(d_n)}$$

Se estiman los valores de los parámetros que generan el mejor ajuste de

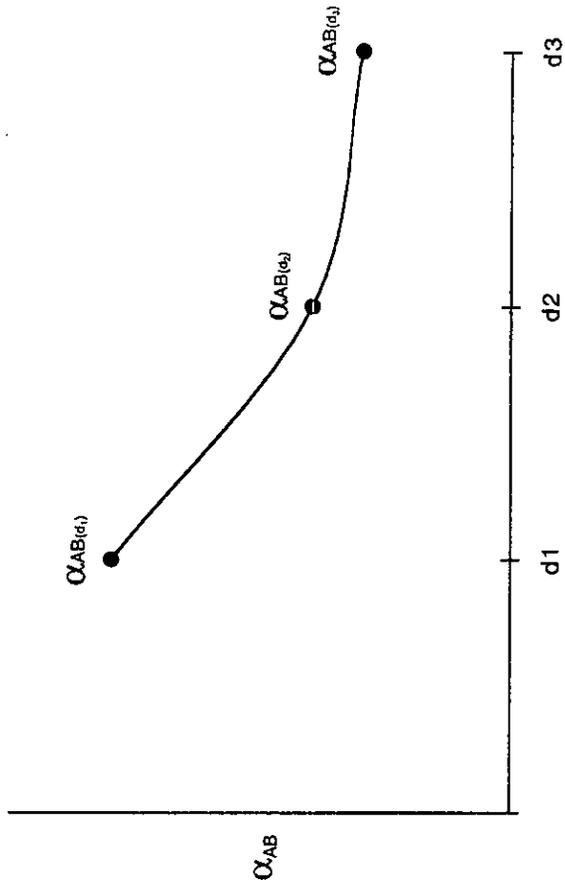
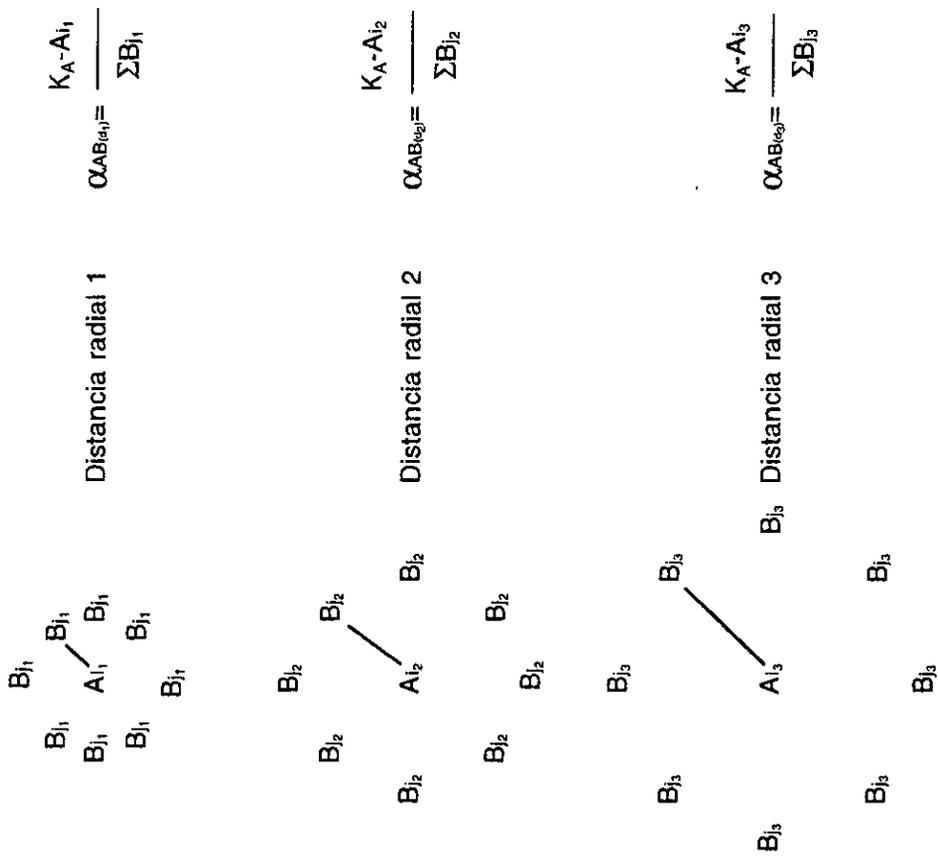
$$\alpha_{ab(d)} = P_{ab} d^{-c_{ab}}$$

al vector de  $\alpha_{ab(d)}$  empíricas.

El mismo procedimiento se aplica a la estimación de los parámetros de  $\alpha_{aa(d)}$ ,

$$\alpha_{ba(d)} \text{ y } \alpha_{bb(d)}$$

Fig. 2.3. Estimación de la función  $\alpha_{AB}$  mediante módulos aislados.



A      Planta sin vecinos =  $K_A$

Conocido el peso de las plantas sin vecino, se construye el vector  $K$ . Definida la disposición espacial de un conjunto de individuos de ambas especies, se estima la distancia y el correspondiente valor de  $\alpha_{..(d)}$  de cada par de plantas, usando para ello el modelo  $\alpha_{..(d)} = P_{..} d^{-C_{..}}$  que corresponda.

Se invierte la matriz de  $\alpha$ 's de la comunidad y se calcula el vector de incógnitas  $w$ . Para un cómputo ágil de las distancias euclidianas y las  $\alpha$ s, y para invertir la matriz  $M$  en un tiempo razonable, se puede automatizar el algoritmo en una hoja de cálculo para microcomputadora.

En síntesis, el usuario aporta los valores  $K$  de cada especie y las coordenadas de cada individuo de acuerdo al diseño de policultivo explorado. El algoritmo calcula el peso de cada individuo en el sistema. A partir de este vector de pesos  $w$  se pueden hacer cálculos posteriores para construir conjuntos de rendimiento (sensu Vandermeer, 1989) y evaluar diversos índices de desempeño del policultivo estudiado.

Capacidades y límites del modelo:

El modelo ha sido validado hasta ahora con un conjunto de arreglos y densidades de cultivo de las asociaciones jitomate-frijol de soya y jitomate-frijol de mata (Vandermeer et al. 1984, Vandermeer 1986). Vandermeer (1989) señala que el ajuste fue excelente en 9 de 16 intentos de validación, y discute los casos en los que el modelo falló. Para que el modelo falle es suficiente que las condiciones de competencia sean tan intensas que produzcan la supresión y muerte de uno o más individuos. En tal caso el método lineal predice pesos negativos de estas plantas, todo el vector  $w$  se altera, y el modelo pierde significado biológico.

El potencial del modelo no solo ha sido documentado por sus autores sino reconocido por quienes están construyendo modelos fisiológicos más sofisticados de policultivos (p.ej., Thornton et al. 1990). Este modelo estático y lineal puede ser una herramienta muy útil si no hay autoaclareo del sistema, si las interacciones de tipo no lineal son despreciables, y si no se requiere explorar distintos grados de desfase en las fechas de siembra y/o cosecha de los dos cultivos. Cuando no se cumplen estas restricciones, se requiere un modelo dinámico con términos de interacción ecológica ya sea lineales o no lineales.

### El modelo Dinámico con Términos Lineales en el Índice de Vecindario

En 1989, Vandermeer propuso las bases de un modelo dinámico para aquellas situaciones que su modelo estático distorsiona o que no puede considerar. Los argumentos de este modelo son los siguientes:

Varios autores (Reed y Holland, 1919; Reed, 1920; Robertson, 1923; Lotka, 1926; Shinosaki y Kira, 1956) han sugerido que los cambios en la biomasa de una planta individual a lo largo del tiempo pueden ser satisfactoriamente aproximados por una función logística :

$$(1/A) (dA/dt) = r_A(1 - (A/K_A))$$

donde A es el peso de la planta individual,  $K_A$  es la biomasa máxima que el individuo puede alcanzar cuando no está sometido a la interferencia con otros individuos y  $r_A$  es la tasa relativa de crecimiento antes de que opere el proceso de autoregulación del crecimiento (Shinozaki y Kira 1956).

Se han propuesto otras funciones que describen el crecimiento, entre ellas la Monomolecular (Gregory, 1928), la de Gompertz (Gompertz, 1825; Amer and Williams 1957), y la de von Bertalanffy (Von Bertalanffy, 1957). Más recientemente, los analistas del crecimiento de plantas han usado la función de Richards (Richards, 1959), una función generalizada que incluye a las cuatro anteriores como casos particulares (Causton y Venus 1981). Se ha criticado el uso de estas ecuaciones para analizar el crecimiento de la planta completa (p.ej. Causton and Venus 1981) por su incapacidad para representar los detalles de la trayectoria de crecimiento del individuo, y por la filosofía no mecanística que está implícita al aglomerar todas las interesantes propiedades fisiológicas de la planta. El uso que Vandemeer propone hacer de estas ecuaciones es construir de ellas hacia arriba, esto es, del individuo hacia la población. Sostiene entonces que mucha de la crítica que es relevante para el fisiólogo vegetal es probablemente irrelevante en el caso de la modelación del crecimiento de un conjunto de individuos en interacción.

En el modelo de Richards, la tasa relativa de crecimiento (TRC) de la planta individual A puede expresarse como

$$TRC = (1/A) (dA/dt) = r_A(1 - (A/K_A)^{b_A})$$

donde  $b_A$  es la tasa de retroalimentación o regulación. Se emplea el término retroalimentación para referirse específicamente al cociente  $(A/K_A)$ . El parámetro b define entonces el grado de asimetría de la curva respecto de su punto de inflexión tal y como se aprecia en la figura (2.4 )

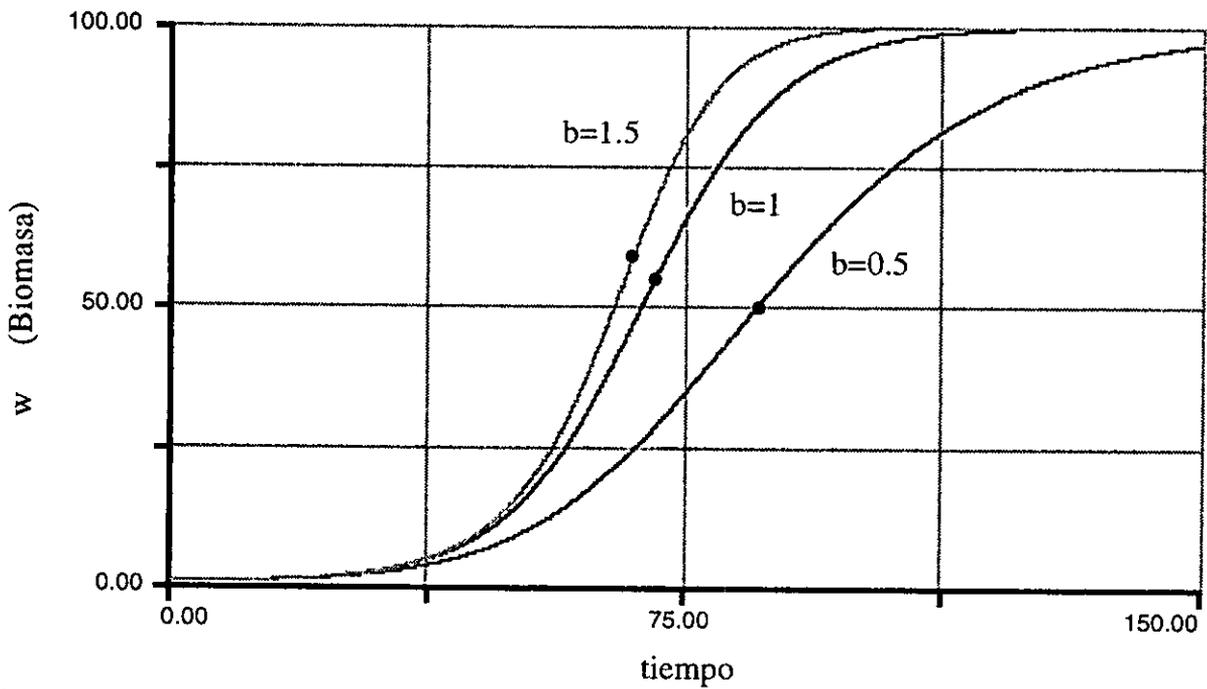


Fig. 2.4. Modelo de crecimiento de Richards reparametrizado por Vandermeer 1989. Se comparan la curvas de crecimiento de la biomasa para tres valores del parametro  $b$ . Cuando  $b=1$  el crecimiento es logístico.  $K=100$ ;  $r= 0.1$ ;  $b= 0.5, 1.0$  y  $1.5$ . Se señala en cada curva el punto de inflexión.

( Vale la pena destacar que Vandermeer reparametriza la versión más general del modelo de Richards, que es

$$(1/A) (dA/dt) = r_A(1 - (cA)^b)$$

haciendo  $c=1/K$  y por lo tanto dando un sentido biológico al parámetro empírico  $c$ .)

Queremos resaltar también que el modelo de Richards reparametrizado por Vandermeer es solo aplicable durante la etapa de crecimiento sigmoideo que lleva a la planta a su peso máximo, previo al proceso de senectud generalizada del individuo. En caso de que se requiera incluir esta segunda etapa de decrecimiento, la opción más simple es convertir el modelo de Richards en un modelo semiautónomo del tiempo como el que utilizamos posteriormente en el capítulo 3.

Vandermeer argumenta que cuando agregamos un segundo individuo  $A_j$  de la misma especie al sistema, podemos esperar que la tasa relativa de crecimiento de la primera se reduzca, en cualquier punto particular de su trayectoria, en proporción a la biomasa de la segunda. No debemos esperar que el parámetro  $r$  cambie pues es la TRC máxima de la planta. Tampoco que  $K$  cambie, pues es la biomasa máxima que la planta puede alcanzar en el ambiente específico estudiado y en ausencia de vecinos. Tampoco esperamos que el parámetro  $b$  se modifique, pues es la tasa a la cual cambia el efecto de retroalimentación. Sí esperamos en cambio que la función de retroalimentación se vea afectada. Esto es, si la tasa de crecimiento del individuo sin competidores respondía de cierta manera en función del acercamiento relativo de la planta a su biomasa máxima (i.e. la función  $A_j/K_A$ ), deberíamos esperar que lo mismo ocurra cuando el segundo individuo está en su vecindario. En esencia, la autoregulación del crecimiento en un individuo ocurre porque sus tejidos responden al agotamiento de nutrientes, al sombreado, o a alguna otra forma de competencia. Por lo tanto el numerador del término de retroalimentación ( $A_j/K_A$ ) puede ser visto de manera más general como "tejido competidor". Si tal es el caso, la biomasa del segundo individuo representa parte de este tejido competidor, aunque no en una correspondencia uno a uno con la biomasa del primero. Pensamos entonces que el segundo individuo aumenta la biomasa existente a la cual debe responder la TRC del primero. La función de retroalimentación se vuelve entonces

$$(A_i + \alpha_{aa(d_{ij})}A_j)/K_A$$

donde  $A_j$  es la biomasa del segundo individuo y  $\alpha_{aa(d_{ij})}$  el factor de escala que convierte biomasa de éste en equivalentes de biomasa del primero.

Nos interesa resaltar que el argumento de Vandermeer de que la planta detiene su crecimiento por competencia entre sus propios tejidos, y que por lo tanto los de los vecinos se suman (debidamente ponderados) a este proceso, es en cierto grado afín a las teorías que conciben a las plantas como poblaciones de módulos (White, 1979;

Harper, 1990) y es matemáticamente elegante y conveniente para construir un modelo autónomo en la biomasa. Sin embargo, debe tenerse en cuenta que se trata de una simplificación biológica, pues el crecimiento se detiene también en un peso máximo  $K$  debido a restricciones mecánicas, hidráulicas (Niklas, 1993) y climáticas (Harper, 1990) y por otras presiones naturales y antrópicas ejercidas sobre la especie. Es preferible aceptar que la incorporación del índice de vecindario al término de retroalimentación de Richards tiene más un sentido práctico que una fundamentación biológica suficientemente completa.

Una variedad de factores afectan el valor de  $\alpha_{aa(d_{ij})}$ . Si por ejemplo dos plantas tienen crecimiento determinado y están en un ambiente de recursos inagotables, sencillamente no se sentirán una a la otra y  $\alpha_{aa(d_{ij})}$  tendrá un valor límite de cero. Si por el contrario, el crecimiento es indeterminado y los recursos son escasos,  $\alpha_{aa(d_{ij})}$  tenderá a ser grande. De la misma manera, la proximidad física de las dos plantas afectará el valor de  $\alpha_{aa(d_{ij})}$ . Si todas las plantas están suficientemente lejos de manera que tienen poco efecto una sobre la otra,  $\alpha_{aa(d_{ij})}$  obviamente tenderá a cero.

Con los argumentos anteriores podemos reformular la ecuación para describir el crecimiento simultáneo de dos individuos de la misma especie:

$$(1/A_1) (dA_1/dt) = r_A (1 - ([A_1 + \alpha_{aa(d_{12})} A_2] / K_A)^{b_A})$$

$$(1/A_2) (dA_2/dt) = r_A (1 - ([A_2 + \alpha_{aa(d_{21})} A_1] / K_A)^{b_A})$$

La forma de equilibrio de estas ecuaciones es:

$$K_A = A_1 + \alpha_{aa(d_{12})} A_2$$

$$K_A = A_2 + \alpha_{aa(d_{21})} A_1$$

y el valor de equilibrio de las variables de estado  $A_1$  y  $A_2$  es

$$A_1 = A_2 = K_A (1 - \alpha_{aa(d_{12})}) / (1 - \alpha_{aa(d_{12})}^2) \text{ puesto que } \alpha_{aa(d_{12})} = \alpha_{aa(d_{21})}.$$

Dado que en la forma de equilibrio el parámetro  $b$  se ha cancelado, esta forma será la misma para las funciones Monomolecular, Logística, Gompertz, Von Bertalanffy o Richards. La trayectoria hacia el equilibrio sin embargo no será igual para todas ellas.

Usando los argumentos biológicos anteriores, es sencillo extender las ecuaciones al caso de un policultivo. El término de retroalimentación para un monocultivo es :

$$[A_i + (\sum_j \alpha_{aa(d_{ij})} A_j)] / K_A.$$

En el caso del dicultivo deben distinguirse los efectos de biomasa de vecinos de diferente especie, ie. las biomasa deben escalarse con constantes  $\alpha$  distintas. La ecuación del individuo  $A_i$  en dicultivo es :

$$(1/A_i) (dA_i/dt) = r_A (1 - ([A_i + (\sum_{j=i} \alpha_{aa(d_{ij})} A_j + \sum_j \alpha_{ab(d_{ij})} B_j)] / K_A)^{b_A}) .$$

Vandermeer concluye su exposición planteando que el sistema de ecuaciones dinámicas de la forma anterior requiere ser estudiado teórica y empíricamente. Señala que tras de considerable desarrollo y verificación sería útil en el sentido en que lo es el modelo estático, con la ventaja adicional de que permitiría estudiar casos de autoaclareo, desfases de siembra y cosecha, cultivos en rotación y relevo, sistemas de asociación de anuales y perennes y la dinámica de arvenses en un policultivo, entre otros.

### Análisis del modelo dinámico

Vandermeer (1989) incorpora al modelo de crecimiento de Richards un término de interacción con otros individuos, inspirado en el modelo de Lotka (1925) y Volterra (1926) de crecimiento de dos poblaciones que compiten en un ambiente dado. En el caso particular del crecimiento de dos individuos en interacción competitiva, la condición de equilibrio del sistema (cuando la TRC de ambas plantas es cero) tiene una solución analítica general. También es posible establecer analíticamente (como en el modelo de Lotka y Volterra) las condiciones de los parámetros  $K$  y  $\alpha$  que definen si ambas plantas coexisten ó si una suprime a la otra ( Vandermeer 1990).

Cuando se desarrolla el planteamiento de Vandermeer (1989) para una comunidad de dos cultivos asociados en la que cada planta interactúa con los demás individuos de la misma especie y de la otra, el crecimiento del conjunto se expresa como un sistema de  $n + m$  ecuaciones diferenciales.

$$(1/A_1) (dA_1/dt) = r_A (1 - ([A_1 + (\sum_{j=1} \alpha_{aa(d_{1j})} A_j + \sum_j \alpha_{ab(d_{1j})} B_j)] / K_A)^{b_A})$$

.

.

.

$$(1/A_n) (dA_n/dt) = r_A (1 - ([A_n + (\sum_{j=n} \alpha_{aa(d_{nj})} A_j + \sum_j \alpha_{ab(d_{nj})} B_j)] / K_A)^{b_A})$$

$$(1/B_{n+1}) (dB_{n+1}/dt) = r_B (1 - ([B_{n+1} + (\sum_j \alpha_{ba(d_{(n+1)j})} A_j + \sum_{(j=n+1)} \alpha_{bb(d_{(n+1)j})} B_j)] / K_B)^{b_B}).$$

.

.

$$(1/B_{n+m}) (dB_{n+m}/dt) = r_B (1 - ([B_{n+m} + (\sum_j \alpha_{ba(d_{(n+m)j})} A_j + \sum_{(j=n+m)} \alpha_{bb(d_{(n+m)j})} B_j)] / K_B)^{b_B})$$

donde  $j=\{1, 2, \dots, n+m\}$ . Aunque cada sumatoria recorre los  $n+m$  posibles valores de  $j$ , solo se incrementa su valor para los casos en los que  $A_j$  ó  $B_j$  son diferentes de cero, i.e. en los casos en los que existe en la comunidad una planta de ese tipo con el subíndice  $j$  especificado.

Las posibilidades del método analítico son en este caso más limitadas. Si el determinante de la matriz de  $\alpha$ 's del sistema es positivo, éste tiene un punto de equilibrio estable y todos los individuos coexisten; si es negativo, la coexistencia es inestable y se espera dominancia de unos y exclusión de otros. En el primer caso, existe una solución analítica del sistema en el equilibrio y es posible encontrar la biomasa máxima de cada individuo mediante el modelo estático de Vandermeer siempre que la matriz de  $\alpha$ 's sea invertible. En el segundo caso, la supresión ó aclareo de individuos altera la matriz de  $\alpha$ 's y el modelo estático genera soluciones de equilibrio artificiales. La solución en este caso no es analítica y procede integrar numéricamente el sistema dinámico mediante simulación.

En el sistema diferencial del dicultivo, cada ecuación diferencial corresponde a un individuo. Toda planta es influida por sus vecinos y a la vez influye sobre estos de tal manera que las ecuaciones están acopladas. El término de interacción con los vecinos requiere de la ubicación de cada planta en el plano horizontal, lo que significa que el espacio  $y$ , más específicamente, las distancias entre individuos son explícitas. El sistema se visualiza entonces como una retícula espacial de individuos conectados por sus interacciones ecológicas. Debido a lo anterior, el modelo de la comunidad constituye lo que formalmente se denomina un mapeo acoplado en retícula (Casti 1992, Octavio Miramontes, comunicación personal).

Sintetizamos ahora algunas de las premisas y predicciones más importantes del modelo, que resulta relevante evaluar.

El modelo de Vandermeer (1989) es un modelo del crecimiento de una planta en interacción con sus vecinos, a la escala del individuo y con espacio explícito. Es un modelo diferencial autónomo del tiempo (Giordano y Weir, 1991) pues la tasa de crecimiento no depende explícitamente de un programa fenológico y/o de flujos de recursos sino únicamente de la cantidad de biomasa propia y ajena previamente acumulada. La disponibilidad de recursos y la capacidad potencial de la planta para apropiarse de ellos están implícitos en los parámetros  $r$ ,  $K$ , y  $b$ . La capacidad real para capturar recursos en presencia de otros individuos y para tolerar su reducción cuando son interferidos por estos es modulada por los parámetros  $\alpha$  correspondientes. La habilidad competitiva de la planta en el ambiente especificado (que conjuga su capacidad para capturar recursos y para tolerar la interferencia de otros individuos (Golberg, 1990) ) está expresada en los cuatro parámetros mencionados. Los recursos de los que depende la planta y su dinámica no son variables explícitas en el modelo por lo que los parámetros  $r$ ,  $K$  y  $b$  de las especies deben ser estimados en cada ambiente agrícola particular. Esto último le impone

restricciones pero tambien hace del modelo una herramienta descentralizada que no requiere bases de datos ambientales que con mucha frecuencia no están disponibles.

Con el modelo dinámico de Vandermeer (1989) desarrollado para un sistema de cultivo se busca predecir razonablemente el crecimiento de la biomasa de plantas individuales en un ambiente dado cuando se manipulan simultáneamente el arreglo espacial y el desfase de siembra y/o cosecha entre ellas. El modelo de Vandermeer tiene varias premisas respecto a estos factores espacio-temporales y algunas consecuencias dinámicas derivadas de ellos cuando el efecto neto de las interacciones positivas y negativas de los vecinos es la interferencia.

Las premisas sobre el crecimiento de la planta son :

1. Una planta sana y sin vecinos, antes del proceso de pérdida neta de biomasa que ocurre durante la senectud, crece siguiendo una curva sigmoide que puede ser aproximada por la integral de una ecuación diferencial de Richards.

Consideramos que esta premisa es bastante satisfactoria. Aunque la trayectoria detallada de la biomasa de una planta puede ser más compleja, se ha demostrado repetidamente que el modelo de Richards es suficientemente flexible para aproximarse de manera general a la trayectoria de muchas plantas cultivadas en su etapa de crecimiento.

2. La TRC de la planta sin interferencia se reduce en presencia de vecinos.

Esta tambien es una premisa general satisfactoria.

3. El modelo de crecimiento de un individuo es una ecuación diferencial autónoma en la que el factor que controla la tendencia al crecimiento exponencial de la biomasa está expresada por conveniencia en términos del estado final del sistema (ie. la biomasa máxima sin vecinos, K). El modelo supone que si una planta ha frenado o incluso revertido su crecimiento por el efecto competitivo de sus vecinos, y éstos son retirados súbitamente de su entorno, la planta modificará de inmediato su trayectoria de crecimiento y, dado el suficiente tiempo, alcanzará su biomasa potencial K.

Esta es una propiedad matemática de la ecuación pero no necesariamente del individuo biológico que pretende representar. Existe evidencia empírica que indica que las plantas temporalmente afectadas por vecinos en efecto aceleran su crecimiento y tienden nuevamente (aunque con cierto retraso) a este valor de K, pero comunmente ya no lo alcanzan por limitaciones fenológicas y ambientales (Fukai y Trenbath, 1993). El artificio de la recuperación total se evita siempre que el tiempo de simulación del crecimiento con vecinos no exceda al que le tomó a la planta aislada alcanzar su peso máximo. El efecto de retirar vecinos a una planta en

crecimiento es relevante, como veremos más adelante en ejemplos de simulación, pero no será investigado más a fondo en la etapa de evaluación empírica del modelo.

Las premisas sobre el efecto de interferencia del vecindario son :

1. La interferencia entre plantas es local y por lo tanto el crecimiento de un individuo está relacionado con el de sus vecinos; es decir, la relación es local, recíproca y dinámica.
2. A una distancia dada, el efecto de un vecino es proporcional a su biomasa; es decir la interferencia es de tipo simétrica relativa (Thomas y Weiner, 1989) .
3. La constante de proporcionalidad  $\alpha$  disminuye como una función geométrica descendiente de la distancia entre las plantas.
4. El efecto global del vecindario es la suma de los efectos de los individuos que lo componen.

El estudio y modelación de las interacciones ecológicas de los individuos con su vecindarios se ha desarrollado principalmente para atender preguntas de demografía vegetal (Pacala, 1986) y silvicultura (Biging y Dobbertin, 1992) y en mucha menor medida de la producción agrícola (Mead, 1967) , dado el sesgo que hay en este campo hacia los monocultivos y hacia los modelos ó bien empíricos y muy simples (Firbank y Watkinson, 1990) ó mecanicistas y muy complejos (Ford y Sorrensen, 1992). Debe decirse, sin embargo, que muchos de los estudios demográficos de vecindario se han realizado con cultivos y con arvenses en condiciones experimentales características de la agronomía.

La naturaleza sésil de las plantas y el conocido efecto de la densidad de población sobre su crecimiento y rendimiento hacen esperar una relación estrecha entre el desempeño de una planta "blanco" y uno ó más atributos del vecindario. Esta relación ha resultado sin embargo evasiva y experimentalmente poco robusta, y se ha descrito como una débil señal en medio de ruido estocástico en la mayoría de los estudios sobre el tema (Fowler, 1990; Bonan, 1993).

La mayoría de estos estudios son estáticos e intentan predecir la biomasa de la planta, o su tasa de crecimiento en un pequeño intervalo, como función de uno o varios atributos de las plantas circundantes. Las correlaciones lineales entre el peso ó talla de la planta "blanco" y estas funciones del vecindario (comunmente llamadas índices de competencia) varían en la literatura entre 20 y 90% , y en 60% de los casos son muy bajas y no significativas (Bonan, 1993) . Entre las causas de esta baja correlación lineal se han considerado la debilidad del efecto competitivo frente a otras fuentes de variación intrínsecas a la planta o generadas por el ambiente (Fowler, 1990) y, más significativamente, el hecho de que la relación estática entre el peso de la planta blanco y el índice de competencia genera una

nube triangular (Bonan,1993 ) (puesto que tanto la media como la varianza disminuyen al aumentar el índice mencionado) con una distribución gamma que no se apega a los supuestos de los modelos estáticos convencionales de regresión lineal (Pacala y Silander, 1985) .

Lo que ha resultado relativamente inasible con los métodos de análisis estático mas socorridos pudiera entenderse un poco más claramente cuando se adopta una perspectiva dinámica. El modelo de Vandermeer utiliza un índice de interferencia que es lineal en su propuesta de proporcionalidad y aditividad de los efectos de la biomasa de los vecinos. Sin embargo, ya incorporado a la ecuación de Richards, puede generar comportamientos no lineales que, junto con la variación intraespecífica de las tasas de crecimiento, pudieran explicar parcialmente las nubes triangulares con distribución gamma, como lo sugieren estudios de simulación realizados con modelos afines (Bonnan, 1993; García- Barrios datos inéditos). Esto sugiere que el índice de vecindario de un modelo dinámico pudiera ser más significativo que el de un modelo estático.

Dado lo anterior, consideramos pertinente tratar de poner a prueba los supuestos de linealidad del índice de vecindario del modelo dinámico como parte de su proceso de validación. Contrario a la premisa de Vandermeer, podría ocurrir que el efecto de un vecino sobre el índice de vecindario fuese más que proporcional a su biomasa cuando es más grande que la planta blanco y menos que proporcional cuando es más chica que ésta. Este tipo de interferencia, llamada asimétrica, ha sido documentada por algunos autores (Watkinson, 1983; Thomas y Weiner, 1989) en sistemas en los que el principal recurso interferido es la luz., puesto que la planta más grande generalmente es más alta y captura la mayor parte de este recurso en tanto que la más pequeña practicamente no interfiere con la grande. En tales casos el comportamiento del sistema pudiera explicarse mejor con un efecto asimétrico del vecindario que con uno simétrico relativo.

Por otra parte, la aditividad de los efectos individuales de los vecinos es un supuesto reduccionista y simplificador en principio aceptable con fines de modelación pero no es clara la existencia e importancia de antagonismos ó sinergismos en estos sistemas que pudieran producir interacciones de orden superior y efectos emergentes del vecindario.

Consideremos ahora algunas de las consecuencias dinámicas del modelo para un sistema de dicultivo:

1) Si la interferencia intraespecifica es suficientemente débil, las trayectorias de individuos de la misma especie con peso inicial distinto tenderán a converger; en caso contrario tenderán a diverger.

2) Si la interferencia entre especies coetáneas es suficientemente débil estas coexistirán; en caso contrario el sistema tenderá a la reducción o supresión de la biomasa de una y al crecimiento compensatorio de la otra.

3) El modelo supone que el efecto instantáneo de interferencia de las plantas es proporcional a su peso. La divergencia entre las trayectorias de individuos de distinta especie ó tamaño resulta menos intensa que la que se podría esperar de modelos con interferencia asimétrica.

4) En general, cuanto más bajo el valor de  $r$  y  $K$  de una planta y más altas las  $\alpha$ 's intra e interespecíficas del sistema, más fácilmente será suprimida por sus vecinos. Estos parámetros se pueden combinar de distinta manera para dar lugar a escenarios contrastantes. Por ejemplo, una planta con una  $r$  baja pero  $K$  alta, y que tiene en cierto momento menos biomasa que sus vecinas, puede llegar a suprimirlas si éstas no están suficientemente cerca como para detener o revertir su crecimiento. Como otro caso, una planta con  $r$  alta y  $K$  baja puede dominar la comunidad temporalmente y después ser suprimida, ó bien dominar permanentemente si gracias a su rápido crecimiento inicial puede suprimir a sus vecinos.

5) En igualdad de condiciones, un individuo con vecinos que experimenta retraso en la siembra o germinación crecerá más lentamente que el que no se ha retrasado. Este efecto sobre la TRC comunmente se incrementa en forma más que proporcional al aumentar el retraso, y se intensifica cuanto menor sea la distancia entre las plantas.

6) Plantas de la misma especie y edad pero con una configuración de su vecindario significativamente distinta tendrán diferente crecimiento y producción final de biomasa. Llamamos configuración del vecindario a la composición, distancia y arreglo de los  $n$  vecinos efectivos de una planta.

7) Plantas de la misma especie y con pequeñas diferencias en su germinación, sometidas a interferencia fuerte pueden diverger y tener diferente crecimiento y producción final de biomasa a pesar de ser relativamente pequeñas las diferencias de su vecindario.

8) las condiciones planteadas en 6) y 7) sugieren que bajo condiciones en las que la variación intrínseca del crecimiento de una misma especie y cohorte es fuertemente amplificadas por la interferencia intensa, esto puede diluir pequeñas e incluso grandes diferencias en la configuración del vecindario.

El modelo de Vandermeer hace uso de premisas de crecimiento e interacción con el vecindario relativamente simples y aparentemente robustas. Si en un ambiente dado el crecimiento sin vecinos es sigmoide y el índice de vecindario es proporcional a la

biomasa, geométricamente decreciente con la distancia y aditivo, entonces hay una amplia capacidad para simular efectos de espacio y tiempo con un modelo autónomo relativamente sencillo como el de Vandermeer (1989). Si no es una aproximación suficientemente aceptable puesto que la desviación sutil en la premisa se traduce en resultados significativamente diferentes a los predichos, entonces se requiere de modelos autónomos que abandonen uno ó varios de estos supuestos ó bien de estrategias de modelación alternativas.

El siguiente capítulo plantea la estrategia que seguimos para evaluar algunas premisas del modelo, definir su bondad de ajuste y su capacidad para predecir el efecto de manipular espacio y tiempo en comunidades diversificadas reales. Terminamos este capítulo ejemplificando la utilidad que podrían tener el modelo, y las herramientas de simulación que se pueden generar con base en él para el diseño de sistemas de cultivo, en caso de resultar validado como modelo predictivo .

#### Utilidad del modelo dinámico para el diseño espacio-temporal de cultivos

En el capítulo 1 mencionamos que un aspecto del diseño de un cultivo es determinar el rendimiento biológico de distintas variantes espacio-temporales del mismo, traducir este rendimiento a diferentes índices de desempeño ecológico, económico y social y elegir con estos criterios los diseños más promisorios para instrumentarlos.

Cada diseño particular produce un par de valores de biomasa ( $p_2, p_1$ ). Si determinamos estos valores para un número grande de posibles diseños (incluidos los monocultivos) podemos construir un conjunto de rendimientos y representarlo como una nube de puntos en el plano cartesiano (Vandermeer 1989).

El desempeño biológico puede traducirse a diversos índices de desempeño (De Wit, 1960; Willey, 1979.; Chargoy, 1996; Vandermeer, 1989). Estos expresan cuantitativamente la ventaja o desventaja del policultivo respecto de los monocultivos de acuerdo a cierto criterio. Cuando el índice en cuestión toma un valor mayor que uno, la asociación tiene ventaja sobre los monocultivos. En la figura (2.5) presentamos los cinco índices que consideramos más importantes, y hemos incluido un sexto que generamos a partir del último y que considera simultáneamente criterios de desempeño ecológico y económico. También presentamos las ecuaciones de las rectas para las que el respectivo índice vale 1.0 y que, al representarse en el mismo plano que el conjunto de rendimientos, permite identificar gráficamente los diseños más promisorios. Para fines de nuestra presentación utilizaremos únicamente el criterio de evaluación más común en la literatura, al que denominamos Índice de Superficie Equivalente en Monocultivo (ISEM), y que es más conocido como Rendimiento Relativo Total (De Wit, 1960), Razón de Superficie Equivalente (Wiley, 1979) ó Uso Equivalente de la Tierra (Vandermeer, 1981). Este supone que el agricultor produce ambos cultivos, y desea hacer un uso más eficiente de la superficie agrícola. Este índice define cuánta

## Fig. 2.5. Algunos Criterios con los que se Compara el Desempeño de una Asociación con el de sus Respectivos Monocultivos.

Enlistamos cinco índices de evaluación encontrados en la literatura y uno adicional -que generamos a partir del quinto- que considera a la vez beneficios económicos y ecológicos del policultivo.

En las fórmulas de éstos índices,  $M_1$  y  $M_2$  son los rendimientos máximos de los monocultivos (ie. a la densidad óptima) en un ambiente dado;  $p_1$  y  $p_2$  son los rendimientos en asociación;  $a$  es el valor en el mercado de un kg. del cultivo 1, y  $b$  el del cultivo 2. Frecuentemente los rendimientos de los cultivos y sus precios son distintos. Para fines de los índices 3 a 6, se nombran los cultivos de tal modo que  $M_2 > M_1$  pero  $aM_1 > bM_2$ .

En todos los casos, si el índice vale 1 el desempeño en monocultivo y en asociación es el mismo, y si es mayor que 1, la asociación supera a los monocultivos. Para cada índice incluimos la ecuación de la recta formada por las asociaciones ( $p_2, p_1$ ) para las que el índice vale 1. Esta recta divide el plano de evaluación del policultivo en dos regiones: la de las asociaciones que superan a los monocultivos y las que son inferiores a estos.

Los índices evalúan diferentes atributos y condiciones de la producción, y/o exigen en distinto grado al policultivo para considerarlo favorable.

### 1. Índice de Superficie Equivalente en Monocultivo (ISEM)

Nombre(s) comunes en la literatura: .

Rendimiento Relativo Total (De Wit 1960)

Razón de Superficie Equivalente (Wiley 1979)

Uso Equivalente de la Tierra (Vandermeer 1981, 1996)

Significado: .

Define la superficie relativa que se necesita de monocultivos para igualar la producción  $p_1 + p_2$  obtenida en policultivo. Compara la superficie que produce  $p_1+p_2$  vs. la suma de superficies  $x+y$  tales que  $xM_1=p_1$  y  $yM_2=p_2$ .

Fórmula:

$$ISEM = \frac{p_1}{M_1} + \frac{p_2}{M_2}$$

Ecuación de la recta ISEM=1

$$p_1 = M_1 - \frac{M_1}{M_2} p_2$$

Comentario:

Se busca usar de la manera más eficiente la superficie agrícola, bajo el supuesto de que la unidad productiva maneja los dos cultivos.

### 2. Índice de Comparación con el Monocultivo Promedio (ICMP)

Nombre común en la literatura: .

Índice Comparativo de Rendimiento/Área (Chargoy y Solís 1986)

Significado: .

Compara el rendimiento  $p_1+p_2$  obtenido en una unidad de superficie vs. el rendimiento promedio en monocultivo; éste se obtiene al dedicar la mitad de la superficie a cada especie separada.

Fórmula:

$$ICMP = \frac{2(p_1+p_2)}{M_1+M_2}$$

Ecuación de la recta ICMP=1

$$p_1 = \frac{M_1+M_2}{2} - p_2$$

Comentario:

Se busca maximizar el rendimiento agrícola bajo el supuesto de que la unidad productiva dedicaría la mitad de su tierra a cada monocultivo.

### 3. Índice de Comparación con el Monocultivo de Mayor Rendimiento (ICMM)

Nombre común en la literatura: .  
Rendimiento Transgresivo ( Trenbath 1974 )

Significado: .  
Compara el rendimiento  $p_1+p_2$  vs. el del monocultivo más rendidor.

Fórmula:

$$ICMM = \frac{p_1+p_2}{M_2}$$

Ecuación de la recta ICMM=1

$$p_1 = M_2 - p_2$$

Comentario:

Se busca maximizar el rendimiento agrícola, no necesariamente con 2 cultivos;

### 4. Índice de Valor Mercantil (IVM)

Nombre común en la literatura: .  
Valor Relativo Total (Vandermeer 1989).  
Razón de Ingreso Equivalente (Andrews y Kassam 1976, citado en Vandermeer 1989 ).

Significado: .  
Compara el valor en el mercado de  $p_1+p_2$  vs. el del monocultivo que produce el mayor ingreso bruto.

Fórmula:

$$IVM = \frac{ap_1+bp_2}{aM_1}$$

Ecuación de la recta IVM=1

$$p_1 = M_1 - \frac{b}{a}p_2$$

Comentario:

Se busca maximizar valor mercantil, no necesariamente con 2 cultivos;

### 5. Valor de Reemplazo del policultivo (VRP)

Nombre común en la literatura: .  
Valor de Reemplazo del policultivo (Vandermeer 1989).

Significado: .  
Corrige el IVM cuando la asociación genera un ahorro monetario en insumos (c) .

Fórmula:

$$VRP = \frac{ap_1+bp_2}{aM_1-c}$$

Ecuación de la recta VRP=1

$$p_1 = M_1 - \frac{b+c}{a}p_2$$

Comentario:

Contabiliza parcialmente la reducción de costos al asociar. Supone que el ahorro es el mismo para cualquier densidad y proporción en la que se asocien los cultivos. No distingue suficientemente el ahorro que se obtiene al reducir la proporción del cultivo que demanda más insumos del que ocurre por facilitación ecológica.

## 6. Índice de Beneficio por Reemplazo de Insumos (IBRI)

### Significado :

Modificamos el índice VRP. Suponemos que el costo de producción de los monocultivos 1 y 2 solo difiere en que el primero requiere de  $C_M$  pesos de plaguicidas por kg de producto y el segundo no los necesita. (De manera más general podría pensarse que ambos cultivos usan plaguicidas en distinta medida, y que  $C_M$  es la diferencia del costo de producción unitario entre ellos). El denominador del nuevo índice es entonces  $(a-C_M)M_1$ . En asociación, el cultivo 2 repele a las plagas del cultivo 1; Esta facilitación ecológica reduce el consumo de plaguicidas a  $C_p$  pesos por unidad de producto 1. El numerador del nuevo índice es  $(a-C_p)p_1 + bp_2$ .  $C_p$  no es una constante sino depende de la cantidad de biomasa  $p_2$ , y se aproxima asintóticamente a cero al aumentar ésta. Una forma sencilla de expresar esta situación es  $C_p = C_M / (1 + \epsilon p_2)$ . La  $\epsilon$  mide la intensidad relativa de la facilitación; cuando  $\epsilon$  ó  $p_2$  son cero,  $C_p = C_M$ .

### Fórmula :

$$IBRI = \frac{(a - c_p)p_1 + bp_2}{(a - c_M)M_1} \quad \text{donde} \quad c_p = \frac{C_M}{1 + \epsilon p_2}$$

### Ecuación de la curva IBRI=1

$$p_1 = \frac{(a - c_M)M_1 - bp_2}{a - c_p} \quad \text{donde} \quad c_p = \frac{C_M}{1 + \epsilon p_2}$$

Sea el rendimiento máximo del monocultivo 2  $M2 = 800$  Kgs/ Ha y el del monocultivo 1  $M1 = 400$  Kgs/ Ha. Al asociar ambos cultivos se obtienen  $p1 = 300$  y  $p2 = 400$  Kgs en una sola Ha. Cuanta superficie requerirían los monocultivos para obtener estas producciones del policultivo?

Se necesitan 1.25 Has. de monocultivo 1 y 0.5 Has de monocultivo 2. Es decir, 1.25 unidades equivalentes de tierra en monocultivo. En consecuencia, el policultivo usa más eficientemente la superficie agrícola.

$$ISEM = \frac{p1}{M1} + \frac{p2}{M2} = \frac{300}{400} + \frac{400}{800} = 1.25$$

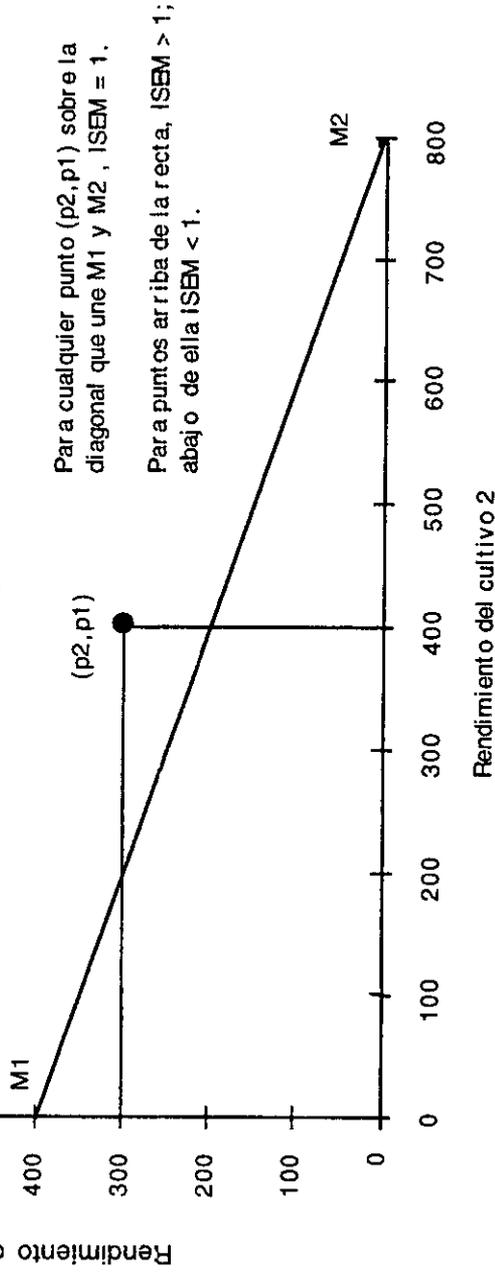


Fig. 2.6. El concepto de Índice de Superficie Equivalente en Monocultivo (ISEM)

superficie se requeriría de monocultivos para obtener los mismos rendimientos ( $p_2$ ,  $p_1$ ) producidos por una asociación determinada. Presentamos el plano de evaluación de policultivos de acuerdo a este criterio en la figura (2.6).

El desempeño biológico y por lo tanto el conjunto potencial de rendimientos de un par de especies en condiciones edáficas y mesoclimáticas dadas dependen en buena medida de la naturaleza de las interacciones ecológicas presentes. La posibilidad misma de la coexistencia de dos cultivos en una parcela y sus respectivos rendimientos biológicos resultan de la presencia e intensidad de la interferencia, la facilitación directa (p.ej el efecto nodriza) y la facilitación indirecta (p.ej la protección contra algún herbívoro) entre las plantas. En la figura (2.7) se aprecia la manera en que éstas interacciones afectan el resultado de la asociación. La condición más favorable es el mutualismo ó facilitación mutua; le siguen la facilitación y luego la interferencia débil. La condición más desfavorable es la interferencia intensa que conduce al dominio de una especie y la reducción de la otra, en el mejor de los casos con crecimiento compensatorio de la primera. Desafortunadamente, la frecuencia con la que predominan estas distintas interacciones es exactamente la opuesta. Recientemente se ha reconocido en la literatura ecológica que la condición de interferencia interespecífica débil es solo una de las posibles causas de la coexistencia de las plantas (y con frecuencia la menos importante) en comunidades naturales (Hubble y Foster, 1986; Silvertown y Law, 1987), aunque el tema de la importancia de la diferenciación de nichos entre las plantas sigue siendo motivo de controversia (Tilman, 1987; Houston y DeAngelis, 1994; Grace, 1995).

En dicultivos coetáneos en los que la interferencia interespecífica es más débil que la intraespecífica, es decir en los que opera el principio de producción competitiva (Vandermeer, 1981), podemos esperar la coexistencia de los individuos de ambas especies y un ISEM  $> 1.0$  como lo muestran las figuras (2.7) y (2.8). Las asociaciones más exitosas de leguminosas y gramíneas coetáneas con frecuencia presentan esta situación. Sin embargo, se sabe que no es lo que cabría esperar en la mayoría de los casos de cultivos coetáneos (Trenbath 1974; Vandermeer, 1996b). Lo más común es que ambas especies compartan el mismo nicho y que la especie de mayor porte tienda a reducir y/ó suprimir la biomasa de la más pequeña seguido de un crecimiento compensatorio de la primera, en cuyo caso el ISEM será cercano a 1.0 (Trenbath 1974) como se muestra en las figuras (2.8) y (2.9). En cualquier caso, la asociación no será viable o su eficiencia de uso del suelo será igual a la de los monocultivos.

Como veremos más adelante en un ejemplo de simulación, la situación se puede modificar significativamente en este tipo de asociación si las condiciones permiten no solo manipular el arreglo espacial sino retrasar la siembra y/ó adelantar la cosecha de una ú otra especie, lo cual enfatiza la relevancia de la versión dinámica del modelo de Vandermeer. Decíamos que cuando la interferencia entre cultivos coetáneos es débil, el estudio del determinante de la matriz de  $\alpha$ 's del modelo es

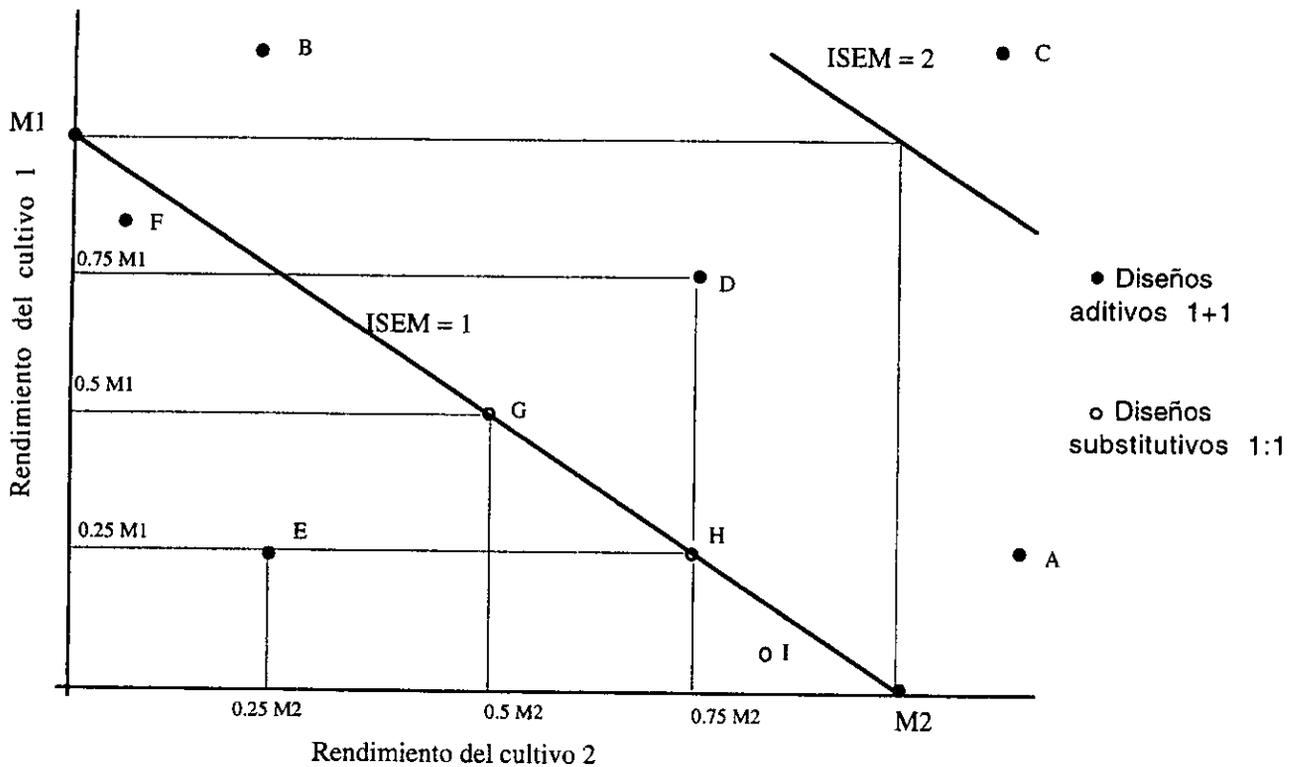


Fig. 2.7. La interferencia y/o la facilitación definen la posición de un punto del conjunto de rendimientos en el plano de evaluación del policultivo. Los puntos A a F son diseños aditivos 1+1. Los puntos G a I son diseños substitutivos 1:1.

Al adicionarse un cultivo a otro:

- A- 1 facilita a 2; 2 interfiere fuertemente a 1.
- B- 2 facilita a 1; 1 interfiere fuertemente a 2.
- C- 1 y 2 se facilitan mutuamente.
- D- Ambos cultivos se interfieren débilmente.
- E- Ambos cultivos se interfieren fuertemente.
- F- 1 Interfiere fuertemente a 2.

Al reducir a la mitad las densidades :

- G- Los individuos mantienen su peso anterior. Aunque la competencia intraespecífica se ha reducido, ha sido compensada exactamente por la interferencia entre especies.
- H- Los individuos de 1 son fuertemente interferidos por 2 y pierden 50% de su peso a pesar de haberse reducido la interferencia intraespecífica. Los individuos de 2 incrementan su peso en la misma proporción en la que lo perdieron los de 1. Este proceso de dominancia-reducción con crecimiento compensatorio genera un valor de ISEM=1.
- I- El mismo caso anterior, pero el incremento relativo de 2 no compensa por completo la reducción relativa de 1, de manera que ISEM<1.

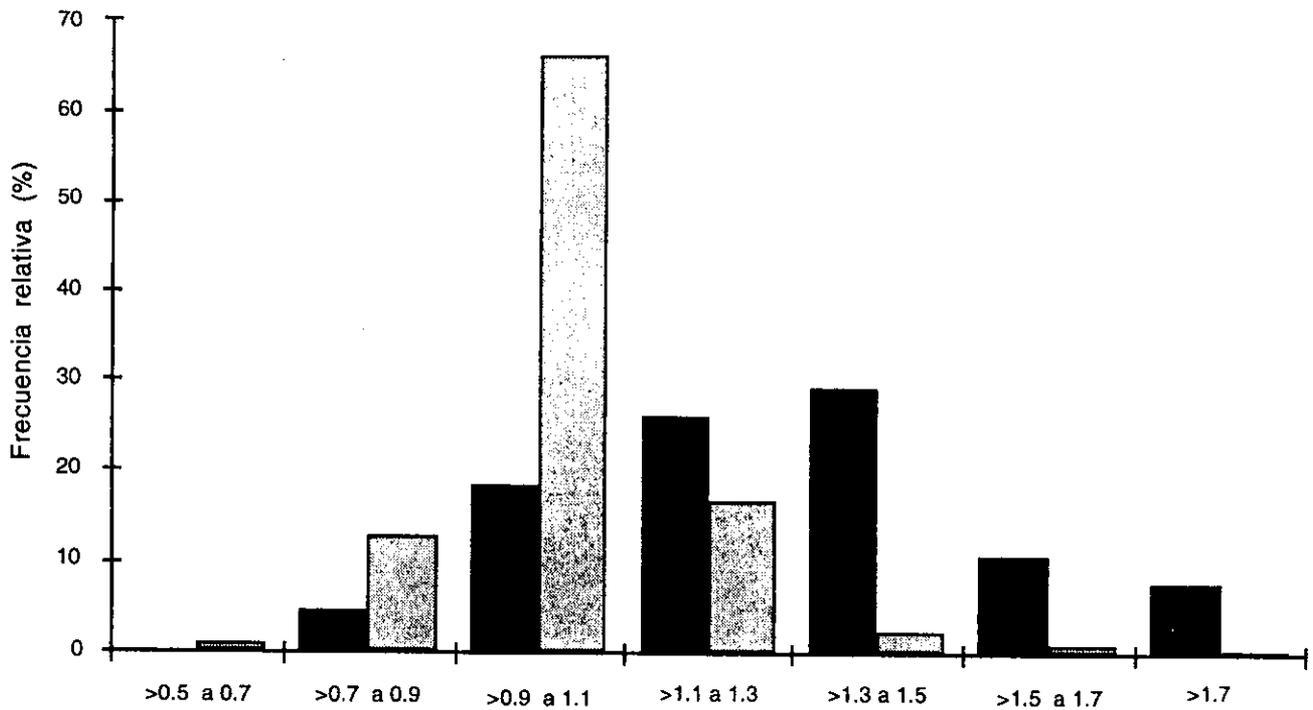


Fig. 2.8. Distribuciones de frecuencia relativa del índice de Superficie Equivalente en Monocultivo (ISEM), obtenidas de una muestra de asociaciones gramínea-gramínea (barras grises) y otra de asociaciones gramínea-leguminosa (barras negras). La primera distribución fué construida por Trenbath (1974) con base en 572 resultados experimentales de asociaciones reportadas en 16 artículos. La segunda -elaborada para esta tesis- es una muestra de 65 resultados obtenidos en cinco estudios (Mwaina *et. al.* 1989; Kysiombe *et. al.* 1989; Ngwira *et. al.* 1989; Georgis *et.al.* 1989; Mwaipaya 1989), presentados en Waddington *et.al.* 1990. La media de la distribución del ISEM obtenido de asociaciones gramínea-gramínea no difiere significativamente de 1.0 (Trenbath 1974). La distribución de las asociaciones gramínea-leguminosa es significativamente diferente de la primera. ( $\chi^2=182$ ;  $gl=6$ ;  $p<0.001$ ) y su media es significativamente mayor que 1.0.

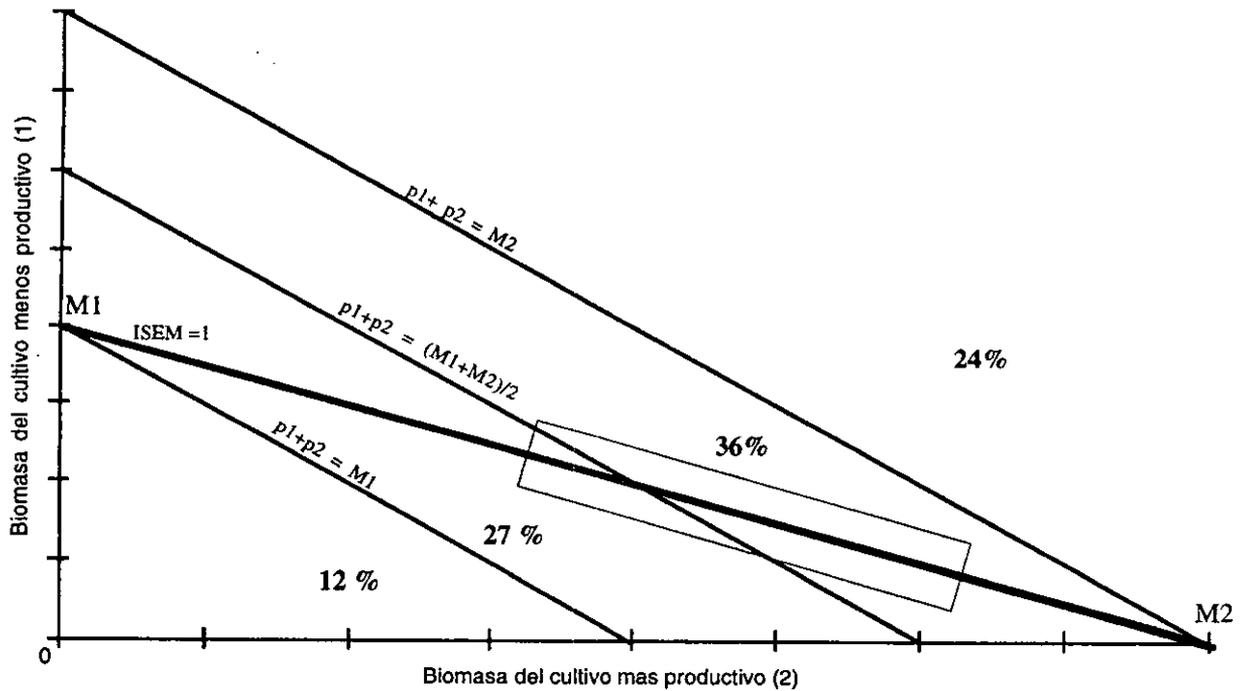


Fig. 2.9. B.R. Trenbath (1974) revisó el resultado de 344 experimentos de asociación substitutiva en proporción 1:1, principalmente entre gramíneas y sin incluir asociaciones gramínea-leguminosa. Concluyó 3 cosas: 1 que en la mayoría de los casos en los que  $p_1+p_2 > M_2$ , (el monocultivo más productivo) probablemente no es estadísticamente significativa. 2 que en 73% de los casos  $M_1$ , (el monocultivo menos productivo)  $\leq p_1+p_2 \leq M_2$  (el monocultivo más productivo). 3 que en 78% de las asociaciones hubo dominancia de una especie y reducción de la otra, con tendencia al crecimiento compensatorio. La gran mayoría de los casos con  $ISEM \approx 1.0$  están en esta situación. En esta figura reformulamos los resultados de Trenbath (1974, Tabla 1y p.184), y los presentamos en forma gráfica. Se puede inferir que la gran mayoría de los casos revisados por Trenbath caen en el rectángulo sobre la recta  $ISEM=1.0$ .

suficiente para predecir el resultado cualitativo del sistema dinámico, y el modelo estático es el indicado para estimar los rendimientos, salvo que el manejo del factor tiempo permita mejorar los índices de desempeño de la asociación. Cuando la interferencia entre cultivos coetáneos es intensa, además de manipular el arreglo espacial lo que procede es explorar desfases de siembra y/ó cosecha que reduzcan en lo posible esta interferencia. La evaluación del sistema se realiza fuera del equilibrio (i.e. cuando uno o varios individuos no han alcanzado aún una TRC igual a cero) y el signo del determinante de la matriz de  $\alpha$ 's del modelo de Vandermeer deja de ser informativo; tampoco hay solución analítica del sistema y ésta debe obtenerse para cada caso particular mediante simulación. El uso del modelo dinámico es lo indicado en estos casos.

Diseñamos y programamos un simulador de sistemas diferenciales para dicultivos, a la escala del individuo y con espacio explícito, que admite como casos particulares el modelo de Vandermeer (1989) y otros afines. Se trata de un programa gráfico escrito en lenguaje C para Macintosh al que llamamos AGRODINAMICA© (García Barrios, 1994) que permite estimar el crecimiento de la biomasa en cualquier diseño espacio-temporal elegido. El programa se describe brevemente en el anexo A.

Desarrollaremos ahora un ejemplo de diseño espacio-temporal de un dicultivo con AGRODINAMICA©, a fin de familiarizar al lector con el comportamiento del modelo y mostrar la capacidad que tiene en teoría para explorar posibilidades de diseño y seleccionar las mas prometedoras para experimentación en condiciones reales.

Considérese esta situación hipotética:

Tenemos dos especies de crecimiento indeterminado y un ambiente dado, en el que las condiciones ambientales sólo permiten el crecimiento de los cultivos durante 200 días. En ausencia de vecinos, la especie A alcanza en este tiempo un peso máximo de 105 gramos y la B de 210 gramos. El crecimiento de ambas plantas es logístico y sus tasas intrínsecas de crecimiento ( $r$ ) son iguales ( i.e.  $K_A = 105$  g. y  $K_B = 210$  g.;  $b_A=b_B=1.0$  ;  $r_A=r_B=0.7$ ).

Sembramos la especie A en monocultivo bajo el supuesto de que el coeficiente de interferencia intraespecifica es  $\alpha_{aa} = 2000 d^{-3}$  (donde  $d$ = distancia en cms). Exploramos en AGRODINAMICA© el crecimiento del cultivo a varias densidades experimentales. El rendimiento máximo a los 200 días resulta ser  $400 g m^{-2}$ , a una densidad óptima que se obtiene con el arreglo 20 cm entre surco y 20 cm entre planta. La especie B tiene los mismos parámetros de interferencia intraespecifica que la especie A, i.e. ( $\alpha_{bb} = 2000 d^{-3}$ ), de manera que su densidad óptima es la misma pero su rendimiento máximo a los 200 días es  $800 g m^{-2}$  pues su porte es mayor.

Nos interesa explorar un conjunto de posibles arreglos espacio-temporales de la asociación entre estos dos cultivos y decidir en que casos la eficiencia de uso del

suelo es mayor en policultivo que en monocultivo, lo cual ocurre cuando el Índice de Superficie Equivalente en Monocultivo (ISEM)  $> 1.0$ .

Empezamos por explorar en AGRODINAMICA© una serie de substitución (De Wit 1960) y una serie aditiva (Harper 1990) (ver figuras 2.10, 2.11 y 2.12 para una explicación de estos términos), bajo el supuesto de que el coeficiente de interferencia interespecífica  $\alpha_{ab}$  es cuatro veces menor que los demás coeficientes, de tal modo que el efecto de cada especie sobre la otra es menor que sobre sí misma. En la figura (2.13) se aprecia que en todos los casos ISEM es mayor que 1.0, de tal manera que cualquiera de estas asociaciones es más eficiente que los monocultivos y el agricultor puede elegir aquella cuya proporción de rendimientos le parezca más favorable. También se aprecia que el valor máximo de ISEM se presenta en la substitución 3/6: 3/6 (también llamada 1:1), y que las asociaciones substitutivas son más eficientes que las aditivas pues en estas últimas la densidad resultante es tan alta que obra en contra del rendimiento.

Exploramos ahora estas series en el escenario opuesto, hoy aceptado como el más común en las comunidades vegetales (Hubble y Foster 1986; Silvertown y Law, 1987), en la que no hay separación de nichos entre especies coetáneas. Una forma sencilla de representarlo en este caso es haciendo que las cuatro curvas  $\alpha_{aa(dij)}$ ,  $\alpha_{ab(dij)}$ ,  $\alpha_{ba(dij)}$ , y  $\alpha_{bb(dij)}$  sean iguales. Los individuos de la especie B, debido a su mayor tamaño, tienen entonces la capacidad de suprimir a los de la especie A. En la figura (2.13) se aprecia que en las asociaciones substitutivas con alta proporción de la especie B, el rendimiento del cultivo A es prácticamente cero, y que el efecto es aún más marcado en la serie aditiva. En este caso, ninguna de las asociaciones tiene un ISEM  $> 1.0$  y los monocultivos son más favorables de acuerdo a este criterio de evaluación. También destaca que, contrario al caso anterior, la substitución 3/6: 3/6 es la menos favorable de la serie pues ahora una mayor interacción entre las especies obra en contra de un valor alto del ISEM.

La pregunta es si aún en estas condiciones adversas para la asociación hay algún diseño espacio-temporal que permita obtener un ISEM  $> 1.0$ . Hemos considerado hasta aquí cambios espaciales; exploremos ahora el desfase en las fechas de siembra y de cosecha. Dijimos párrafos atrás que la estación de crecimiento es de 200 días; los cultivos crecen de forma indeterminada y pueden aprovechar toda la estación pero son cosechables desde la edad de 150 días, de tal manera que se puede atrasar su siembra ó adelantar su cosecha hasta 50 días y manipular de esta manera la interacción entre ellos cuando están asociados.

En un primer conjunto de experimentos con un diseño aditivo 1+1 retrasamos la siembra del cultivo B en distinta medida (cero, 14, 28, 42 y 56 días). Se aprecia en la figura (2.14) que cuando la siembra de los dos cultivos fué simultánea ( $\tau=0$ ), la especie A fué suprimida; al aumentar el retraso, el rendimiento de esta especie se incrementó al grado de revertir la situación de dominio y supresión anterior. A pesar de esto, ninguno de los casos generó ISEM  $> 1$ .

Monocultivo de A						Monocultivo de B					
A	A	A	A	A	A	B	B	B	B	B	B
A	A	A	A	A	A	B	B	B	B	B	B
A	A	A	A	A	A	B	B	B	B	B	B
A	A	A	A	A	A	B	B	B	B	B	B
A	A	A	A	A	A	B	B	B	B	B	B
A	A	A	A	A	A	B	B	B	B	B	B
A	A	A	A	A	A	B	B	B	B	B	B
A	A	A	A	A	A	B	B	B	B	B	B
A	A	A	A	A	A	B	B	B	B	B	B
A	A	A	A	A	A	B	B	B	B	B	B

Asociación Substitutiva 1 : 1						Asociación Aditiva 1+1											
A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B

Fig. 2.10. Ejemplos de Asociación Substitutiva y Aditiva de dos monocultivos A y B.

A	B												
5/6	1/6	A	B	A	A	A	A	A	B	A	A	A	A
		A	B	A	A	A	A	A	B	A	A	A	A
		A	B	A	A	A	A	A	B	A	A	A	A
		A	B	A	A	A	A	A	B	A	A	A	A
		A	B	A	A	A	A	A	B	A	A	A	A
4/6	2/6	A	B	A	A	B	A	A	B	A	A	B	A
		A	B	A	A	B	A	A	B	A	A	B	A
		A	B	A	A	B	A	A	B	A	A	B	A
		A	B	A	A	B	A	A	B	A	A	B	A
		A	B	A	A	B	A	A	B	A	A	B	A
3/6	3/6	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
		A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
		A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
		A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
		A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
2/6	4/6	B	A	B	B	A	B	B	A	B	B	A	B
		B	A	B	B	A	B	B	A	B	B	A	B
		B	A	B	B	A	B	B	A	B	B	A	B
		B	A	B	B	A	B	B	A	B	B	A	B
		B	A	B	B	A	B	B	A	B	B	A	B
1/6	5/6	B	A	B	B	B	B	B	A	B	B	B	B
		B	A	B	B	B	B	B	A	B	B	B	B
		B	A	B	B	B	B	B	A	B	B	B	B
		B	A	B	B	B	B	B	A	B	B	B	B
		B	A	B	B	B	B	B	A	B	B	B	B

Fig. 2.11. Una Serie de Substitución de A por B. La densidad conjunta es constante. Se obvian los monocultivos en los extremos de la serie.



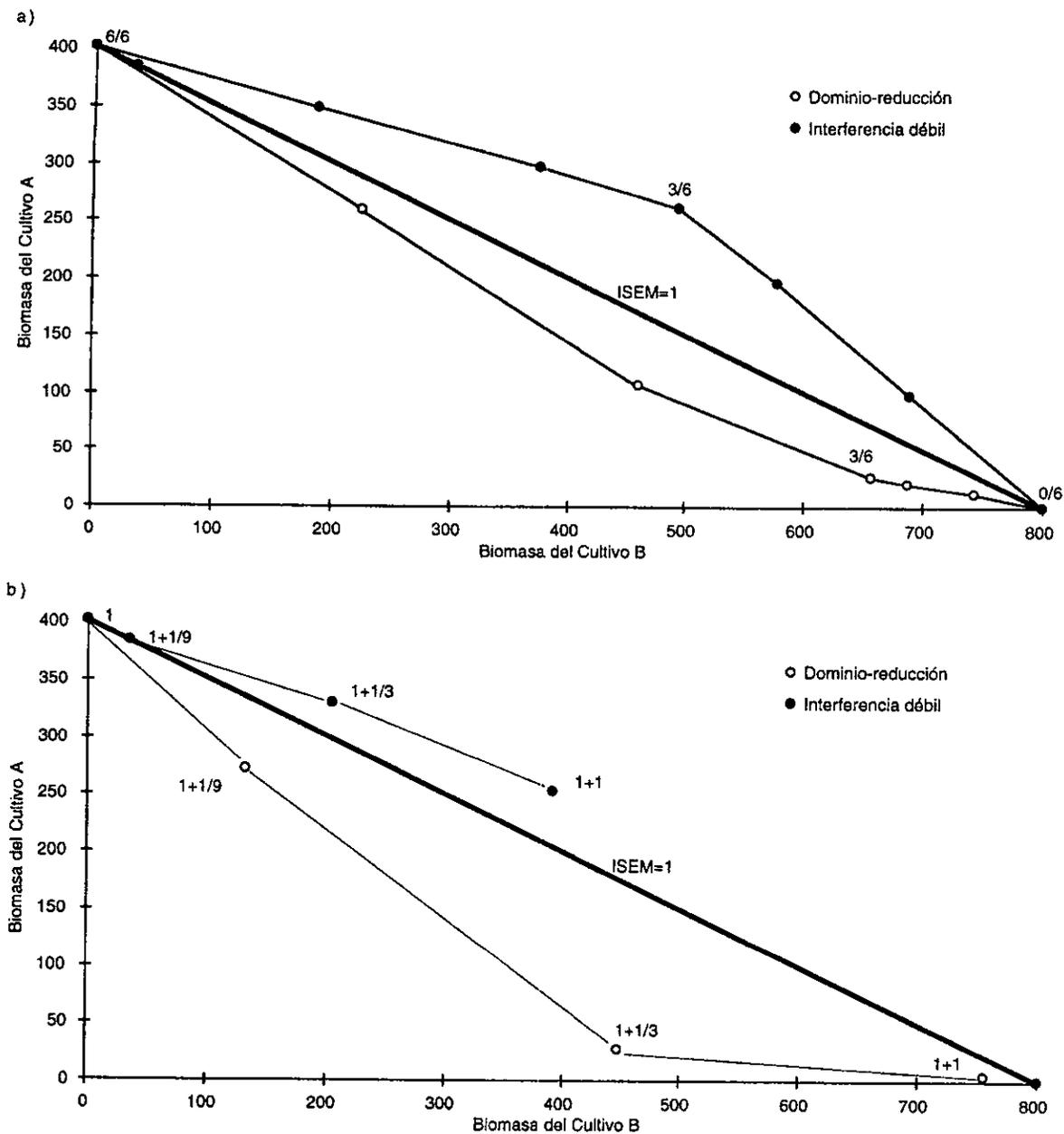


Fig.2.13.

a) Series de sustitución simuladas en Agrodinámica, con dos condiciones de interacción ecológica contrastantes. La serie de sustitución es: 6/6, 5/6, 4/6, 2/6, 1/6, 0/6 del cultivo 1. La densidad global es fija y corresponde a la de los máximos rendimientos en ambos cultivos. Si la interferencia es débil, la serie de sustitución forma una curva convexa respecto de ISEM=1. Todas las asociaciones tienen un ISEM>1, y su valor máximo ocurre a la mitad de la serie. Si  $\alpha_{12} = \alpha_{21} = 1$  y hay dominio-reducción, la curva es cóncava y esto implica que ninguna asociación supera a los monocultivos.

b) Series aditivas simuladas en Agrodinámica, con dos condiciones de interacción ecológica contrastantes. La serie es: 1 + 0, 1+1/9, 1+1/3, 1+1 del cultivo 2. La densidad global es creciente y las densidades de los monocultivos respectivos son las de máximo rendimiento. Si la interferencia es débil, todas las asociaciones tienen un ISEM>1, y su valor máximo ocurre en 1+1. Si  $\alpha_{12} = \alpha_{21} = 1$  y hay dominio-reducción, la curva es cóncava y ninguna asociación supera a los monocultivos.

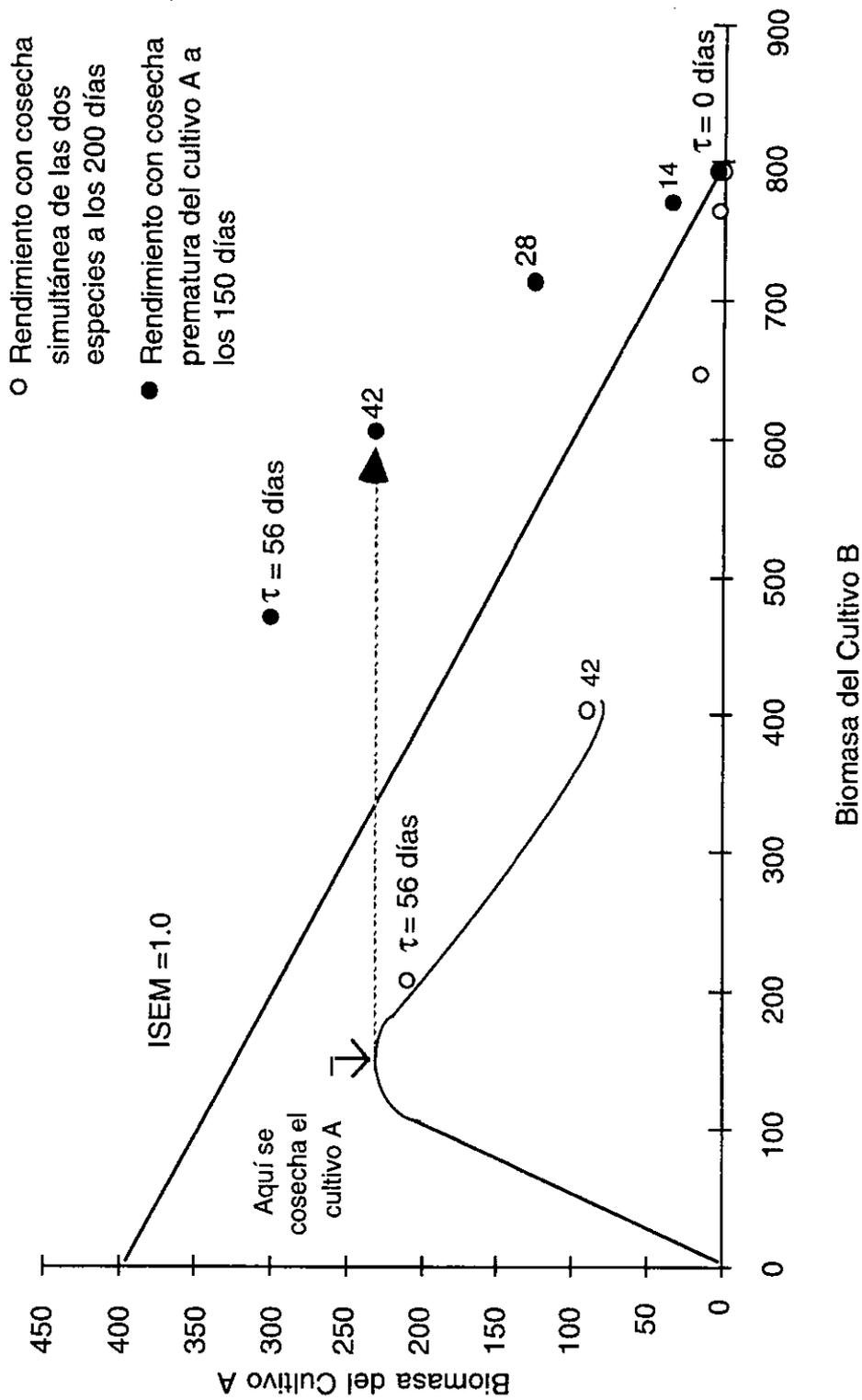


Fig. 2.14. Asociación aditiva 1+1 bajo distintas condiciones de retraso de cultivo B y cosecha prematura del cultivo A. Cuando se manipula tanto el retraso ( $\tau$ ) del cultivo B como la cosecha prematura del cultivo A a los 150 días, se obtiene  $ISEM > 1$  donde no era posible entre cultivos coetáneos con interferencia fuerte. Después de la cosecha prematura del cultivo A la trayectoria debiera representarse sobre el eje X. Sin embargo, la hemos proyectado hasta el valor del rendimiento del cultivo A para que se aprecie claramente el efecto sobre el ISEM.

En un segundo conjunto de experimentos, además de retrasar en distinto grado la siembra del cultivo B, cosechamos prematuramente el cultivo A a los 150 días. Con ello se liberó de interferencia al primer cultivo al principio de la estación y al segundo al final de la misma. En consecuencia todas las asociaciones exploradas tuvieron un ISEM  $> 1$ ; su valor resultó una función no lineal del retraso.

Los comportamientos cualitativos predichos en estos ejemplos hipotéticos son acordes con la teoría ecológica y agronómica de los efectos del espacio y el tiempo sobre las interacciones competitivas entre plantas (Harper, 1990) y con resultados empíricos observados al manipular los factores espaciales y temporales en dicultivos (Fukai y Trenbath, 1993).

Los ejemplos de simulación presentados son relativamente sencillos e intuitivos, y el índice que elegimos para comparar el desempeño de monocultivos y policultivos (ISEM) es el más simple y comunmente usado. Se pueden generar esquemas de exploración de diseños espacio-temporales más elaborados para obtener sus conjuntos de rendimientos simulados, y utilizar otros índices que consideran simultáneamente criterios de desempeño ecológico y económico. Con estos ejemplos sencillos hemos querido dar una idea de lo que puede ofrecer el modelo, una vez instrumentado como un mapeo acoplado en retícula en un simulador, para identificar y seleccionar diseños espacio-temporales promisorios que vale la pena someter a experimentación real. Evidentemente la utilidad de esta herramienta depende en primera instancia de que las premisas del modelo sean razonables y sus predicciones cualitativas y cuantitativas sean satisfactorias.

### **Estrategia y Métodos de evaluación de las Premisas y de la capacidad predictiva del Modelo de Vandermeer (1989).**

#### Aspectos Considerados en la Evaluación del Modelo:

La validación de un modelo es siempre una cuestión relativa que depende del propósito con el que se le quiere utilizar. Cuando se pretende que sea una herramienta de predicción cualitativa y cuantitativa, su validación es por lo general un proceso que requiere de que se acumulen un buen número de evidencias empíricas a favor de éste, y que se aquilaten sus requisitos y capacidades en relación a otros modelos más y menos complejos del mismo fenómeno.

Esta investigación no pretende evaluar de una vez por todas el modelo de Vandermeer (1989) sino identificar sus bondades y limitaciones, con miras a su desarrollo, mediante los siguientes pasos :

- a) Analizar su estructura y, mediante análisis y/o simulación, conocer sus comportamientos para verificar que las dinámicas que genera son las previstas por la teoría con la que se formuló y resultan en principio razonables. Esto se hizo en el capítulo anterior.
- b) Someter a prueba las premisas del modelo que no están suficientemente validadas empíricamente y que son teóricamente controvertibles. Este es un paso que comunmente queda implícito en la evaluación de la bondad de ajuste y de la capacidad de predicción de un modelo, pero que estudiaremos de manera explícita y directa. En este capítulo exponemos la estrategia para hacerlo y en el siguiente los resultados.
- c) Estimar los parámetros del modelo y evaluar la capacidad de éste para predecir el efecto de un cambio en el arreglo espacio-temporal de un dicultivo. Las predicciones de un modelo pueden tener diferente grado de precisión (Vandermeer, 1969), según coincidan con el sistema experimental en cuanto a: (1) La condición cualitativa final del sistema (p.ej. qué especie y/o cohortes de plantas dominan y cuales son suprimidas); (2) La forma cualitativa de las trayectorias de cada grupo (p.ej las trayectorias son convergentes ó divergentes); (3) El detalle cuantitativo de las trayectorias. Nos interesa evaluar la capacidad de predicción del modelo en los tres niveles. En este capítulo exponemos brevemente el método para hacerlo con un sistema diferencial determinístico y simplificado y otro estocástico y completo. En el capítulo cuatro presentamos los resultados.
- d) Comparar la bondad de ajuste del modelo de Vandermeer (1989) con la de otros modelos similares que hemos desarrollado, y que relajan uno ó varios supuestos de linealidad del índice de vecindario. La comparación se hace no solo en términos

absolutos sino en relación a la complejidad, número de parámetros y dificultades logísticas de parametrización y manejo de los modelos. Esta etapa de la evaluación la abordamos en el capítulo cinco.

Antes de exponer nuestra estrategia para evaluar las premisas y la capacidad de predicción del modelo de Vandermeer (1989) recordemos brevemente algunos aspectos básicos sobre sus ecuaciones y parámetros que nos serán útiles aquí.

#### Un Breve Recordatorio del Modelo de Vandermeer (1989)

Consideremos un cultivo formado por individuos de las especies A y B. En el modelo, la tasa relativa de crecimiento de cualquier individuo  $A_i$  se expresa como

$$(1/A_i) (dA_i/dt) = r_A (1 - ([A_i + (\sum_{j \neq i} \alpha_{aa(d_{ij})} A_j + \sum_j \alpha_{ab(d_{ij})} B_j)] / K_A)^{b_A}) .$$

y la de cualquier individuo  $B_i$  como

$$(1/B_i) (dB_i/dt) = r_B (1 - ([B_i + (\sum_{j \neq i} \alpha_{ba(d_{ij})} A_j + \sum_j \alpha_{bb(d_{ij})} B_j)] / K_B)^{b_B}) .$$

Cabe mencionar que la tasa relativa de crecimiento  $(1/A_i)dA_i/dt$  también puede escribirse como  $d(\ln(A_i))/dt$ , la derivada del logaritmo natural del peso  $A_i$ . En las simulaciones, procesos de ajuste del modelo y presentación gráfica de resultados utilizaremos la transformación logarítmica de los pesos de las plantas. Esta es una transformación natural que no altera el significado de las variables y que tiene varias ventajas para el ajuste estadístico y la representación de los datos. En el texto mantendremos la notación no logarítmica.

$r_A, K_A, b_A, r_B, K_B, b_B$  son los parámetros de crecimiento sin interferencia y se estiman experimentalmente con plantas A y B sin vecinos, ajustando a sus trayectorias de crecimiento los modelos respectivos:

$$(1/A) (dA/dt) = r_A (1 - (A/K_A)^{b_A})$$

$$(1/B) (dB/dt) = r_B (1 - (B/K_B)^{b_B})$$

$\sum \alpha_{aa(d_{ij})} A_j$  es la suma de pesos ponderados de los vecinos conespecíficos del individuo  $A_i$ . Por generalidad, no se especifican en la sumatoria el número de vecinos, pero este debe definirse en cada caso particular. Las sumatorias  $\sum \alpha_{ab(d_{ij})} B_j$ ,  $\sum \alpha_{ba(d_{ij})} A_j$  y  $\sum \alpha_{bb(d_{ij})} B_j$  se leen de manera similar.

$\alpha_{aa(d_{ij})}$  es el índice de interferencia entre plantas de la especie A, y es una función geométrica descendiente de la distancia  $d_{ij}$  entre la planta vecina  $A_j$  y la planta

blanco  $A_j$ . Esta convención se extiende a las otras tres  $\alpha$ 's. Las cuatro funciones  $\alpha$ .. son:

$$\alpha_{aa}(d_{ij}) = P_{aa} d_{ij}^{-C_{aa}}$$

$$\alpha_{ab}(d_{ij}) = P_{ab} d_{ij}^{-C_{ab}}$$

$$\alpha_{ba}(d_{ij}) = P_{ba} d_{ij}^{-C_{ba}}$$

$$\alpha_{bb}(d_{ij}) = P_{bb} d_{ij}^{-C_{bb}}$$

donde las P.. y c.. son ocho parámetros empíricos a estimar.

Una vez estimados los seis parámetros de crecimiento sin interferencia y los ocho parámetros de las funciones de interferencia, el modelo debe ser capaz de predecir razonablemente la dinámica de cualquier arreglo espacio-temporal de las dos especies A y B en el ambiente específico en el cual fueron estimados los parámetros.

#### Una Estrategia para Evaluar las Premisas de Aditividad y Proporcionalidad del Índice de Vecindario:

En el capítulo anterior expusimos dos premisas de linealidad que están incorporadas al índice de vecindario del modelo y que tienen consecuencias importantes pues - de ser correctas-generan un balance muy favorable entre la sencillez y el poder de predicción del modelo.

1. La interferencia entre individuos es simétrica relativa (Thomas, S. and J. Weiner. 1989). Por lo tanto, a una distancia dada, el efecto de un vecino es proporcional a su biomasa. Esto significa que, por ejemplo, en  $\sum \alpha_{aa}(d_{ij})A_j$  el término de proporcionalidad  $\alpha_{aa}(d_{ij})$  es constante, y por lo tanto basta este único parámetro para ponderar el efecto de plantas vecinas A de cualquier edad y tamaño. A esta suposición le llamaremos en adelante la **premisa de proporcionalidad**.

2. El efecto global del vecindario es la suma de los efectos de los individuos que lo componen. En consecuencia, el efecto de un individuo sobre una planta blanco se caracteriza como una de cuatro posibles interacciones pareadas ( $A \leftrightarrow A$ ,  $A \leftrightarrow B$ ,  $B \leftrightarrow A$ ,  $B \leftrightarrow B$ ), y el efecto conjunto de varias plantas como la suma simple de estas interacciones. A esta suposición le llamaremos en adelante la **premisa de aditividad**.

Una consecuencia de estas dos premisas es que basta conocer las interacciones que se dan entre pares de plantas coetáneas AA, AB, BA y BB (y, más específicamente, conocer las cuatro funciones de distancia  $\alpha_{aa}$ ,  $\alpha_{ab}$ ,  $\alpha_{ba}$ ,  $\alpha_{bb}$ ) para poder predecir el comportamiento no sólo de dicultivos coetáneos sino de comunidades con cualquier arreglo espacial en las que cada planta puede interactuar simultáneamente con individuos de distintas cohortes de su misma o de la otra especie. Si ambas

premisas son razonables esto facilita modelar las consecuencias de un cambio en la posición de la planta en el plano vertical del cultivo (especialmente de su posición en el gradiente lumínico) y de cambios en el plano horizontal, es decir en el arreglo geométrico de las plantas del dicultivo.

Consideramos ahora dos estrategias para poner a prueba estas premisas.

#### La estrategia de estudiar las partes y predecir el todo.

Esta estrategia da por hecho que las premisas de aditividad y proporcionalidad son ciertas y que por tanto pueden estimarse los parámetros de interferencia intra e interespecíficos de un dicultivo con cohortes (el todo) a través del análisis de interacciones experimentales pareadas (las partes). Las premisas se validan si los parámetros de estas interacciones pareadas permiten predecir razonablemente el comportamiento del dicultivo:

a) Se estiman por separado los parámetros de las 4 funciones de interferencia en unidades experimentales de plantas coetáneas tipo AA, AB, BA y BB como las usadas por Vandermeer et al. (1984) y Vandermeer (1986). Para estimar, por ejemplo, los parámetros  $P_{aa}$  y  $C_{aa}$  en

$$\alpha_{aa(d)} = P_{aa} d^{-C_{aa}}$$

Se establecen unidades experimentales formadas por una planta blanco  $A_i$  rodeada de un anillo de plantas vecinas  $A_j$  a una distancia radial dada. Este tipo de unidad se establece (con repeticiones) para varias distancias radiales ( $d_1, d_2, \dots, d_n$ ).

Al final del crecimiento se obtiene de cada unidad el peso de la planta blanco y la suma de los pesos de las vecinas, y se determina un valor empírico de  $\alpha$  a la distancia correspondiente.

$$\alpha_{aa(d_{ij})} = (K_A - A_i) / \sum_j A_j(d_{ij})$$

Recordemos que la condición de equilibrio del modelo dinámico es el modelo estático, y bajo los supuestos de linealidad de estos modelos, las  $\alpha$ 's son comunes a ambos.

El procedimiento se repite para cada distancia experimental.

$$\alpha_{aa(d_1)} = (K_A - A_{i(d_1)}) / \sum_{j=i} A_j(d_1)$$

$$\alpha_{aa(d_2)} = (K_A - A_{i(d_2)}) / \sum_{j=i} A_j(d_2)$$

.

$$\alpha_{aa(d_n)} = (K_A - A_{i(d_n)}) / \sum_{j=i} A_j(d_n)$$

Se estiman los valores de los parámetros que generan el mejor ajuste de

$$\alpha_{aa(d)} = P_{aa} d^{-C_{aa}} \text{ al vector de } \alpha_{aaj(d)} \text{ empíricas.}$$

El mismo procedimiento se aplica a la estimación de los parámetros de las funciones  $\alpha_{ab(d)}$ ,  $\alpha_{ba(d)}$  y  $\alpha_{bb(d)}$

b) Se establece aparte un dicultivo experimental con cohortes y se evalúa el crecimiento de la biomasa de sus componentes para obtener sus trayectorias empíricas.

c) Se escribe el sistema diferencial de este dicultivo. Se introducen como constantes del sistema diferencial los seis parámetros de crecimiento y los ocho de interferencia, y se simula el crecimiento.

d) Se evalúa el grado de similitud de los valores observados y simulados mediante un coeficiente de determinación apropiado (Bates y Watts, 1988).

En el estudio de validación del modelo estático (Vandermeer et al., 1984 y Vandermeer et al., 1986), tanto los módulos pareados como los diseños de dicultivo se establecieron con plantas coetáneas de porte relativamente homogéneo para cada especie. Los buenos ajustes reportados por estos autores apoyan la premisa de aditividad pero no permiten decir nada sobre la premisa de proporcionalidad.

En estudios previos con dicultivos relativamente simples seguimos esta estrategia de evaluación del modelo (García Barrios et al. datos inéditos). Los resultados fueron heterogéneos y además nos percatamos de un inconveniente de los módulos anulares aislados: en las unidades experimentales con distancias radiales correspondientes a las densidades óptimas ó mayores que estas, es común que las plantas de los vecinos crezcan hacia afuera del anillo para evitar la intereferencia intra e interespecífica, y por lo tanto su biomasa resulta mucho mayor que la que realmente interfiere con la planta blanco a la distancia formal de siembra, lo cual tiende a subestimar el coeficiente  $\alpha$  correspondiente. También fué interesante observar a plantas blanco cambiar sensiblemente su forma para "escapar" del anillo hacia zonas mejor iluminadas, lo cual también subestima la interferencia que ocurre por gramo de biomasa del vecino en una asociación real (excepto en sus bordos). Un problema adicional aunque un tanto circunstancial y menor es que los módulos aislados requieren repetirse no menos de 15 veces y ocupan mucho espacio experimental, además del espacio necesario para los sistemas de asociación cuyo crecimiento se desea predecir.

Estos problemas, aunque quizá no siempre importantes, nos motivaron a pensar en una forma alternativa de evaluar simultáneamente las premisas lineares del índice de vecindario. Llegamos a una estrategia que evita los inconvenientes de los módulos anulares aislados, reduce el tamaño del experimento y lo más importante,

permite evaluar las premisas de una manera un poco más informativa que con el coeficiente de determinación del ajuste, i.e. observando la modificación que sufren otras funciones del modelo cuando sus premisas de linealidad no se cumplen.

### La estrategia alternativa de la caza de elefantes

Hay una manera alternativa de poner a prueba los supuestos de linealidad del modelo siguiendo el camino opuesto. En lugar de estimar los parámetros de las cuatro funciones  $\alpha_{aa(d)}$ ,  $\alpha_{ab(d)}$ ,  $\alpha_{ba(d)}$ ,  $\alpha_{bb(d)}$  por separado con módulos aislados, para intentar predecir con ellas un dicultivo con cohortes, estudiamos si lo que ocurre en la comunidad compleja deforma estas conocidas relaciones funcionales pareadas por no cumplirse las otras dos premisas del índice de vecindario. Esto constituye una forma de análisis cualitativo de la modificación de funciones que ocurre cuando los sistemas reales son mucho menos lineales que los modelos que pretenden representarlos, y que ha sido estudiada de manera más cuantitativa por algunos autores (Adler y Morris, 1994; Billick y Case, 1994; Wootton, 1994.)

Para observar directamente esta posible deformación de las funciones  $\alpha$ , se transforma el índice de vecindario de Vandermeer (1989) en un índice neutral que se expresa como una combinación lineal de los pesos de los vecinos agrupados por especie y distancia, con constantes de proporcionalidad desconocidas y no sujetas a la relación funcional  $\alpha_{..(d)} = P_{..} d^{-C_{..}}$  ó alguna otra relación funcional preestablecida. Se estiman los valores ad hoc de estas constantes que maximizan el ajuste del modelo neutral al dicultivo experimental. Finalmente se estudia si los vectores de estos parámetros neutros se comportan como las funciones  $\alpha_{aa}$ ,  $\alpha_{ab}$ ,  $\alpha_{ba}$ ,  $\alpha_{bb}$ , lo cual debe ocurrir si las premisas de aditividad y proporcionalidad son aproximaciones adecuadas. En esta investigación optamos por esta segunda estrategia de evaluación de las premisas. La explicamos a continuación:

1. Se parte con la idea que la relación geométrica decreciente entre las  $\alpha$  y la distancia es una premisa robusta del modelo cuando la interacción neta entre las plantas es la interferencia. En el caso de las  $\alpha$ 's intraespecíficas esto se infiere de los cientos de estudios que describen la relación entre densidad y peso de la planta individual en monocultivos (e.g. Willey y Heath, 1969, García-Barrios y Kohashi, 1994). En el caso de las  $\alpha$  interespecíficas, esto ha sido demostrado por Vandermeer et al. (1984, 1986) y confirmado por nosotros mediante experimentos previos con diversos pares de especies (García Barrios et al. datos inéditos).

2. Se contruye experimentalmente un sistema de dicultivo con cohortes y arreglo hexagonal, de tal manera que cada planta "blanco" está rodeada por varios anillos concéntricos de vecinos y en cualquiera de ellos hay individuos de distinta especie y edad.

3. Se escribe el sistema diferencial correspondiente.

4. Se demuestra que el crecimiento sin vecinos se ajusta satisfactoriamente al modelo de Richards, y los parámetros  $r_A, K_A, b_A, r_B, K_B, b_B$  obtenidos de estos ajustes se introducen como constantes del sistema diferencial del dicultivo.

5. En cada ecuación diferencial, el índice de vecindario de Vandermeer (1989) se substituye por un índice neutro de vecindario que no presupone la conocida relación funcional ente las  $\alpha$ 's y la distancia. Para ello se substituye en cada ecuación diferencial el índice de vecindario del modelo de Vandermeer por una combinación lineal (Strang 1982) de los pesos agregados de aquellos vecinos que pertenecen a la misma especie y están situados a igual distancia de la planta blanco (i.e. ubicados en el mismo anillo).

Para entender mejor este paso, tomemos la ecuación del crecimiento de una planta  $A_i$  cualquiera del sistema diferencial de un dicultivo :

$$(1/A_i) (dA_i/dt) = r_A (1 - ([A_i + (\sum_{j \neq i} \alpha_{aa(d_{ij})} A_j + \sum_j \alpha_{ab(d_{ij})} B_j)] / K_A)^{b_A}) .$$

donde

$$(\sum_{j \neq i} \alpha_{aa(d_{ij})} A_j + \sum_j \alpha_{ab(d_{ij})} B_j)$$

es el índice de vecindario. Nos centraremos ahora en la primera sumatoria de este índice:

$\sum_{j \neq i} \alpha_{aa(d_{ij})} A_j$  es la suma de los efectos de la biomasa de todos los vecinos conoespecíficos de la planta  $A_i$

y  $\alpha_{aa(d_{ij})}$  pondera el peso de cada vecino  $A_j$  de acuerdo a su distancia a la planta  $A_i$ , con la función  $\alpha_{aa(d)} = P_{aa} d^{-C_{aa}}$  en la que  $P_{aa}$  y  $C_{aa}$  son parámetros empíricos.

Ahora bien, el término  $\sum_{j \neq i} \alpha_{aa(d_{ij})} A_j$  se puede desglosar en grupos de plantas situadas en distintos anillos, de la siguiente manera:

$$\sum_{j \neq i} \alpha_{aa(d_1)} A_j(d_1) + \sum_{j \neq i} \alpha_{aa(d_2)} A_j(d_2) + \sum_{j \neq i} \alpha_{aa(d_3)} A_j(d_3) + \dots + \sum_{j \neq i} \alpha_{aa(d_n)} A_j(d_n) .$$

Las  $A_j(u)$  son todos aquellos vecinos de la especie A (sin distinción de su edad) que están situados en el  $u$ -ésimo anillo concéntrico a la planta blanco  $A_i$ , y  $\alpha_{aa(u)}$  es la función  $\alpha_{aa(d)}$  evaluada a la distancia que equivale al radio de ese anillo. En este ejemplo, la planta  $A_i$  tiene  $n$  anillos de vecinos.

Para obtener el índice neutro de vecindario substituímos ahora cada  $\alpha_{aa(u)}$  por una constante empírica  $aa_u$  que ya no es una función específica de la distancia sino un parámetro libre a estimar. Obtenemos la combinación lineal:

$$\sum_{j \neq i} aa_1 A_{j(d_1)} + \sum_{j \neq i} aa_2 A_{j(d_2)} + \sum_{j \neq i} aa_3 A_{j(d_3)} + \dots + \sum_{j \neq i} aa_n A_{j(d_n)}$$

donde las constantes pueden extraerse de las sumatorias para obtener:

$$aa_1 \sum_{j \neq i} A_{j(d_1)} + aa_2 \sum_{j \neq i} A_{j(d_2)} + aa_3 \sum_{j \neq i} A_{j(d_3)} + \dots + aa_n \sum_{j \neq i} A_{j(d_n)}.$$

Hacemos lo mismo con el término interespecífico (la segunda sumatoria) del índice de vecindario de  $A_i$  y obtenemos

$$ab_1 \sum_{j \neq i} B_{j(d_1)} + ab_2 \sum_{j \neq i} B_{j(d_2)} + ab_3 \sum_{j \neq i} B_{j(d_3)} + \dots + ab_n \sum_{j \neq i} B_{j(d_n)}.$$

En el caso de una planta blanco  $B_i$  de la otra especie del sistema, los términos del índice neutro serían:

$$ba_1 \sum_{j \neq i} A_{j(d_1)} + ba_2 \sum_{j \neq i} A_{j(d_2)} + ba_3 \sum_{j \neq i} A_{j(d_3)} + \dots + ba_n \sum_{j \neq i} A_{j(d_n)}.$$

$$bb_1 \sum_{j \neq i} B_{j(d_1)} + bb_2 \sum_{j \neq i} B_{j(d_2)} + bb_3 \sum_{j \neq i} B_{j(d_3)} + \dots + bb_n \sum_{j \neq i} B_{j(d_n)}.$$

6. Se escribe el sistema diferencial de la asociación con índices neutros de vecindario. Mediante regresión no lineal simultánea se ajusta este sistema diferencial a las trayectorias empíricas de crecimiento de las plantas del dicultivo experimental. En este proceso de máximo ajuste se estiman sin restricciones los vectores de parámetros  $aa_u$ ,  $ab_u$ ,  $ba_u$ ,  $bb_u$  de las cuatro combinaciones lineales descritas. Si las premisas de aditividad y de proporcionalidad del índice de vecindario son adecuadas, entonces se espera que estos vectores ad hoc de máximo ajuste formen secuencias de valores

$$aa_u = (aa_1 > aa_2 > aa_3 > \dots > aa_n)$$

$$ab_u = (ab_1 > ab_2 > ab_3 > \dots > ab_n)$$

$$ba_u = (ba_1 > ba_2 > ba_3 > \dots > ba_n)$$

$$bb_u = (bb_1 > bb_2 > bb_3 > \dots > bb_n)$$

que reproduzcan las conocidas relaciones geométricas decrecientes entre la distancia y las  $\alpha$ 's.

En síntesis, el procedimiento substituye las funciones  $\alpha_{aa}$ ,  $\alpha_{ab}$ ,  $\alpha_{ba}$ ,  $\alpha_{bb}$  por parámetros empíricos que no presuponen una relación funcional entre el efecto del vecino y su peso y distancia a la planta "blanco". En la medida en que el efecto de vecindario es menos lineal que lo que supone el modelo de Vandermeer (1989), los vectores ad hoc del modelo neutro se alejarán de la relación funcional geométrica decreciente. Se trata de observar de manera cualitativa en qué medida ocurre la modificación de funciones que resulta de violar las premisas de linealidad de un modelo, en este caso el índice de vecindario de Vandermeer (1989).

7. Para contruir una comunidad experimental adecuada a esta estrategia consideramos lo siguiente:

a) Para observar si la serie  $aa_u = (aa_1 > aa_2 > aa_3 > \dots > aa_n)$  es geoméricamente decreciente basta considerar sus primeros tres valores y por lo tanto los primeros tres anillos de vecinos ( siempre que el efecto de las plantas en anillos mas lejanos sea nulo ó despreciable). Extendiendo esto a los cuatro vectores, tenemos que el modelo neutro más económico tiene doce parámetros de vecindario por estimar.

b) Se requieren dos condiciones adicionales para reducir en lo posible los problemas de estimación de parámetros y sobreparametrización (Draper y Smith, 1981; Strang, 1982; Bates y Watts, 1988; Seber y Wild, 1989; Richter y Söndegrath, 1990) que podrían presentar el modelo neutro y, en general, todos los modelos evaluados en esta investigación:

b.1) Las sumas de pesos de vecinos de la misma especie y anillo deben diferir sensiblemente de un anillo a otro para evitar que los parámetros de cada vector a estimar se colapsen linealmente en uno solo y se pierda el efecto de distancia. Por ejemplo, si en

$$\sum_{j \neq i} aa_1 A_{j(d_1)} + \sum_{j \neq i} aa_2 A_{j(d_2)} + \sum_{j \neq i} aa_3 A_{j(d_3)}$$

resulta que  $A_{j(d_1)} = A_{j(d_2)} = A_{j(d_3)}$ , entonces la combinación lineal está sobreespecificada y en realidad solo tenemos una sola constante  $aa$  a estimar.

Es difícil encontrar diseños espaciales del dicultivo experimental de validación que eviten lo anterior, pero la tarea se facilita si cada especie tiene dos o tres cohortes en el sistema y cada  $\sum_{j \neq i} A_{j(u)}$  es la suma de una diferente combinación de plantas de la misma especie pero distinta edad. La premisa de proporcionalidad que se está poniendo a prueba supone que se puede hacer esta agregación. El dicultivo con cohortes resultante permite además estudiar simultáneamente el efecto de espacio y de tiempo.

b.2) Si el modelo neutro tiene doce parámetros a estimar, entonces se requiere un sistema no menor de doce ecuaciones diferenciales con doce incógnitas. Estas doce ecuaciones (y en particular sus términos de vecindario) deben ser linealmente independientes.

8. Considerando todo lo anterior construimos un primer diseño de la comunidad experimental. Este se representa en la figura (3.1) y la construcción de su sistema diferencial de doce ecuaciones en la figura (3.2). El arreglo de los individuos es hexagonal, y la distancia radial elegida permite que los tres primeros hexágonos concéntricos a cada planta actúen como vecinos. El sistema está formada por tres cohortes de la especie A (en orden de mayor a menor edad: A3, A2, A1) y dos de la

Parcela Experimental. Subcomunidad con Diseño #1

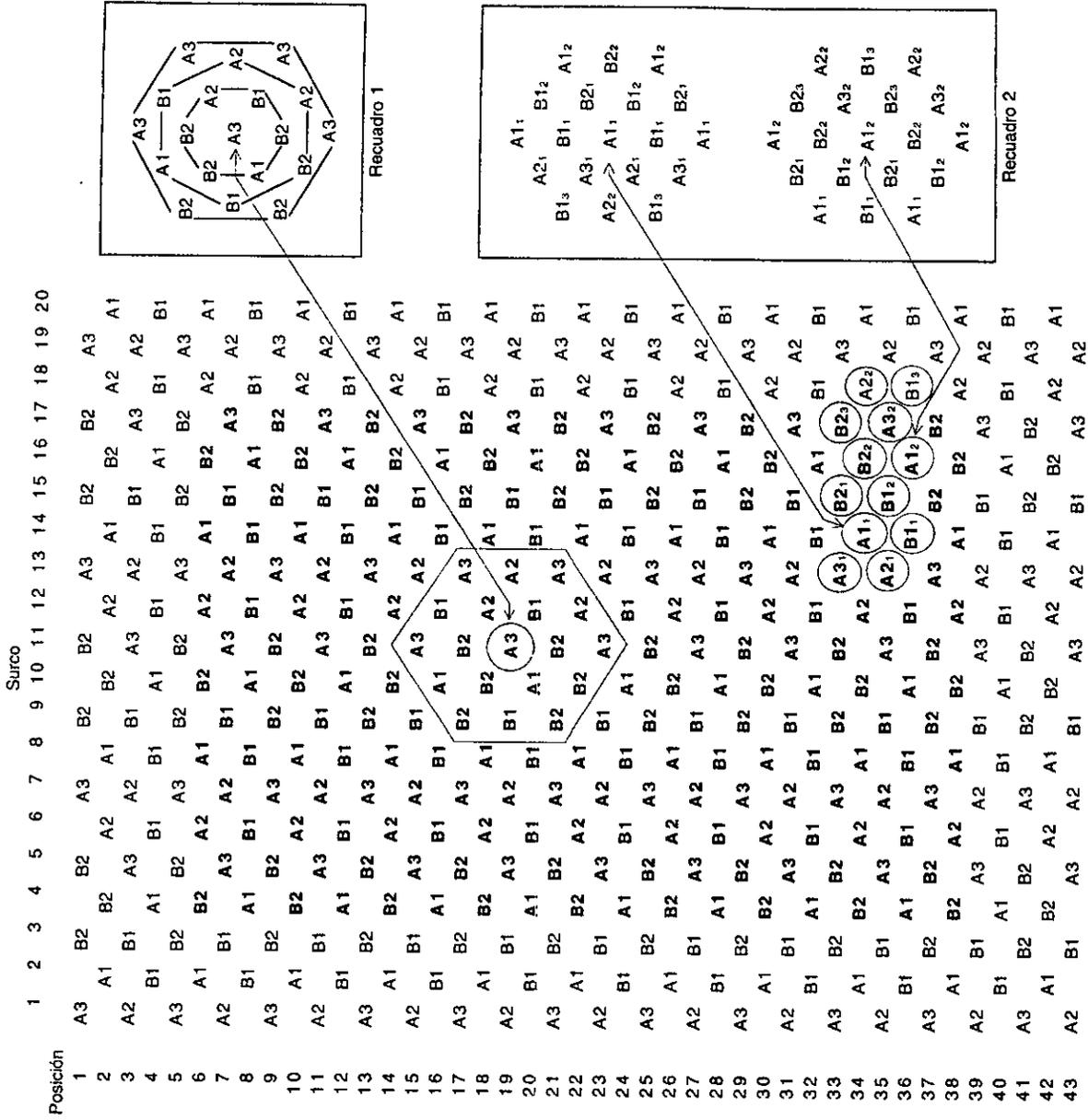


Fig. 3.1. Composición y arreglo espacial de la subcomunidad experimental con Diseño #1. La subcomunidad consta de 5 grupos de plantas: A3=cohorte avanzada de rábano; A2=cohorte media; A1=cohorte tardía; B2=cohorte avanzada de frijol; B1= cohorte tardía. Consideramos vecinos de una planta a los individuos situados en los primeros tres anillos hexagonales que la rodean (recuadro 1). El diseño somete cada grupo de rábanos a dos tipos de vecindario trihexagonal y cada grupo de frijol a tres. Destacamos con un círculo a un individuo de cada subgrupo, e ilustramos en el recuadro 2 los trihexágonos de los subgrupos A1, y A12. En negritas, las plantas con vecindario trihexagonal completo consideradas en el análisis de datos.

**Fig. 3.2. Modelo de Promedios de la Comunidad Experimental (Diseño  
1) Para Evaluar Premisas sobre el Efecto de Vecindario en el Modelo  
Dinámico de Vandermeer (1989)**

**1) El crecimiento de las plantas sin vecinos**

La tasa relativa de crecimiento (TRC) de las plantas (A) y (B) sin vecinos se expresa con ecuaciones diferenciales de Richards (1959) reparametrizadas por Vandermeer (1989).

$$(\text{LnA})' = d(\text{LnA})/dt = r_A(1 - (A/K)^{b_A})$$

$$(\text{LnB})' = d(\text{LnB})/dt = r_B(1 - (B/K)^{b_B})$$

Donde: A= peso fresco del rábano.

B= peso fresco del frijol.

$(\text{LnA})' = (1/A)(dA/dt)$  = Tasa Relativa de Crecimiento de la especie A.

$(\text{LnB})' = (1/B)(dB/dt)$  = Tasa Relativa de Crecimiento de la especie B.

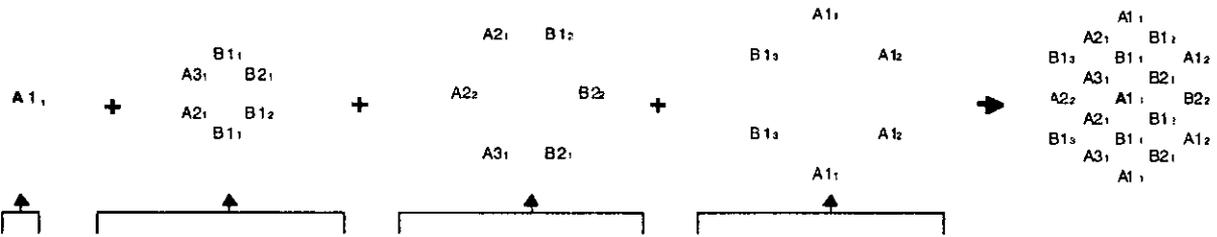
$r_A$  y  $r_B$  son las tasas intrínsecas de crecimiento de A y B respectivamente.

$K_A$  y  $K_B$  son los pesos máximos de individuos promedio de cada una de las dos spp. que han crecido en ausencia de vecinos.

Los parámetros de la función  $r_A$ ,  $K_A$ ,  $b_A$ ,  $r_B$ ,  $K_B$ ,  $b_B$  son estimados mediante regresión no lineal. Los valores estimados de estos parámetros se convierten en constantes del modelo de crecimiento con vecinos.

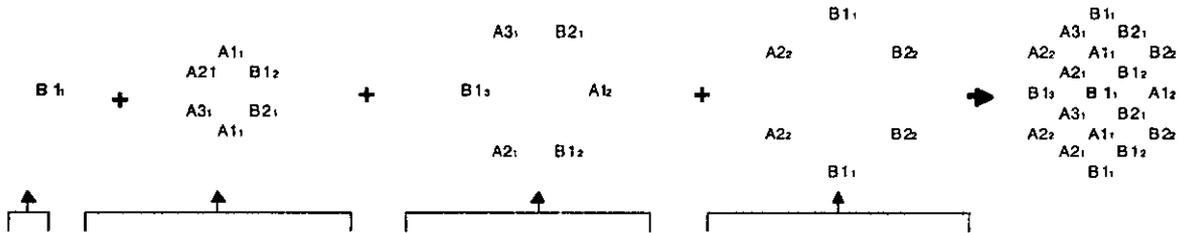
**2) El crecimiento promedio de una planta con vecinos.**

El caso A1<sub>1</sub>: Incorporamos al término de retroalimentación de la ecuación 1 un índice de vecindario. Este se forma con la combinación lineal de los pesos promedio de los subgrupos presentes en los tres primeros anillos hexagonales que circundan a A1<sub>1</sub>:



$$(\ln A1_1)' = r_s (1 - ((A1_1 + aa_1(A2_1 + A3_1) + ab_1(B1_1 + B2_1 + B1_3) + aa_2(A2_2 + A3_2 + A2_2) + ab_2(B1_2 + B2_2 + B2_1) + aa_3(A1_2 + A1_2 + A1_2 + A1_1) + ab_3(B1_3 + B1_3)) / K_s)^{b_1})$$

El caso de B1<sub>1</sub>: Incorporamos al término de retroalimentación de la ecuación 2 un índice de vecindario. Este se forma con la combinación lineal de los pesos promedio de los subgrupos presentes en los tres primeros anillos hexagonales que circundan a B1<sub>1</sub>:



$$(\ln B1_1)' = r_s (1 - ((B1_1 + ba_1(A1_1 + A1_1 + A3_1 + A2_1) + bb_1(B1_2 + B2_1) + ba_2(A3_1 + A1_2 + A2_2) + bb_2(B2_2 + B1_3 + B1_3) + ba_3(A2_2 + A2_2) + bb_3(B1_1 + B2_2 + B2_1 + B1_1)) / K_s)^{b_1})$$

Donde: A1<sub>1</sub> = peso de una planta promedio de una planta A3 del subgrupo #1.

B2<sub>3</sub> = peso de una planta promedio de una planta B2 del subgrupo #3

Las condiciones iniciales son las del sistema a los 49 días después de la siembra de A3 (Cosecha 1)

Las constantes aa<sub>d</sub>, ab<sub>d</sub>, ba<sub>d</sub> y bb<sub>d</sub> (d=1...3) de la combinación lineal son los coeficientes del vecindario a estimar.

**3) El crecimiento promedio de los 12 subgrupos de la comunidad con diseño #1.  
(ver figura 3.1.)**

La dinámica promedio de la comunidad experimental con diseño 1 puede escribirse como un sistema de 12 ecuaciones diferenciales con 12 incógnitas.

$$(\ln A_{1,})' = r_{1,} (1 - ((A_{1,} + aa_1(A_{2,} + A_{3,}) + ab_1(B_{1,} + B_{2,} + B_{1,} + B_{1,})) + aa_2(A_{2,} + A_{3,} + A_{2,}) + ab_2(B_{1,} + B_{2,} + B_{2,}) + aa_3(A_{1,} + A_{1,} + A_{1,} + A_{1,}) + ab_3(B_{1,} + B_{1,})) / K_{1,})^{b_{1,}}$$

$$(\ln A_{1,})' = r_{1,} (1 - ((A_{1,} + aa_1(A_{3,}) + ab_1(B_{2,} + B_{2,} + B_{2,} + B_{2,} + B_{1,})) + aa_2(A_{3,}) + ab_2(B_{2,} + B_{2,} + B_{1,} + B_{1,})) + aa_3(A_{1,} + A_{2,} + A_{2,} + A_{1,} + A_{1,}) + ab_3(0)) / K_{1,})^{b_{1,}}$$

$$(\ln A_{2,})' = r_{2,} (1 - ((A_{2,} + aa_1(A_{3,} + A_{1,} + A_{3,} + A_{2,}) + ab_1(B_{1,} + B_{1,})) + aa_2(A_{1,} + A_{2,} + A_{3,}) + ab_2(B_{1,} + B_{1,} + B_{1,})) + aa_3(A_{2,} + A_{2,}) + ab_3(B_{2,} + B_{2,} + B_{2,} + B_{2,})) / K_{2,})^{b_{2,}}$$

$$(\ln A_{2,})' = r_{2,} (1 - ((A_{2,} + aa_1(A_{3,} + A_{2,} + A_{3,}) + ab_1(B_{1,} + B_{1,} + B_{2,})) + aa_2(A_{3,} + A_{2,} + A_{1,} + A_{3,}) + ab_2(B_{2,} + B_{2,})) + aa_3(A_{2,} + A_{2,} + A_{1,} + A_{1,}) + ab_3(B_{1,} + B_{1,})) / K_{2,})^{b_{2,}}$$

$$(\ln A_{3,})' = r_{3,} (1 - ((A_{3,} + aa_1(A_{2,} + A_{1,} + A_{2,} + A_{2,}) + ab_1(B_{1,} + B_{1,})) + aa_2(A_{2,} + A_{1,}) + ab_2(B_{2,} + B_{1,} + B_{1,} + B_{2,})) + aa_3(A_{3,} + A_{3,} + A_{3,} + A_{3,}) + ab_3(B_{1,} + B_{1,})) / K_{3,})^{b_{3,}}$$

$$(\ln A_{3,})' = r_{3,} (1 - ((A_{3,} + aa_1(A_{2,} + A_{1,}) + ab_1(B_{2,} + B_{1,} + B_{2,} + B_{2,})) + aa_2(A_{1,} + A_{2,} + A_{2,}) + ab_2(B_{1,} + B_{2,} + B_{1,})) + aa_3(A_{3,} + A_{3,} + A_{3,} + A_{3,}) + ab_3(B_{2,} + B_{2,})) / K_{3,})^{b_{3,}}$$

$$(\ln B_{1,})' = r_{1,} (1 - ((B_{1,} + ba_1(A_{1,} + A_{1,} + A_{3,} + A_{2,}) + bb_1(B_{1,} + B_{2,})) + ba_2(A_{3,} + A_{1,} + A_{2,}) + bb_2(B_{2,} + B_{1,} + B_{1,})) + ba_3(A_{2,} + A_{2,}) + bb_3(B_{1,} + B_{2,} + B_{2,} + B_{1,})) / K_{1,})^{b_{1,}}$$

$$(\ln B_{1,})' = r_{1,} (1 - ((B_{1,} + ba_1(A_{1,} + A_{1,})) + bb_1(B_{2,} + B_{2,} + B_{2,} + B_{1,})) + ba_2(A_{1,} + A_{3,} + A_{1,} + A_{2,}) + bb_2(B_{1,} + B_{2,}) + ba_3(A_{3,} + A_{3,}) + bb_3(B_{1,} + B_{2,} + B_{2,} + B_{1,})) / K_{1,})^{b_{1,}}$$

$$(\ln B_{1,})' = r_{1,} (1 - ((B_{1,} + ba_1(A_{2,} + A_{2,} + A_{3,} + A_{2,} + A_{3,})) + bb_1(B_{2,})) + ba_2(A_{3,} + A_{2,} + A_{3,} + A_{1,}) + bb_2(B_{2,} + B_{1,}) + ba_3(A_{1,} + A_{1,}) + bb_3(B_{1,} + B_{1,} + B_{2,} + B_{2,})) / K_{1,})^{b_{1,}}$$

$$(\ln B_{2,})' = r_{2,} (1 - ((B_{2,} + ba_1(A_{1,} + A_{1,})) + bb_1(B_{1,} + B_{2,} + B_{1,} + B_{1,})) + ba_2(A_{1,} + A_{1,} + A_{3,}) + bb_2(B_{2,} + B_{2,} + B_{1,}) + ba_3(A_{3,} + A_{3,} + A_{2,} + A_{2,}) + bb_3(B_{2,} + B_{2,})) / K_{2,})^{b_{2,}}$$

$$(\ln B_{2,})' = r_{2,} (1 - ((B_{2,} + ba_1(A_{1,} + A_{3,} + A_{1,})) + bb_1(B_{2,} + B_{1,} + B_{2,})) + ba_2(A_{3,} + A_{2,} + A_{1,}) + bb_2(B_{1,} + B_{2,} + B_{2,}) + ba_3(0) + bb_3(B_{2,} + B_{1,} + B_{1,} + B_{2,} + B_{1,} + B_{1,})) / K_{2,})^{b_{2,}}$$

$$(\ln B_{2,})' = r_{2,} (1 - ((B_{2,} + ba_1(A_{3,} + A_{2,} + A_{3,} + A_{1,})) + bb_1(B_{1,} + B_{2,})) + ba_2(A_{2,} + A_{3,} + A_{1,}) + bb_2(B_{2,} + B_{1,} + B_{2,}) + ba_3(A_{2,} + A_{2,}) + bb_3(B_{2,} + B_{2,} + B_{1,} + B_{1,})) / K_{2,})^{b_{2,}}$$

La solución numérica de este sistema de ecuaciones -para un vector de parámetros de vecindario dado- es un conjunto de 12 curvas de crecimiento. Se busca mediante regresión no lineal el vector que genera el mejor ajuste simultáneo de las 12 curvas a los valores observados.

**4) Los diseños experimentales dos y tres generan sistemas diferenciales semejantes a este. Difieren del primero en la configuración de los vecindarios, y por lo tanto en los subgrupos asociados a cada parámetro a estimar.**



especie B (B2 y B1). Cada cohorte de A se somete a dos tipos de vecindario de diferente composición y las de B a tres, de manera que la comunidad queda constituida por 12 tipos de módulos hexagonales formados por un planta "blanco" y sus primeros dieciocho vecinos. Cada módulo se repite entre 18 y 27 veces en el sistema a fin de poder evaluar el comportamiento promedio y la varianza de la planta blanco de cada tipo de módulo.

Para construir el sistema diferencial de esta comunidad no se consideró en una primera aproximación a cada uno de sus 231 individuos con vecindario completo sino al individuo promedio de cada uno de los doce tipo de planta blanco. Se trabajó con un sistema diferencial determinista de doce ecuaciones con doce incógnitas al que llamaremos en adelante sistema simplificado de promedios. En esta primera etapa de la investigación esta simplificación fué necesaria debido a la incapacidad de los programas de cómputo existentes en ese momento para integrar y ajustar estadísticamente sistemas grandes de ecuaciones diferenciales (p.ej Scientist 2.1™). En una segunda etapa de la evaluación, generamos el programa de cómputo necesario para evaluar la versión completa y estocástica del modelo neutro y del modelo de Vandermeer 1989. Describimos esta segunda etapa más adelante.

En la figura (3.1) y en el sistema diferencial simplificado de promedios del dicultivo descrito en la figura (3.2) se puede apreciar que se obtiene un mapeo acoplado en retícula que cumple con las condiciones especificadas en el punto siete.

9. La estimación del mejor vector de 12 parámetros neutros se realiza ajustando mediante regresión no lineal simultánea las trayectorias simuladas de los 12 tipos de planta promedio a las respectivas trayectorias del sistema experimental. Esto se hizo en el programa Scientist 2.1™. Dado que la curvas son sigmoides, para construir las se requiere evaluar el sistema experimental cuando menos en cinco estadios del crecimiento y preferentemente en siete. Como es necesario seguir un método destructivo de cosecha y evaluación de biomasa, el sistema experimental descrito se establece siete veces y las parcela se cosechan a intervalos regulares.

10. Además del diseño 1 descrito en la figura (3.1) se generan otros dos ( figura 3.3) mediante la permutacion simple de un par de cohortes en cada caso, lo cual es suficiente para cambiar las configuraciones de todos los vecindarios sin que se pierdan las condiciones especificadas en el inciso siete. Se escriben los sistemas diferenciales de estos dos diseños adicionales y se estiman los vectores neutros  $aa_u$ ,  $ab_u$ ,  $ba_u$ ,  $bb_u$  de cada uno de ellos. Si ambas premisas de linealidad del indice de vecindario son adecuadas, los vectores deben coincidir razonablemente en los tres casos. Estos diseños adicionales también se utilizan para evaluar la capacidad de predicción del modelo, substituyendo los parámetros estimados con uno de ellos en los sistemas diferenciales de los otros dos.

Para terminar, podemos sintetizar esta estrategia de evaluación de las premisas del modelo de la siguiente manera:

Existe un dicho que advierte sobre el poco mérito que hay en obtener ajustes ad hoc con un modelo empírico demasiado generoso en parámetros. Dice: "Dame cuatro parámetros y te ajusto un elefante" (y algunos agregan : "Dame cinco y hago que mueva la cola.") Cada modelo neutro de 12 ecuaciones y 12 parámetros es un sistema deliberadamente ad hoc, capaz de ajustarnos uno, sino cuatro "elefantes" (los vectores  $aa_u$ ,  $ab_u$ ,  $ba_u$ ,  $bb_u$ ) con formas tan caprichosas como la dinámica real del sistema las pida. El propósito es ver qué tanto se parecen estos "elefantes" capturados con las redes lineales del vecindario de Vandermeer a las funciones  $\alpha_{..(d)}$  faltantes, a fin de confirmar ó poner en duda las premisas evaluadas.

#### Método para Evaluar la Capacidad de Predicción del Modelo de Vandermeer (1989)

Una vez identificado el grado en que se cumplen las premisas procedimos a evaluar la bondad de ajuste y la capacidad del modelo de Vandermeer (1989) para predecir cambios en el diseño espacio-temporal de una asociación. Cada uno de los tres diseños ó subcomunidades experimentales contiene 12 tipos de módulos trihexagonales distintos que representan diferentes diseños espacio-temporales del cultivo con cohortes. La bondad de ajuste de cada uno de los tres sistemas diferenciales a su respectiva subcomunidad refleja por sí misma la capacidad del modelo para predecir cambios espacio-temporales de la asociación. Este ajuste se evaluó con el coeficiente de determinación usado por el programa Scientist™ :

$$\frac{\sum(Y_{\text{observado } i} - \text{promedio de } Y_{\text{observados}})^2 - \sum(Y_{\text{observados } i} - Y_{\text{simulados } i})^2}{\sum(Y_{\text{observado } i} - \text{promedio de } Y_{\text{observados}})^2}$$

donde cada Y observada ó simulada corresponde al peso de la planta promedio de uno de doce tipos en un estadio de crecimiento determinado.

El coeficiente de determinación define la proporción de la varianza total del sistema dinámico que es explicada por el modelo. La predicción cualitativa de la condición final y la forma de las trayectorias de cada uno de los 12 tipos de planta se evaluó de manera gráfica aunque evidentemente esta evaluación también está implícita en la bondad de ajuste cuantitativo. Una forma adicional y más exigente de evaluar la capacidad de predicción fué estimar los ocho parámetros de interferencia en una subcomunidad (i.e. las P.. y c.. de las cuatro funciones  $\alpha_{..(d_{ij})} = P.. d_{ij}^{-c..}$ ) y utilizarlos para predecir la dinámica de las otras dos subcomunidades. El criterio de bondad de ajuste fué el coeficiente de determinación del modelo.

### Construcción y Evaluación de la Versión Completa y Estocástica del Modelo Neutro y del Modelo de Vandermeer (1989)

Hasta aquí hemos explicado la modelación el crecimiento de nuestros dicultivos experimentales con sistemas de doce plantas promedio en interacción con vecinos promedio. Esta estrategia de modelación es una simplificación útil para decidir si la dinámica de sistemas diferenciales como el modelo neutro y el modelo de Vandermeer pueden siquiera acercarse al comportamiento de dicultivos tan complejos como los de la figura (3.3), pero obviamente es una abstracción que no incluye la varianza intragrupo de los individuos y de sus vecinos. Tampoco considera el cambio de esta varianza a lo largo del tiempo ó, en forma mas completa, la dinámica de la distribución estadística del peso de las plantas dentro de cada uno de los subgrupos de plantas estudiados. Estas dinámicas no son aleatorias sino que tienen patrones que resultan de la varianza intrínseca de los parámetros de crecimiento de cada especie y de la propia interacción de las plantas (Koyama y Kira, 1956) .

Una vez obtenidos resultados positivos con los modelos de promedios, desarrollamos en language PASCAL el programa "Virtual Crops" ó VCROPS© (Mayer-Foulkes y García-Barríos 1996), para poder evaluar modelos completos y estocásticos del sistema experimental. El programa VCROPS© simula el crecimiento de cada uno de los individuos de acuerdo al sistema diferencial estocástico especificado, construye la distribución estadística acumulada de los pesos de las plantas de cada subgrupo en diferentes estadios de crecimiento, y evalúa la bondad de ajuste del modelo identificando la semejanza máxima entre las distribuciones de peso simuladas y observadas experimentalmente. Este modelo se describe con mayor detalle más adelante.

Para la evaluación de la versión completa y estocástica de los modelos neutro, de Vandermeer (1989) y otros que desarrollamos en el capítulo cinco, ya no tomamos por separado las tres subcomunidades ó diseños. Preferimos considerar toda la comunidad de la figura (3.3) para incluir los módulos trihexagonales con vecindario completo que se forman en la fronteras entre diseños (y que difieren de los internos) a fin de ampliar el estudio de 36 a 52 tipos ó subgrupos de módulos. El modelo estocástico de la comunidad experimental completa es un sistema de 891 ecuaciones diferenciales, cada una de las cuales expresa la TRC de una planta como función de su biomasa y la de sus vecinos. En la ecuación se especifica el subgrupo al que pertenece el individuo, su peso, sus parámetros  $r$ ,  $K$  y  $b$ , y la especie, peso, distancia y  $\alpha_{..(d)}$  de cada uno de sus primeros 18 vecinos.

La condición inicial de cada individuo fué aleatoria pero no se tomó arbitrariamente de alguna distribución teórica; se usó como condición inicial el estado del sistema en la primera cosecha, ocurrida a los 49 días despues de la siembra del grupo A3.

Los parámetros  $r$ ,  $K$  y  $b$  de cada especie corresponden a variables aleatorias cuya distribución estadística no ha sido descrita en la literatura. En este estudio decidimos manejar  $K$  y  $b$  como constantes para cada especie, e introdujimos la varianza intrínseca de los individuos unicamente en los parámetros  $r_A$  y  $r_B$ . Dimos libertad a la varianza de las  $r$ 's como una medida pragmática para capturar otras fuentes de variación no conocidas pero amplificables por las interacciones entre la planta y sus vecinos. De esta forma, hicimos una estimación empírica del valor promedio de  $r_A$  y  $r_B$  calculando en cada caso la TRC experimental con 30 individuos sin vecinos cosechados a los siete y catorce días de edad. Supusimos una distribución normal de estas tasas y consideramos sus varianzas como dos parámetros adicionales por estimar. En cada evento de simulación ( $t=0$  hasta  $t=133$  días) se le asignó a cada individuo una tasa de crecimiento tomada al azar de estas distribuciones normales (Ross, 1990). Los parámetros de crecimiento y la condición inicial del sistema fueron definidos por separado para cada una de las dos repeticiones del experimento (ver anexo C).

En el caso de los modelos simplificados de promedios, el método de ajuste fué el de mínimos cuadrados mediante regresión no lineal pues, de acuerdo al Teorema del Límite Central (Draper y Smith 1981), esperamos que los promedios de los logaritmos del peso sean variables aleatorias normalmente distribuidas y con varianza homogénea. Con los modelos estocásticos completos el criterio de ajuste fué distinto pues cuando estudiamos las 364 distribuciones de pesos logarítmicos generadas por los 52 subgrupos de plantas en siete cosechas, las pruebas de normalidad de Lilliefors (Lilliefors, 1967) señalaron que solo la mitad fueron distribuciones normales. Por ello adoptamos como criterio para comparar las distribuciones observadas y simuladas la prueba no paramétrica de Kolmogorov-Smirnov, que no supone normalidad o apego a cualquier otra distribución teórica (Siegel, 1972).

El criterio para ajustar los modelos estocásticos fué maximizar la semejanza entre las 364 distribuciones observadas y las generadas al tomar la solución del sistema diferencial en los siete tiempos de cosecha experimental. Para evaluar la semejanza entre una distribución simulada y una observada calculamos la probabilidad del estadístico  $D$  de Kolmogorov-Smirnov, es decir, la probabilidad de que ambas sean muestras de la misma distribución (Siegel, 1985).

El programa VCROPS calcula la probabilidad de la  $D$  para cada uno de los 364 pares de distribuciones. Después calcula el promedio de estas probabilidades, ponderándolas según el tamaño de muestra de cada distribución. Al estadístico obtenido lo denominaremos en adelante Promedio de Probabilidades de Kolmogorov-Smirnov o más brevemente PPKS. El estadístico representa la probabilidad de que (si tomamos aleatoriamente cualquier planta del sistema experimental) la distribución del subgrupo al que pertenece no difiera significativamente de la correspondiente distribución simulada. PPKS toma valores entre cero y uno, y crece

geométricamente conforme las distribuciones simuladas se aproximan a las observadas. PPKS es la función a maximizar en el proceso de ajuste.

Al finalizar el estudio consideramos la posibilidad de que la media geométrica de las probabilidades de D fuese una función más apropiada que PPKS como criterio de maximización del ajuste, pues ésta evalúa la probabilidad de que todos los pesos simulados formen parte de distribuciones que no difieren de la distribución experimental respectiva. Reevaluamos algunos resultados críticos usando como criterio de bondad de ajuste este segundo estadístico. Las conclusiones obtenidas fueron las previamente obtenidas, por lo que decidimos reportar los resultados obtenidos con el estadístico PPKS.

El programa VCROPS© resuelve numéricamente la versión completa y estocástica del sistema diferencial especificado por el usuario, genera las 364 distribuciones simuladas, compara cada una con su respectiva distribución observada experimentalmente y calcula el PPKS de la comunidad. Posteriormente repite este procedimiento para diferentes valores de los parámetros del modelo, guiado por un algoritmo de búsqueda (Método de Powell sin gradiente; Press et al., 1988), hasta encontrar el vector de parámetros que maximiza el valor de PPKS. En el anexo B se describen con un poco más de detalle otras capacidades y especificaciones del programa.

#### Interpretación de la bondad de ajuste con la función PPKS

La función PPKS para un modelo con un sólo parámetro tiene la forma de una cúspide con PPKS máximo = 1.0 y pendientes muy pronunciadas que se atenúan a ambos lados conforme el parámetro se aleja de su valor de máximo ajuste; esta propiedad se extiende a modelos de varios parámetros aunque la cúspide multidimensional que genera no se puede describir gráficamente.

Nos interesó ubicar dos cotas del valor de PPKS respecto de la cual comparar los valores obtenidos en nuestro estudio. La cota mínima para PPKS resulta de ajustar a los datos experimentales el sistema diferencial nulo en el que las plantas crecen con vecinos pero hipotéticamente no interactúan con ellos (i.e. con  $\alpha$ 's = cero). El valor de PPKS para este modelo nulo fue de 0.17 en la repetición 1 y de 0.10 en la 2. La cota máxima de referencia es teórica y corresponde al valor modal de PPKS que se obtendría tras de ajustar el modelo estocástico ideal de la comunidad a un gran número de realizaciones experimentales particulares de la misma. Esta cota máxima se estimó en 0.60. Explicamos un poco más esta cota máxima en los siguientes dos párrafos.

Aún en el caso de que tuvieramos el mejor modelo estocástico posible de nuestro sistema experimental, la probabilidad de que las distribuciones observadas y simuladas fuesen idénticas (PPKS=1.0) es prácticamente cero. En el otro extremo, el sistema experimental podría estar muy apartado de las predicciones del modelo

estocástico ideal (PPKS cercano a cero) y sin embargo ser una realización particular de dicho modelo estocástico, aunque muy improbable. Nos interesa estimar cual podría ser el valor más frecuente de PPKS que obtendríamos si tuvieramos el mejor modelo posible de nuestra comunidad y la oportunidad de ajustarle miles de repeticiones del sistema experimental. En otras palabras, nos interesaría conocer la distribución de probabilidad y la moda de PPKS del modelo ideal para el sistema experimental estudiado. Esta es una referencia valiosa para ubicar modelos probablemente menos que ideales como el de Vandermeer y otros. Dado que es imposible realizar tantos experimentos, podríamos aproximarnos a este valor modal preguntando ¿cuál es el grado de semejanza más probable entre dos conjuntos de distribuciones simuladas que provienen del mismo sistema diferencial estocástico?

Con el simulador de VCROPS y un vector conocido de parámetros del modelo, generamos una base de datos de cosechas ficticias de las mismas edades que las del experimento. Ajustamos estos datos al mismo modelo que los generó pero partiendo de un vector inicial de parámetros un poco distinto (ligeramente desplazado del vector de máximo ajuste). Cuando las tasas intrínsecas de crecimiento del sistema diferencial a ajustar fueron las mismas que se usaron para generar los datos ficticios, la recuperación del vector conocido mediante la maximización de PPKS fue excelente (como se esperaba) y la función alcanzó el valor 0.999. Sin embargo, cuando se asignó a la planta simulada una tasa de crecimiento con la misma distribución estadística pero aleatoriamente distinta a la que tuvo en el experimento ficticio, el valor más probable de PPKS se redujo a 0.62 (error estandar=0.014, n=26 simulaciones). Cuando redujimos 10 veces la varianza de las tasas  $r_A$  y  $r_B$ , obtuvimos un resultado similar. Ya que en el experimento real cada etapa de crecimiento se evaluó con planta diferentes, repetimos la experiencia descrita tomando cada una de las cosechas ficticias de una simulación distinta. Esta fuente adicional de variación no modificó significativamente el valor más probable de la función (PPKS = 0.60; error estandar=0.009; n=26 simulaciones)

Como información complementaria, comparamos la bondad de ajuste de las distribuciones con la bondad de ajuste de sus medias. Para lo segundo calculamos la varianza de las medias de las 364 distribuciones experimentales y definimos la proporción de esta varianza explicada por el modelo de Vandermeer usando el coeficiente de determinación (CD) propuesto por Scientist™. No hay una correspondencia biunívoca entre un valor de PPKS y este coeficiente de determinación de las medias, pero a grosso modo obtuvimos la siguiente tabla de correspondencias para nuestro sistema:

PPKS	CD
0.10.....	0.10
0.17.....	0.19
0.22.....	0.50
0.30.....	0.85
0.38.....	0.92
0.60.....	0.98

Estudio Empírico Complementario de Algunos Procesos Ecofisiológicos que Explican la Dinámica de los Sistemas Experimentales de Dicultivo Usados en la Validación del Modelo.

Para evaluar el modelo de Vandermeer (1989) basta en principio con conocer la cantidad de biomasa de cada individuo en diferentes estadios del crecimiento ó, en el caso del sistema simplificado de doce ecuaciones diferenciales, la biomasa promedio de los doce tipos de individuos de cada subcomunidad. En esta investigación se hicieron una serie de estudios complementarios en los dicultivos experimentales con el fin de tener más elementos empíricos y mecanísticos para entender la capacidad predictiva del modelo.

Por una parte se evaluó la importancia de la facilitación directa en el sistema, una forma de facilitación entre las plantas que no implica la protección indirecta contra plagas ó patógenos sino la creación de condiciones edáficas y microclimáticas más favorables, y que en el modelo de Vandermeer 1989 se considera menos intensa que la interferencia y por lo tanto no manifiesta en forma neta. Se buscó con ello verificar esta predominancia de la interferencia sobre la facilitación directa.

Por otra parte, se exploraron algunos de los mecanismos de la interferencia, específicamente la capacidad de cada uno de los grupos para crecer y ocupar el espacio horizontal y vertical en la parte aérea del cultivo así como algunas respuestas de las plantas (cambio en la forma y en el patrón de asignación de recursos a los diversos órganos) que contribuyen a aumentar su tolerancia a la interferencia de sus vecinos.

En virtud de que estos estudios fueron complementarios, y con el fin de no distraer del argumento principal, presentamos solo una síntesis en los resultados en el capítulo cuatro y referimos al lector al anexo C donde son tratados de una manera un poco más extensa.

### Aspectos Generales de la Construcción de los Dicultivos Experimentales

Antes de establecer experimentalmente los tres diseños de dicultivo descritos en la figura (3.3), hicimos tres cosas:

- a) Construimos un invernadero de 200m<sup>2</sup> para los experimentos en las instalaciones del ECOSUR sede San Cristobal de las Casas, Chiapas.
- b) Formamos y entrenamos un equipo de 6 colaboradores en el manejo agronómico de asociaciones de cultivo, y en la atención, medición periódica de variables y cosecha individualizada de varios miles de plantas.
- c) Conocimos experimentalmente la biología de diversas especies y su interacción en dicultivo, e identificamos un par adecuado para nuestro estudio.

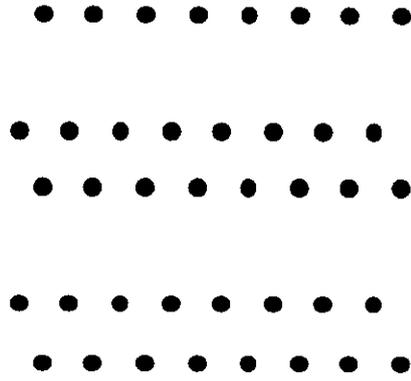
Las especies seleccionadas fueron el rábano domesticado *Raphanus sativus* (especie A) y el frijol de mata *Phaseolus vulgaris* (especie B) por ser plantas con buena germinación, pequeño porte, rápido crecimiento y fenotipo relativamente homogéneo. El dicultivo se estableció de acuerdo a los tres diseños descritos en la figura (3.3).

El 29 de mayo de 1995 sembramos la cohorte de rábano más avanzada (A3); a los 14 días sembramos la cohorte intermedia (A2); a los 28 días la cohorte tardía (A1) y la avanzada de frijol(B2); a los 35 días la cohorte tardía de frijol (B1). En la figura (3.4) se aprecia la secuencia de siembras para el diseño 1.

El arreglo hexagonal hace que la distancia entre cualquier par de plantas contiguas sea la misma. Dado el porte de las plantas, se eligió una distancia radial de 9 cms. Se consideró como vecindario de una planta a los primeros tres anillos de vecinos que la rodearon. El primer anillo tuvo un radio de 9 cm, el segundo de 15.6 cm y el tercero de 18 cm. Se trabajó con esta alta densidad para (a) asegurar la interacción de cada planta con no menos de tres anillos de vecinos; (b) provocar que el sistema expresara las condiciones extremas de no linealidad en las que hay divergencia de las trayectorias debido a la tendencia al dominio de un grupo y a la supresión de otros; (c) hacer más notorio el efecto de cohorte. A esta alta densidad el sistema transitó por una etapa temprana de poca interacción con el vecindario, una etapa intermedia con interacción moderada en la que la diferencia de vecindarios fué notoria a simple vista y una etapa final de fuerte interacción y aglomeración en la que estas diferencias de vecindario se dejaron de apreciar visualmente.

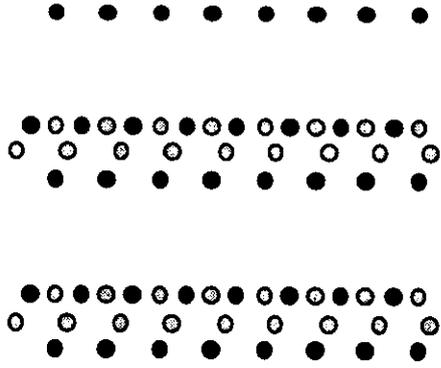
En dos camas del invernadero se estableció siete veces la comunidad formadas por los tres diseños. Cuarenta y nueve días después de la siembra de la cohorte avanzada de rábano A3, se empezó a cosechar una comunidad cada catorcena hasta que el sistema tuvo 133 días de edad. El orden de cosecha de las siete comunidades fué aleatorizado antes de establecer el experimento. En dos camas adicionales se establecieron otras siete comunidades y se procedió como con las primeras para

a) Día cero



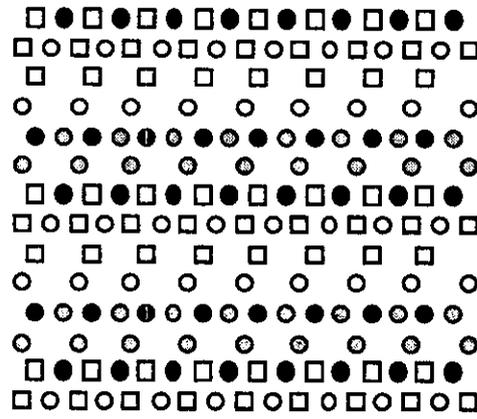
A1  
A2  
A3  
B1  
B2

b) Día 14



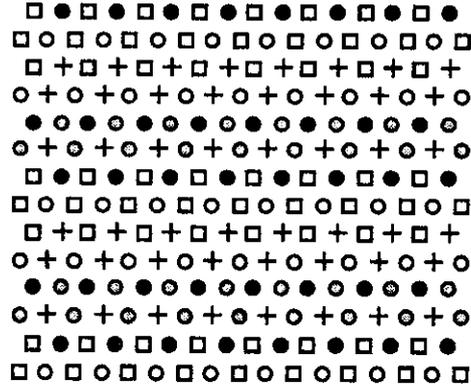
A1  
A2  
A3  
B1  
B2

c) Día 28



A1  
A2  
A3  
B1  
B2

d) Día 42



A1  
A2  
A3  
B1  
B2

Fig. 3.4. Esquema de Construcción del Diseño #1. Se muestra la incorporación catorcenal de cohortes a la subcomunidad. (a) el día cero se sembró la cohorte avanzada de rábano, A3 ; (b) el día 14 se sembró la cohorte intermedia de rábano, A2 ; (c) el día 28 se sembró la cohorte tardía de rábano, A1 y la cohorte avanzada de frijol, B2; (d) el día 42 se sembró la cohorte tardía de frijol, B1.

tener una idea de la repetibilidad del comportamiento del sistema dinámico experimental estudiado.

Para estimar los parámetros  $r$ ,  $K$  y  $B$  de cada especie en ausencia de interferencia se evaluó el crecimiento de plantas de cada especie y cohorte de la siguiente manera. A un lado de cada comunidad se sembraron 4 individuos de cada uno de los cinco grupos de plantas (A3, A2, A1, B2, y B1) en una red hexagonal con radios de 45 cm. Las plantas se dispusieron al azar en esta matriz hexagonal. Se cosecharon al mismo tiempo que la comunidad contigua para obtener el peso promedio de plantas sin vecinos.

### Materiales y Técnicas de Establecimiento y Mantenimiento Agronómico de los Dicultivos Experimentales

Las camas del invernadero midieron 1.90 m x 20 m x 0.30 m. Usamos un suelo café obscuro con alto contenido de materia orgánica, ligeramente ácido y de textura franco-limosa. El suelo fué cribado y mezclado profusamente antes de colocarlo en las camas. Este suelo fué cultivado tres veces por nosotros antes del experimento de 1995. En cada ocasión el suelo fué remezclado dentro de las camas para destruir en lo posible el mosaico de fertilidad producido por los cultivos previos.

Construimos bastidores rectangulares móviles con una trama hexagonal de hilos de nylon, y con ellos guiamos la siembra de dieciocho mil palillos de cinco colores para poder ubicar el punto de siembra de cada planta. Esto se hizo puesto que la última cohorte habría de sembrarse entre el follaje de plantas hasta de 35 días de edad lo cual dificultaría mucho usar otros métodos de ubicación menos laboriosos sin dañar las plantas.

Utilizamos semilla de rábano variedad Champion, certificada por California Seeds Co. La semilla de frijol ejotero disponible no fué certificada y presentó una gama muy amplia de tamaños, algunos sin las dimensiones y calidad necesaria para sembrarse. Elegimos un tamaño intermedio y las seleccionamos manualmente con un calibrador rústico.

Sembramos dos semillas de rábano por punto y a los 7 días de la germinación aclareamos a un individuo por punto. El frijol lo remojuamos durante 24 horas y lo sembramos y aclareamos de la misma forma que el rábano. Las camas fueron regadas horas antes de cada siembra para acelerar la germinación. La germinación ocurrió en todos los casos 7 a 8 días después de la siembra.

Después de cada siembra hicimos un censo cada tercer día para identificar plantas faltantes. En los puntos donde por alguna razón falló la germinación o el establecimiento, trasplantamos individuos sembrados exprofeso con 4 días de anticipación a su cohorte. La aparente ventaja de estos individuos se compensó con



Fig. 3.5 Vista panorámica del experimento a los 42 días después de la siembra de la cohorte avanzada de rábano (A3). Se está sembrando la cohorte tardía de frijol. (B1)

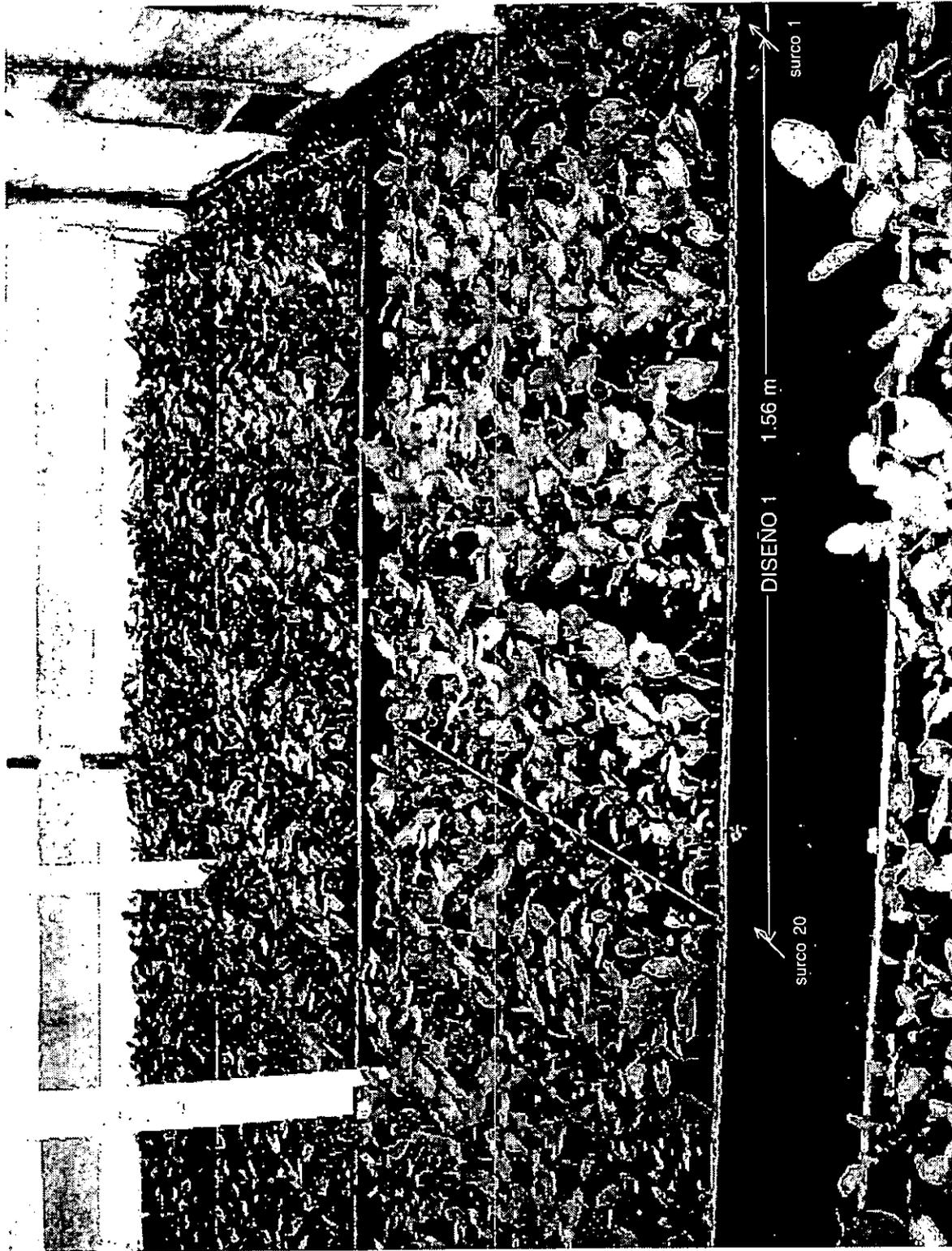


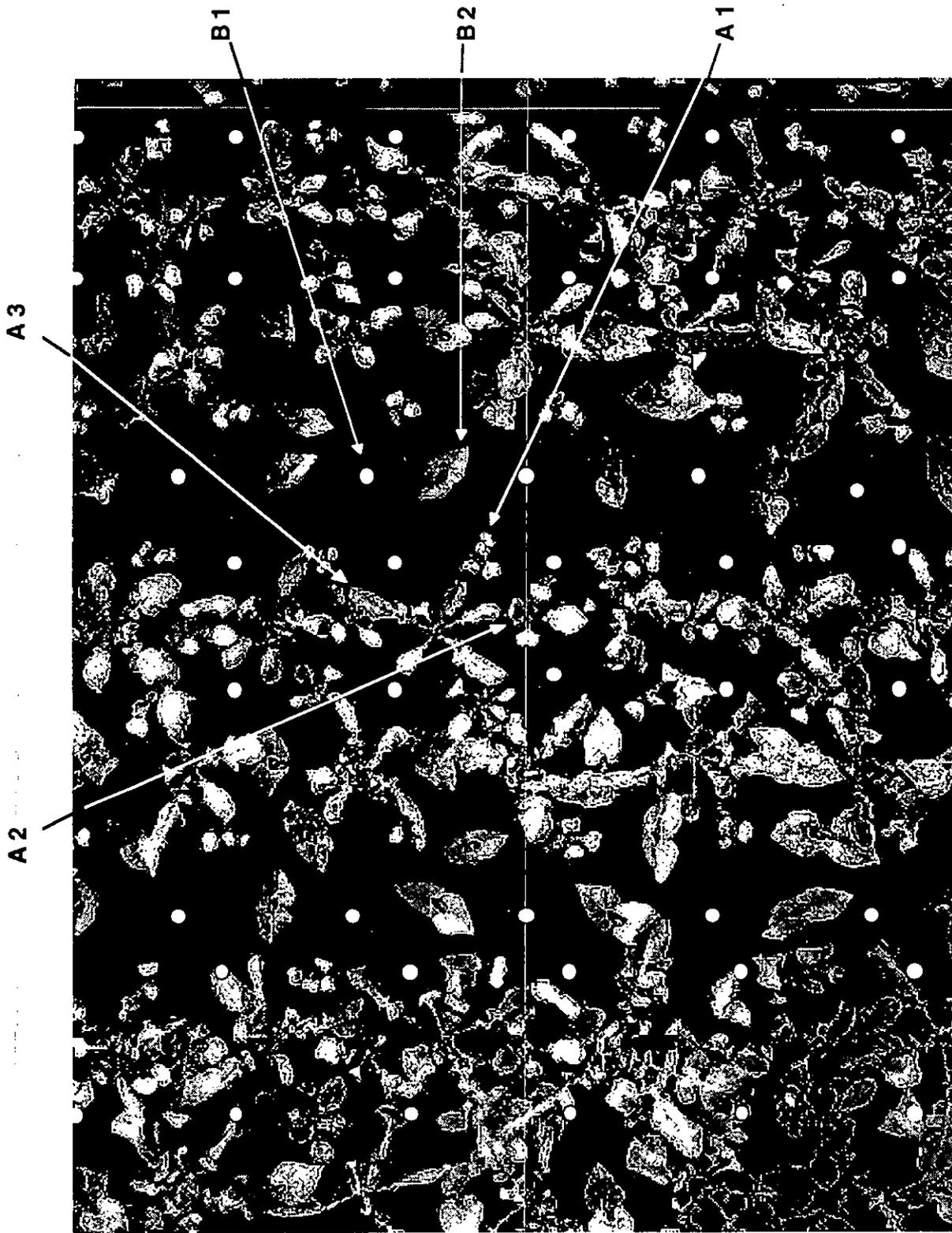
Fig. 3.6. Transecto de cuatro camas del invernadero 45 días después de la siembra de la cohorte avanzada de rábanos (A3). En la cama del fondo se aprecian las tres subcomunidades experimentales.



surco 40

surco 21

Fig. 3.7. Vista lateral de una subcomunidad (diseño 2), 45 días después de la siembra de la cohorte avanzada de rábanos (A3). Las hojas en forma de oreja de conejo son de rábano; las de forma de corazón son de frijol.



surco 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20

Fig. 3.8. Vista ortogonal de una subcomunidad (diseño 1), 38 días después de la siembra de la cohorte avanzada de rábanos (A3). Está ausente todavía la cohorte de frijol B1; su posición futura se señala con un círculo blanco.

el pequeño retraso que sufrieron por el trauma del trasplante. El censo se continuó hasta que la población se estabilizó. Mapeamos los individuos trasplantados y en la cosecha comparamos estadísticamente su peso con el de sus congéneres no trasplantados. Solo hubo diferencia significativa (comparación de medias de Tukey;  $p < 0.05$ ) en el caso del grupo A1, pero afortunadamente se trató también del grupo con menor número de trasplantes (menos de 0.5%). En el análisis no se hizo diferencia entre plantas trasplantadas y no trasplantadas.

Las camas al principio se regaron cada cinco días y después cada siete. El suelo siempre se mantuvo moderadamente húmedo y sólo hubo marchitez reversible de las plantas en algunos días muy calurosos. El techo del invernadero fue de plástico translúcido pero los muros fueron de malla de mosquitero por lo que la temperatura ambiente en su interior nunca rebasó los 28 grados centígrados.

Las semillas se trataron con fungicidas y durante el período de establecimiento fumigamos cada 8 días con Tecto® para controlar problemas de "ahogamiento" ó "secado" causados por el hongo *Fusarium sp.* Removimos en forma manual y con trampas de papel amarillo engrasado los escasos insectos que penetraron al invernadero. Cuando las plantas se hacinaron y el control manual fue impráctico, hicimos aplicaciones preventivas de Tamarón® cada dos o tres semanas. A partir de los 91 días el "moho blanco del frijol" *Sclerotinia sclerotiorum*, enfermó a una proporción importante de los frijoles. La incidencia fue mayor en la cohorte B2 y en la repetición 2 del experimento. Se detuvo la propagación del patógeno con el fungicida Benlate®, pero las plantas enfermas no se recuperaron. Esta situación se introdujo en el modelo de manera ad hoc.

En las siguientes páginas ilustramos una panorámica del experimento (figura 3.5), un acercamiento a una sección de las cuatro camas (figura 3.6), y detalles de uno de los diseños en proyección lateral (figura 3.7) y ortogonal (figura 3.8). En síntesis, consideramos que el establecimiento y desarrollo de las comunidades experimentales fue muy satisfactorio, a pesar de la fungosis del frijol en la etapa final.

#### Variables Observadas y Métodos de Muestreo y Medición

Desde el establecimiento de la primera cohorte medimos semanalmente la altura y diámetro mayor y menor de una muestra de 30 plantas de cada grupo con y sin vecinos. A partir de los 67 días las mediciones se espaciaron más para evitar el maltrato a las plantas.

Cada semana, antes de medir la altura, construimos el perfil de extinción de la radiación fotosintéticamente activa (RFA: 400-700 nanómetros de longitud de onda) en los surcos 6 y 9 del diseño 1. Para ello medimos la RFA a los 0 y 10 cm del suelo, y de ahí en adelante cada 15 cms hasta alcanzar el dosel. Usamos un ceptómetro marca Delta Instruments modelo FS80. En cada caso tomamos una medición de

referencia fuera del dosel un par de segundos después. Las mediciones se hicieron entre las once y doce del día siempre que hubiera una radiación de referencia relativamente estable y no menor de 500 mol m<sup>-2</sup>. Estudiamos la relación entre la altura sobre el suelo y la RFA a distintas edades del cultivo, y construimos las curvas que describen cómo cambió la altura a la cual se alcanzó un determinado nivel de RFA conforme se desarrolló el sistema .

Cada semana tomamos fotografías digitales en proyección ortogonal (i.e. vistas desde arriba) de módulos fijos en cada diseño y en ambas repeticiones. La tomamos con una cámara QuickTake™ y las editamos con el programa Adobe PhotoShop™. Esto se continuó hasta que el rábano A3 dominó claramente el dosel y las configuraciones de vecindario dejaron de apreciarse visualmente.

A los 35 días de la siembra de la primera cohorte (A3), cosechamos dos pequeñas parcelas (adicionales a las catorce ya mencionadas) formadas por módulos del diseño uno y tres. Esta cosecha, que no incluyó plantas del grupo B1, tuvo la intención de registrar los efectos de vecindario en la etapa en que se inició la interacción entre las plantas

Las cosechas catorcenales las realizamos seis personas para poder manejar 2630 individuos en dos jornadas de trabajo. Ubicamos, cosechamos, limpiamos, seccionamos y pesamos en fresco cada individuo. El peso se obtuvo en una báscula electrónica con capacidad de 8 kgs y precisión de 0.1 gramos. Cuando las plantas fueron muy pequeñas, se usó una balanza analítica. El rábano fué separado en follaje y órgano de reserva; el frijol en tallo+hojas y vainas verdes. En las primeras cuatro cosechas llevamos todas las plantas a peso seco constante en horno de aire forzado a 80 grados centígrados. En las siguientes tres cosechas obtuvimos el peso fresco y tomamos una muestra de 20% del material para estimar peso seco. Aquí se reportan los resultados utilizando el peso fresco, salvo en el análisis de asignación de recursos a diferentes órganos.

Organizamos los datos de mediciones periódicas y de las cosechas en hojas electrónicas de Excel™ y Scientist 2.1™ Los Análisis estadísticos de cálculo y comparación de medias (HSD de Tukey), de regresión simple, y las pruebas de Lilliefors y algunas de Kolmogorov-Smirnov se realizaron en el programa SYSTAT ver.5. (Wilkinson et al., 1992)

## Capítulo 4

**Evaluación de las Premisas del Vecindario y de la Capacidad Predictiva del Modelo de Vandermeer (1989)**La Dinámica Observada en el Sistema Experimental de Dicultivos: Procesos Ecológicos Involucrados.

La comunidad que construimos experimentalmente fué más diversificada y compleja que un dicultivo convencional. Esta complejidad obedeció a la estrategia que adoptamos para evaluar las premisas del modelo, y fué también útil para los pasos subsiguientes de la validación. El establecimiento y crecimiento de esta comunidad fué exitoso, a pesar de la enfermedad del frijol en la última etapa de desarrollo del sistema.

Las plantas sin vecinos vieron mermado su crecimiento presumiblemente por las condiciones ambientales moderadamente adversas a las que estuvieron expuestas al estar aisladas. Esto hizo más patente los efectos de facilitación neta que ocurrieron en la comunidad, previo a su hacinamiento.

Los cinco grupos de plantas ( $A_1$ ,  $A_2$ ,  $A_3$ ,  $B_1$ ,  $B_2$ ) transitaron de la facilitación neta a la competencia neta con una dinámica que dependió de su especie y edad. La facilitación neta fué en general un fenómeno relativamente breve. La interacción más importante en intensidad y duración fue la interferencia neta. No estudiamos la competencia por recursos edáficos pero suponemos que fué mucho menos intensa que la competencia por RFA, pues las plantas crecieron en un suelo fértil y suficientemente húmedo.

Cada grupo tuvo un ambiente lumínico cambiante, en algunos casos complejo y sensiblemente diferente al de otros. Las plantas respondieron activamente a la interferencia con cambios morfológicos y fisiológicos capaces de atenuar temporalmente sus efectos. Destacaron la etiolación y el cambio en la asignación de recursos a órganos no fotosintetizadores. Ambos fenómenos fueron más notorios en el rábano que en el frijol, pues la habilidad competitiva de la primera especie fué mucho más afectada por el efecto de cohorte (o retraso en la siembra) que la segunda debido a sus diferencias morfológicas, fisiológicas y fenológicas.

Dentro de cada grupo hubo plantas sometidas a vecindarios con distinta configuración (i.e. subgrupos). Los pesos de los vecindarios que afectaron a un grupo variaron de dos a cuatro veces y el peso de las plantas blanco entre diez y cincuenta veces. Esta dispersión respondió más a la variación dentro de cada subgrupo que a las diferencias entre los subgrupos de una misma especie y cohorte. Las diferencias entre subgrupos fueron pequeñas y significativas sólo entre las configuraciones más contrastantes.

Tanto la tendencia central de crecimiento como la varianza tuvieron una dinámica cuantitativa y cualitativamente distinta en cada uno de los cinco grupos.

El rábano sin vecinos creció en forma sigmoideal. En asociación, el grupo A3 dominó la comunidad y el peso medio siempre fué en aumento. El grupo A2 tendió a un peso medio que se estabilizó en la segunda mitad del proceso. El grupo A1 redujo su peso medio durante la segunda mitad del crecimiento en una clara tendencia a ser a la larga excluido de la comunidad. El efecto de cohorte hizo diverger significativamente las trayectorias de los tres subgrupos y fué notablemente más marcado que el efecto de subgrupo (i.e. de cambio en la configuración del vecindario).

La varianza de los logaritmos naturales del peso del rábano sin vecinos fué homogénea pero la de los rábanos con vecinos fué creciente, y mayor cuanto más suprimido el grupo. Esto puede interpretarse como evidencia de una amplificación de la varianza intrínseca de los individuos por efecto de la interacción con otros en un sistema de competencia intensa como el estudiado (Wiener, 1982).

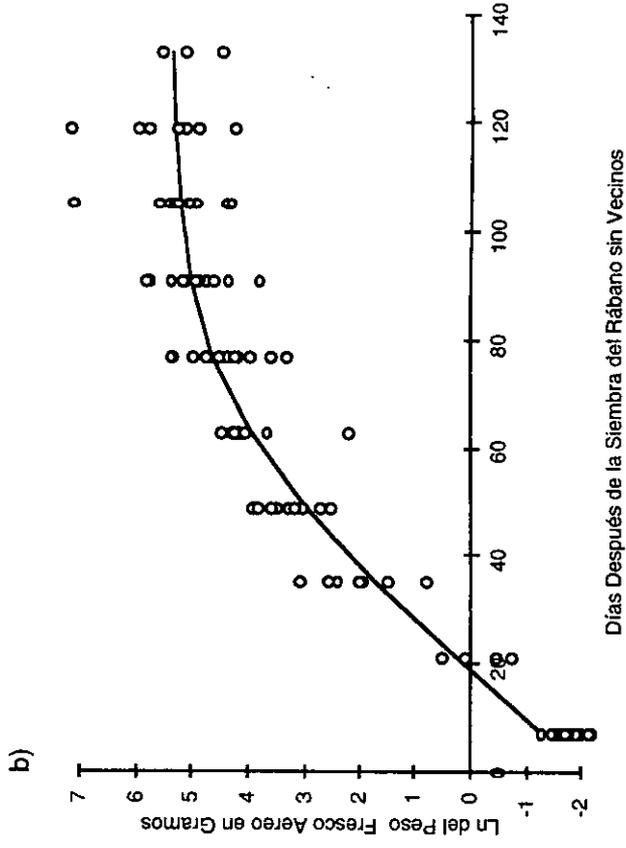
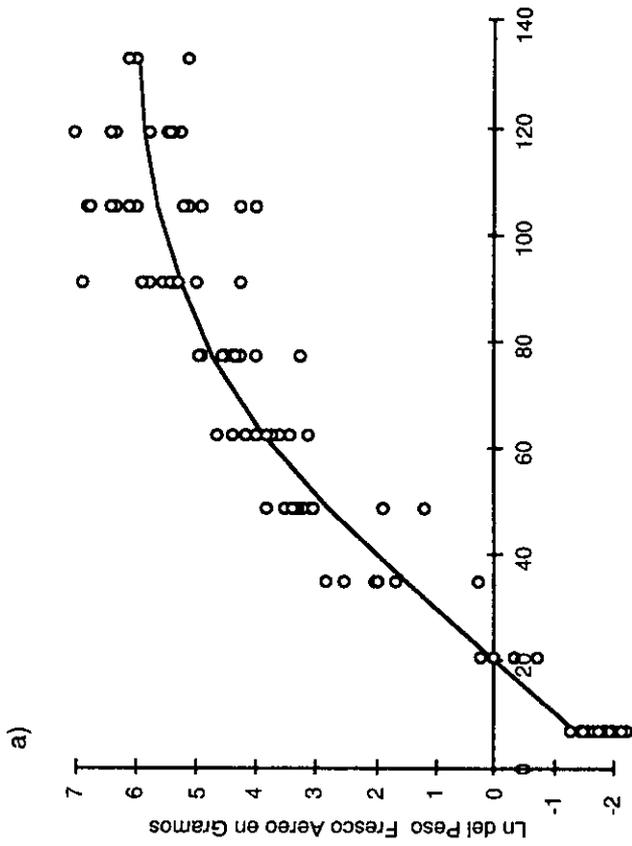
Durante la primera mitad del desarrollo del sistema, el frijol creció en forma similar a sus congéneres sin vecinos (i.e. la merma que sufrieron estos últimos fué equivalente al resultado neto de la facilitación y la interferencia que experimentaron los primeros). En esta etapa el efecto de cohorte fué pequeño, aunque empezó a sentirse más al iniciarse la fructificación. En la segunda mitad, el cambio en el ambiente lumínico de esta especie y la fungosis hicieron crecer considerablemente la varianza y diluyeron las diferencias entre grupos.

En suma, el sistema fué gobernado la mayor parte del tiempo por la interferencia neta y sus consecuencias secundarias, fue claramente no lineal y divergente, evidenció poca diferenciación ante configuraciones de vecindario nominalmente distintas, y el crecimiento de las plantas mostró suficiente riqueza de comportamientos cuantitativos y cualitativos para poner ampliamente a prueba el modelo de Vandermeer y otros modelos afines.

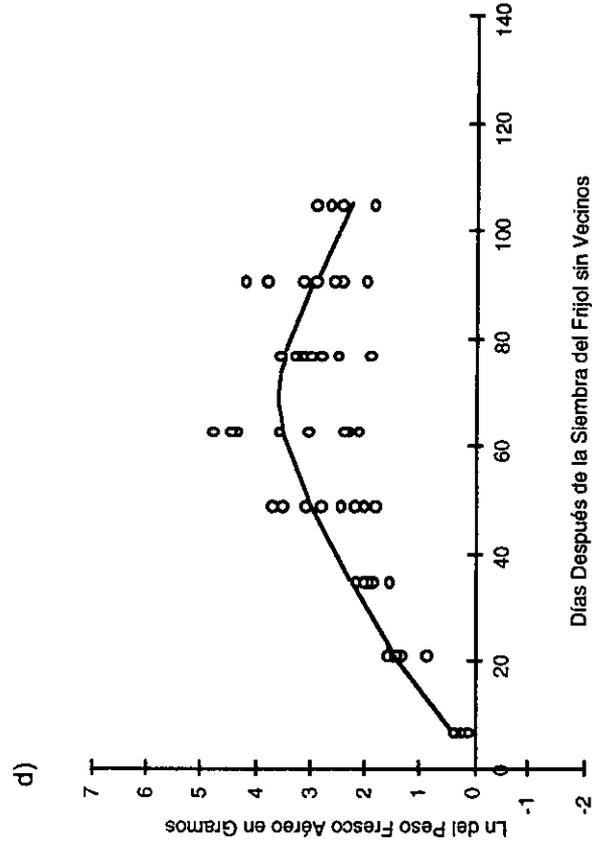
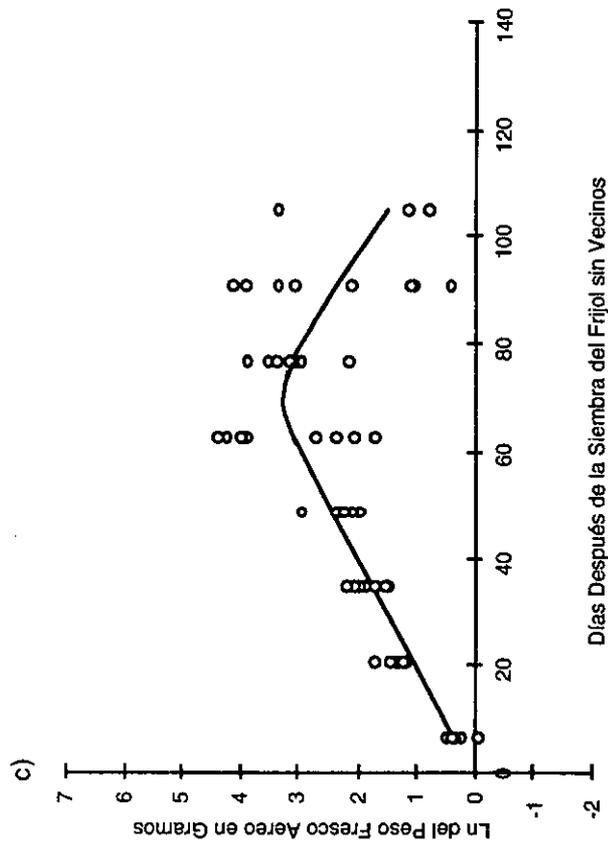
#### Validación del Modelo de Crecimiento sin Interferencia

El modelo de Richards reparametrizado por Vandermeer (1989) se ajustó muy satisfactoriamente al cambio del logaritmo natural del peso de los rábanos. El coeficiente de determinación (CD) del modelo (calculado según Scientist<sup>TM</sup>) fué 0.90 en la repetición 1 y 0.95 en la 2 (figura 4.1).

En el caso del frijol el ajuste fué malo (CD=0.48 en la repetición 1 y 0.45 en la 2), como se esperaba, pues la planta sin vecinos redujo su peso fresco a partir del día 91 del experimento. El modelo de Richards no puede capturar situaciones en las que la biomasa se reduce y está acotado implícitamente a la dinámica de las fases fenológicas de la planta sin vecinos en las que hay ganancia neta de biomasa. Muchos



Días Después de la Siembra del Rábano sin Vecinos



Días Después de la Siembra del Frijol sin Vecinos

Fig. 4.1. Ajuste de modelos de crecimiento sin interferencia a los pesos de plantas de rábano y frijol sin vecinos. (a) Ajuste del modelo de Richards (reparametrizado por Vandermeer1989) al crecimiento del rábano. (b) Idem repetición 2; (c) Ajuste del modelo de Richards (reparametrizado por Vandermeer 1989 v Modificado en este estudio) al crecimiento del frijol. (d) Idem repetición 2.

casos de interés caen dentro de este límite, pero cuando se piensa en cultivos en relevo y/o asociación de cultivos con procesos de senectud vegetativa muy disímiles, conviene un modelo de crecimiento más flexible. Richter y Söndegrath (1990) sugirieron un modelo no autónomo del tiempo, alternativo al de Richards, para estas situaciones y lo ajustaron con éxito al crecimiento de una variedad de *Brassica oleracea*. El modelo es:

$$(1/A) (dA/dt) = r [a e^{-\rho t} / (1 + a e^{-\rho t})] - \mu$$

donde A es el peso de la planta, r, a,  $\rho$  y  $\mu$  son parámetros a estimar y t es el tiempo en días después de la siembra.

Probamos esta propuesta para modelar el crecimiento del frijol (CD=0.55 en la repetición 1 y 0.57 en la 2), y, ya que los resultados no mejoraron sustancialmente preferimos desarrollar un modelo semiautónomo del tiempo que conserva los parámetros r, K y b del modelo de Richards y sólo agrega un parámetro h ad hoc a la ecuación. El modelo semiautónomo del tiempo es:

$$(1/B) (dB/dt) = r_B (1 - (B/K_B)^{b_B}) \text{ para } t < 91$$

$$(1/B) (dB/dt) = h + [r_B (1 - (B/K_B)^{b_B})] \text{ para } t \geq 91$$

donde t = 91 es la cosecha en la que se inicia la declinación del peso del frijol; h es una constante negativa a estimar.

Este nos dió resultados más satisfactorios, aunque no tan buenos como los del rábano por la mayor varianza de los pesos observados (CD=0.61 en la repetición 1 y 0.67 en la 2) (figura 4.1).

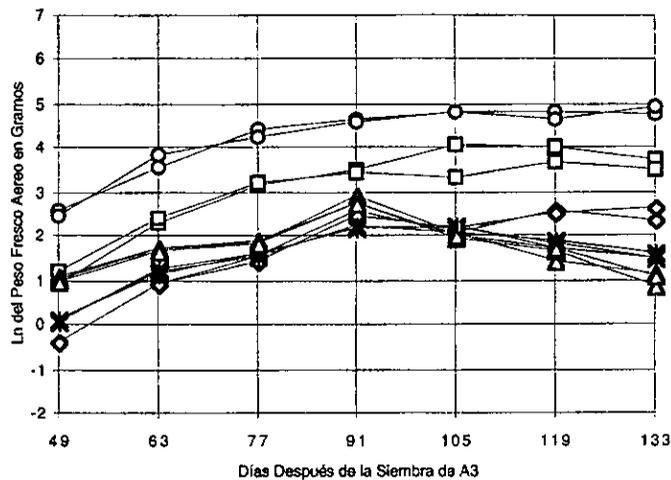
Los seis parámetros de crecimiento (estimados por separado para las dos repeticiones del experimento) sirvieron como constantes de los modelos que se evalúan en los siguientes apartados.

#### Evaluación de las Premisas de Aditividad y Proporcionalidad con el Sistema Diferencial Determinista y Simplificado

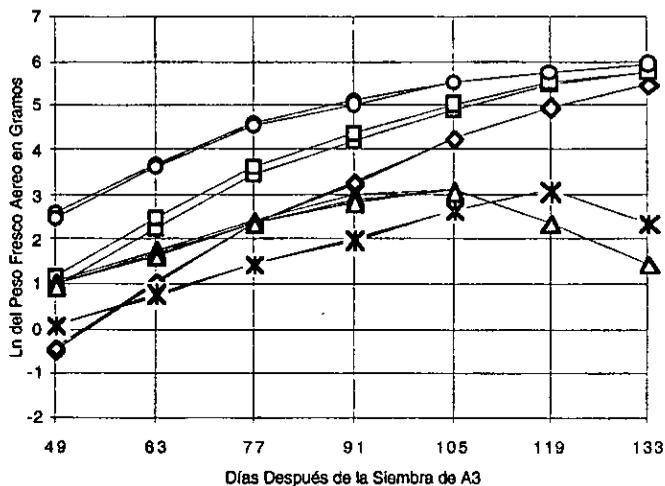
Antes de evaluar el modelo neutro de promedios se confirmó la importancia de agregar un índice de vecindario a las ecuaciones de crecimiento de Richards para reproducir la dinámica de las tres comunidades. Para ello ajustamos al diseño #1 un modelo nulo en el que las plantas están juntas pero no interactúan (i.e. en el que todas las constantes de la combinación lineal de pesos de vecinos se igualaron a cero). El coeficiente de determinación del modelo nulo fué 0.40. Cuando se estimaron libremente las constantes, este coeficiente subió a 0.93. La figura (4.2)

ESTA TESIS NO DEBE  
CALR DE LA BIBLIOTECA

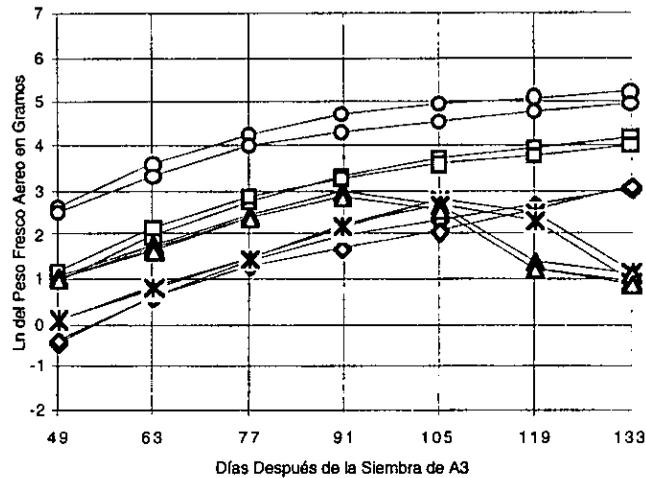
a) Promedios Observados



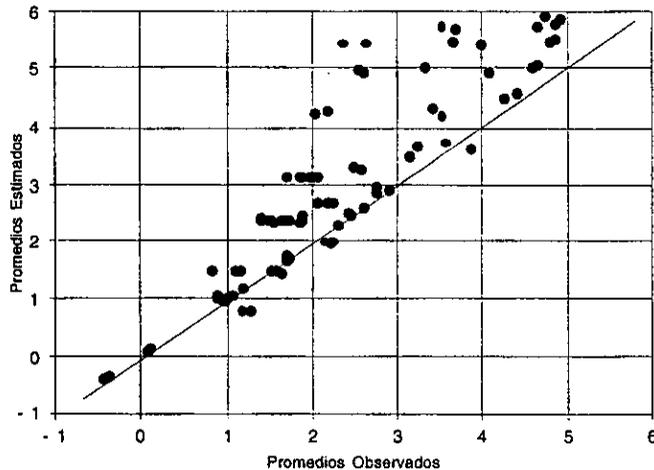
b) Modelo Nulo



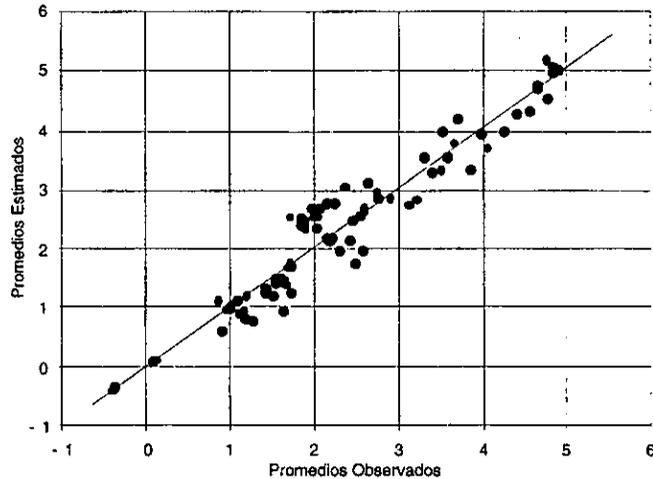
d) Modelo Neutro



c)



e)



—○—  $A1_1$  y  $A1_2$     —□—  $A2_1$  y  $A2_2$     —○—  $A3_1$  y  $A3_2$     —×—  $B1_1$  y  $B1_2$     —△—  $B2_1$  y  $B2_2$

Fig. 4.2. Diferencia de ajuste entre el modelo nulo y el modelo neutro. (a) Crecimiento de las plantas promedio de los 12 subgrupos del Diseño #1: valores observados experimentalmente; (b) Valores simulados con el modelo nulo (i.e.  $\alpha$ 's = 0); (c) gráfica de promedios observados contra simulados con el modelo nulo: cuando ambos valores coinciden, su pareja ordenada cae exactamente sobre la línea diagonal (d) Valores simulados con el modelo neutro; (e) gráfica de promedios observados contra simulados con el modelo neutro.

muestran claramente la diferencia de ajuste. Se obtuvieron resultados similares para los otros dos diseños.

Para el modelo neutro se obtuvieron los vectores de parámetros neutros  $aa_u$ ,  $ab_u$ ,  $ba_u$ ,  $bb_u$  figura (4.3) y los coeficientes de determinación del ajuste y de las predicciones en los tres diseños (figura 4.4). Estos coeficientes fueron muy satisfactorios en la repetición 1 y satisfactorios o regulares en la repetición 2. Al analizar los vectores de 12 parámetros estimados encontramos que en la repetición 1 la mayoría de las tríadas de parámetros se apegaron a las desigualdades propuestas en el capítulo 2. En la repetición 2 hubo con mucha frecuencia desviaciones (i.e. modificación de las funciones).

Podemos decir que, al menos en la repetición 1, las premisas del modelo de Vandermeer 1989 pasaron muy bien la prueba, cosa que sorprende dada la complejidad de los dicultivos experimentales.

Si se exige más del modelo, entonces conviene analizar las desviaciones observadas:

La repetición 2 tuvo un crecimiento ligeramente mayor que la uno, sobre todo en altura de las plantas. En la primera etapa de crecimiento esto favoreció a todas las cohortes, pero en la segunda provocó una supresión más marcada de la cohorte A1. Las trayectorias de las cohortes de rábano fueron más curvadas y divergentes en esta réplica, y las constantes de las combinaciones lineal se tuvieron que alejar de las hipotéticas para maximizar el ajuste. Las fallas de la hipótesis en la repetición 2 sugieren que cuando las trayectorias de las cohortes de una misma especie son muy divergentes el modelo no funciona adecuadamente, pues las premisas del índice de vecindario son restrictivas para el ajuste simultáneo de todos los grupos.

Aun en la repetición 1 mejor comportada, los vectores  $aa_u$ ,  $ab_u$ ,  $ba_u$ ,  $bb_u$  se modificaron, aunque no demasiado, al cambiar de diseño. Esto sugiere que las premisas de linealidad son aceptables pero que existen elementos no lineales que limitan el supuesto reduccionista de que el comportamiento del todo es la suma de sus partes y el supuesto de que la interferencia observada es de tipo simétrica relativa.

En síntesis, el modelo de Vandermeer 1989 pasó pruebas exigentes sobre sus premisas a la vez que se evidenció que los efectos no lineales son más importantes que lo que supone y captura el modelo.

#### Evaluación de las Premisas de Aditividad y Proporcionalidad con el Sistema Diferencial Completo y Estocástico

Los vectores de parámetros  $aa_u$ ,  $ab_u$ ,  $ba_u$ ,  $bb_u$  del modelo neutro completo y estocástico ajustados a toda la comunidad estudiada confirmaron en lo general los resultados encontrados con los modelos neutros simplificados. En la repetición 1,

Fig. 4.3. Vectores de doce parámetros que maximizaron el ajuste de los modelos neutros a la dinámica de los pesos promedio en las tres subcomunidades experimentales.

REPETICION 1	Efecto de rábano sobre rábano			Efecto de frijol sobre rábano			Efecto de rábano sobre frijol			Efecto de frijol sobre frijol			Coeficiente de Determinación del Modelo
	aa <sub>1</sub>	aa <sub>2</sub>	aa <sub>3</sub>	ab <sub>1</sub>	ab <sub>2</sub>	ab <sub>3</sub>	ba <sub>1</sub>	ba <sub>2</sub>	ba <sub>3</sub>	bb <sub>1</sub>	bb <sub>2</sub>	bb <sub>3</sub>	
DISEÑO 1	0.350	0.250	0.150 **	2.000	0.100	0.050 **	0.010	0.016	0.011	0.020	0.010	0.005 **	0.93
DISEÑO 2	0.400	0.300	0.100 **	2.374	0.150	0.025 **	0.015	0.008	0.015	0.025	0.015	0.008 **	0.92
DISEÑO 3	0.200	0.100	0.050 **	0.100	0.000	0.025 *	0.005	0.008	0.005	0.025	0.010	0.005 **	0.91

REPETICION 2	Efecto de rábano sobre rábano			Efecto de frijol sobre rábano			Efecto de rábano sobre frijol			Efecto de frijol sobre frijol			Coeficiente de Determinación del Modelo
	aa <sub>1</sub>	aa <sub>2</sub>	aa <sub>3</sub>	ab <sub>1</sub>	ab <sub>2</sub>	ab <sub>3</sub>	ba <sub>1</sub>	ba <sub>2</sub>	ba <sub>3</sub>	bb <sub>1</sub>	bb <sub>2</sub>	bb <sub>3</sub>	
DISEÑO 1	0.077	0.151	0.000	1.181	0.716	0.265 **	0.012	0.010	0.013 *	0.000	0.067	0.072	0.88
DISEÑO 2	0.399	0.306	0.000 **	1.112	0.330	0.000 **	0.028	0.032	0.000	0.000	0.000	0.000	0.90
DISEÑO 3	0.785	0.031	0.126 *	0.000	0.000	0.000	0.029	0.010	0.038	0.000	0.000	0.000	0.90

Las tríadas de parámetros se leen horizontalmente. Subíndice 1= anillo a 9 cms; Subíndice 2= anillo a 15.6 cms; Subíndice 3= anillo a 18 cms. tríadas con \*\* cumplen estrictamente las desigualdades esperadas con el modelo de Vandermeer 1989. tríadas con \* muestran solo la tendencia decreciente esperada.

**Fig. 4.4. Bondad de Ajuste y Capacidad de Predicción del Modelo de Vandermeer 1989, a) neutro y b) con 4 ALFAS=f(d;A,c). Estudio con Sistemas Diferenciales de Promedios. (Síntesis de 24 simulaciones y sus análisis estadísticos).**

Se evalúa la bondad de ajuste a los tres diseños, y la capacidad de los modelos para predecir el efecto de un cambio de diseño. El criterio de ajuste es el coeficiente de determinación (ver pie de página).

AJUSTE DEL MODELO A LOS PROMEDIOS OBSERVADOS		
DISEÑO 1	DISEÑO 2	DISEÑO 3

CAPACIDAD DE PREDICCIÓN ANTE EL CAMBIO DE DISEÑO A DENSIDAD GLOBAL CONSTANTE		
SIMULA DISEÑO 2 CON PARAMETROS DEL DISEÑO 1	SIMULA DISEÑO 3 CON PARAMETROS DEL DISEÑO 1	SIMULA DISEÑO 3 CON PARAMETROS DEL DISEÑO 2

**a)**  
**MODELO NEUTRO**  
 (Con Richards reparametrizado por Vandermeer y modificado para frijol)

Repetición experimental 1	0.93	0.92	0.91
Repetición experimental 2	0.88	0.90	0.90

0.89	0.88	0.92
0.79	0.75	0.81

**b)**  
**MODELO CON CUATRO FUNCIONES ALFAS(d;A,c)**  
 Vandermeer 1989  
 (Con Richards reparametrizado por Vandermeer y modificado para frijol)

Repetición experimental 1	0.92	0.92	0.92
Repetición experimental 2	0.88	0.89	0.84

0.89	0.89	0.92
0.81	0.76	0.83

\* El coeficiente de determinación calculado define la proporción de la varianza total del sistema dinámico que es explicada por el modelo. Es un coeficiente más apropiado que la R2 comúnmente usada. (Micromath SCIENTIST Manual p.466). Su fórmula es:

$$\frac{\sum (Y_{obs} i - Y \text{ promedio de obs})^2}{\sum (Y_{obs} i - Y \text{ promedio de obs})^2}$$

Este coeficiente se aproxima al valor de uno conforme el ajuste mejora.

**Fig. 4.5. Vectores de doce parámetros que maximizaron el ajuste de los modelos neutros en su versión estocástica.**

	Efecto de rábano sobre rábano	Efecto de frijol sobre rábano	Efecto de rábano sobre frijol	Efecto de frijol sobre frijol	PPKS
	aa <sub>1</sub> aa <sub>2</sub> aa <sub>3</sub>	ab <sub>1</sub> ab <sub>2</sub> ab <sub>3</sub>	ba <sub>1</sub> ba <sub>2</sub> ba <sub>3</sub>	bb <sub>1</sub> bb <sub>2</sub> bb <sub>3</sub>	
<b>REPETICION 1</b>	0.485 0.249 0.142 **	2.006 0.012 0.015 **	0.001 0.005 0.003	0.017 0.008 0.042 **	0.30
	Efecto de rábano sobre rábano	Efecto de frijol sobre rábano	Efecto de rábano sobre frijol	Efecto de frijol sobre frijol	PPKS
	aa <sub>1</sub> aa <sub>2</sub> aa <sub>3</sub>	ab <sub>1</sub> ab <sub>2</sub> ab <sub>3</sub>	ba <sub>1</sub> ba <sub>2</sub> ba <sub>3</sub>	bb <sub>1</sub> bb <sub>2</sub> bb <sub>3</sub>	
<b>REPETICION 2</b>	0.847 0.001 0.621	0.085 0.110 0.131	0.002 0.001 0.002	0.004 0.001 0.011	0.23

Las tríadas de parámetros se leen horizontalmente. Subíndice 1= anillo a 9 cms; Subíndice 2= anillo a 15.6 cms; Subíndice 3= anillo a 18 cms .

tríadas con \*\* cumplen estrictamente las desigualdades esperadas con el modelo de Vandermeer 1989.

tríadas con \* muestran solo la tendencia decreciente esperada.

$aa_u$ ,  $ab_u$ , y  $bb_u$  coincidieron con la tendencia observada en el modelo simplificado; en la repetición 2 sólo  $ab_u$  y  $ba_u$  (figura 4.5).

#### Evaluación del Modelo de Vandermeer (1989) en su versión determinista y simplificada

Aceptando las premisas del modelo como una primera aproximación satisfactoria a la complejidad de las interacciones espacio-temporales en un cultivo diversificado, evaluamos el modelo de Vandermeer (1989) ajustando cada uno de los tres sistemas diferenciales a su correspondiente dicultivo experimental con los cuatro parámetros  $P_{..}$  y cuatro parámetros  $c_{..}$  por estimar. En las figuras (4.6) a (4.8) se comparan las trayectorias observadas con las simuladas para cada uno de los tres diseños. En la figura (4.4) se presentan los coeficientes de determinación del ajuste asociados a la estimación de los parámetros y los coeficientes de determinación de las predicciones de un diseño realizadas con los parámetros de otro. En la figura (4.9) se muestra gráficamente la calidad de estas predicciones. Encontramos que el ajuste del modelo de promedios a cada diseño fue muy satisfactorio en la repetición 1 y bueno ó regular en la 2. Las predicciones de un dicultivo con los parámetros estimados en otro fueron (como podría esperarse) de menor calidad que los autoajustes: en la repetición 1 fueron satisfactorias y en la repetición 2 regulares o malas.

Graficamos las cuatro funciones

$$\alpha_{aa}(d) = P_{aa} d^{-c_{aa}}$$

$$\alpha_{ab}(d) = P_{ab} d^{-c_{ab}}$$

$$\alpha_{ba}(d) = P_{ba} d^{-c_{ba}}$$

$$\alpha_{bb}(d) = P_{bb} d^{-c_{bb}}$$

de cada una de las tres dicultivos experimentales en el intervalo de distancia para el que fueron estimados sus parámetros (figura 4.10). Estas mostraron sensibilidad al cambio de repetición y de diseño. A pesar de ello, la función  $\alpha_{aa}(d)$ , y en menor medida la  $\alpha_{ba}(d)$ , tuvieron un comportamiento bastante consistente en los seis casos. Las otras dos funciones fueron más caprichosas. En otras palabras, el efecto del rábano sobre la planta blanco fué más robusto que el del frijol. Esto puede deberse a que los individuos del grupo A3 dominante explicaron una proporción muy importante de la respuesta de la planta blanco al vecindario, y sus variaciones generaron una "señal audible" que guió el ajuste estadístico. Por el contrario, los frijoles jugaron un papel marginal después de los 91 días, y sus  $\alpha$ 's son posiblemente un artificio del ajuste.

La desviación más importante entre los promedio observados y simulados se aprecia en la dinámica de A1. El modelo sobreestimó con frecuencia el crecimiento promedio de este grupo (figuras 4.6 a 4.8). Cuando se forzó al modelo a ajustarse a

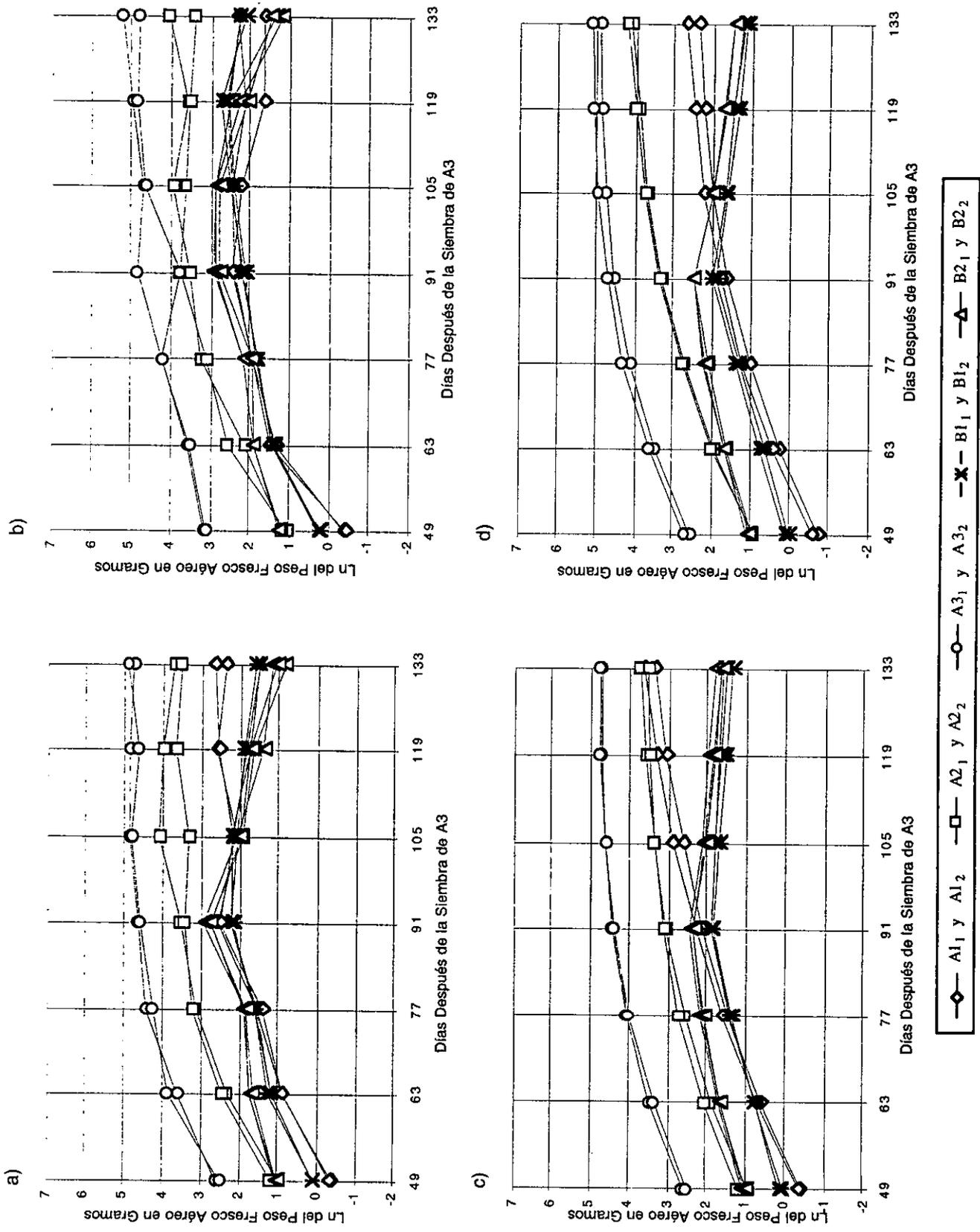


Fig. 4.6. Crecimiento de las plantas promedio de los 12 subgrupos del Diseño #1. (a) Valores observados experimentalmente; (b) Idem repetición 2; (c) Valores simulados con el modelo de Vandermeer 1989 (versión de promedios); (d) Idem repetición 2.

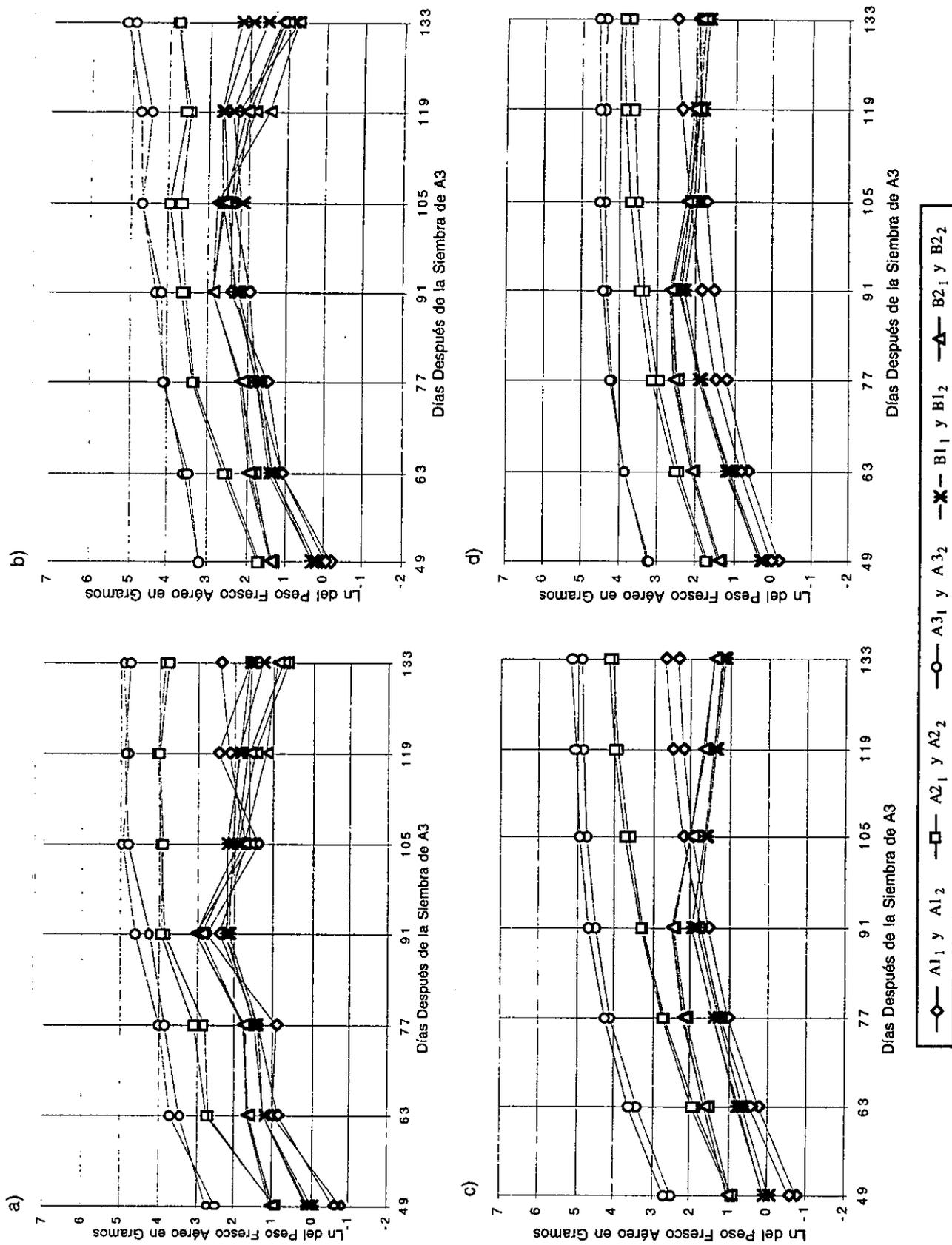
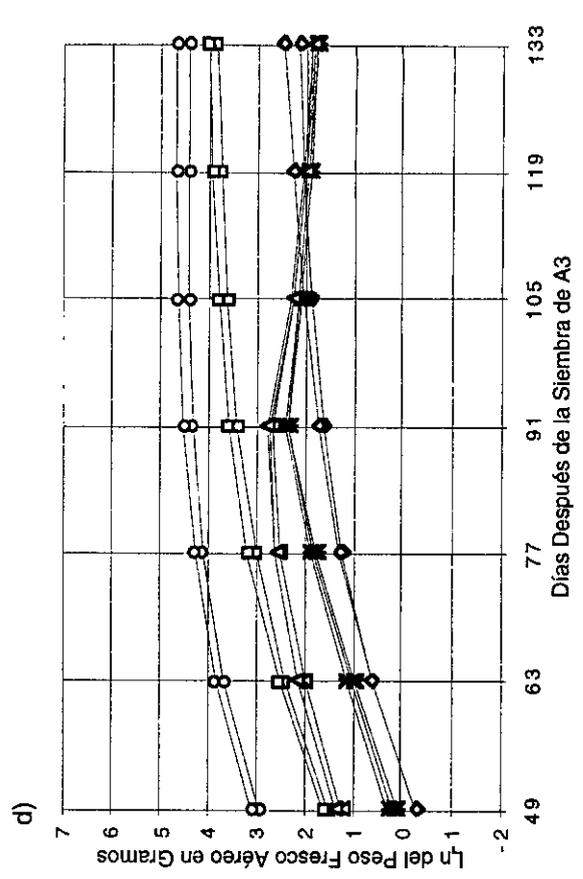
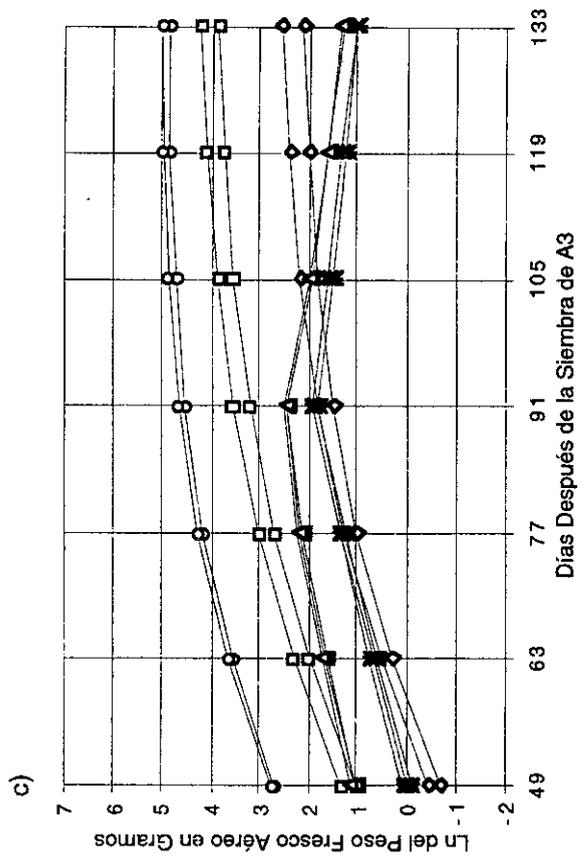
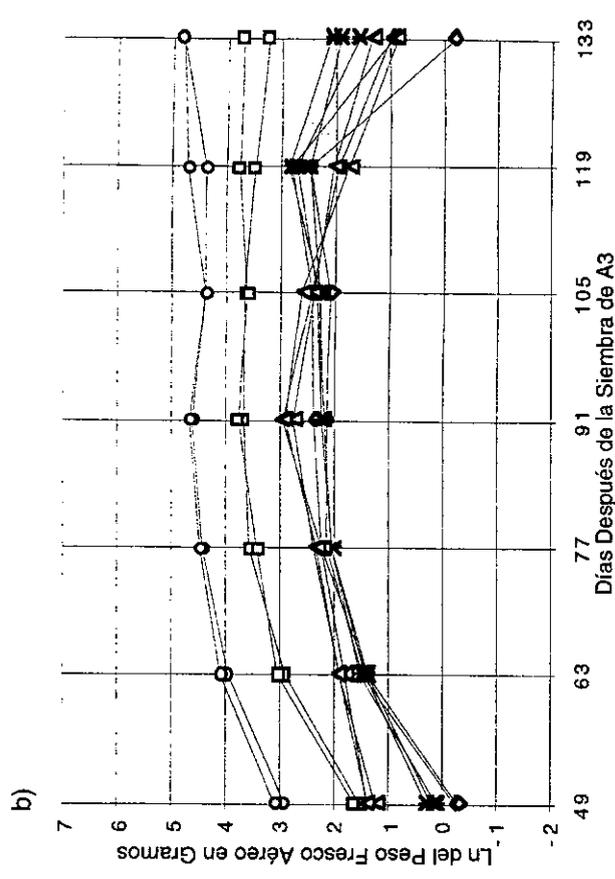
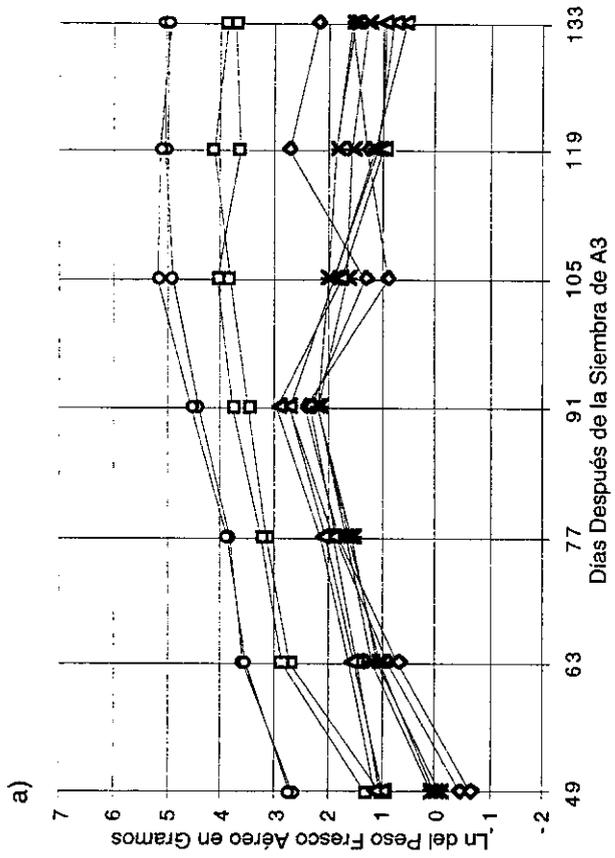


Fig. 4.7. Crecimiento de las plantas promedio de los 12 subgrupos del Diseño #2. (a) Valores observados experimentalmente; (b) Idem repetición 2; (c) Valores simulados con el modelo de Vandermeer 1989 (versión de promedios); (d) Idem repetición 2.



—◇— A1<sub>1</sub> y A1<sub>2</sub>    —□— A2<sub>1</sub> y A2<sub>2</sub>    —○— A3<sub>1</sub> y A3<sub>2</sub>    —×— B1<sub>1</sub> y B1<sub>2</sub>    —△— B2<sub>1</sub> y B2<sub>2</sub>

Fig. 4.8. Crecimiento de las plantas promedio de los 12 subgrupos del Diseño #3. (a) Valores observados experimentalmente; (b) Idem repetición 2; (c) Valores simulados con el modelo de Vandermeer 1989 (versión de promedios); (d) Idem repetición 2.

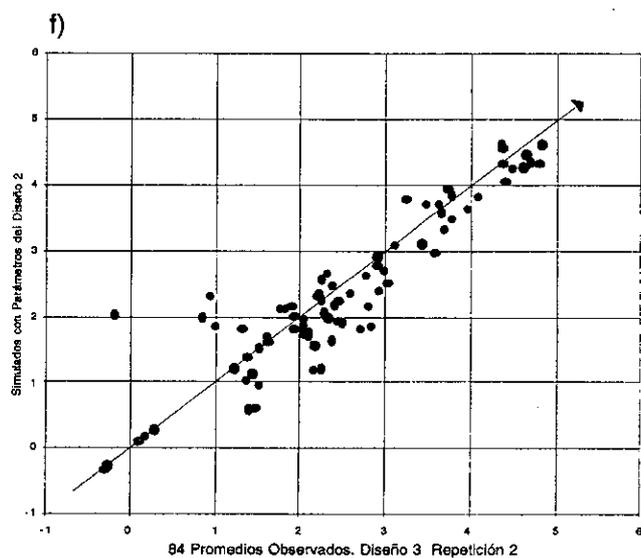
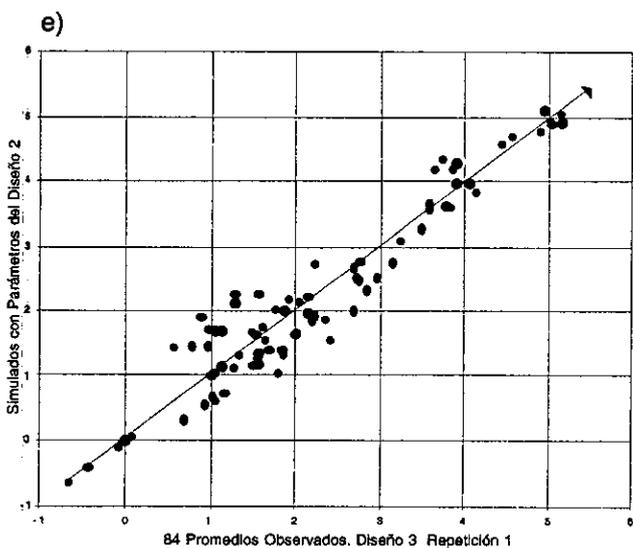
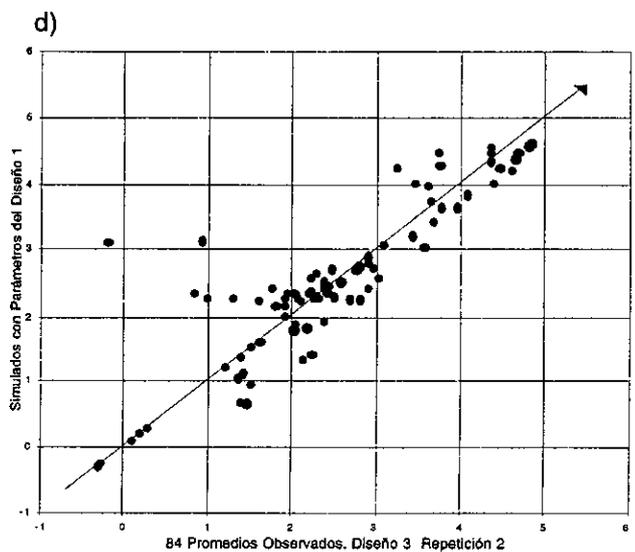
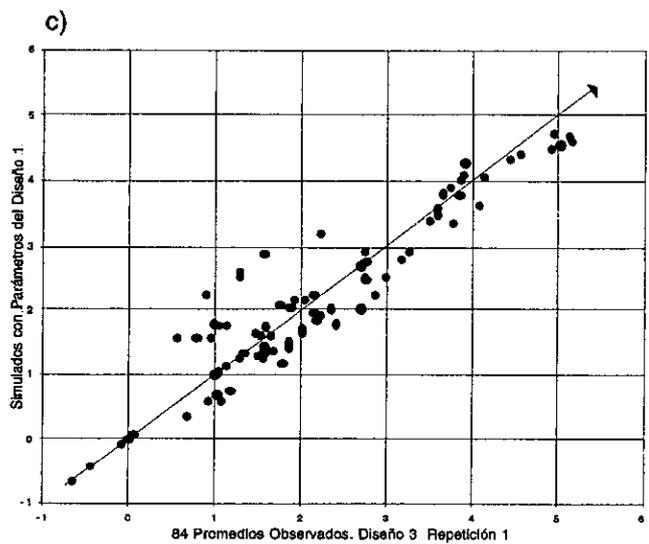
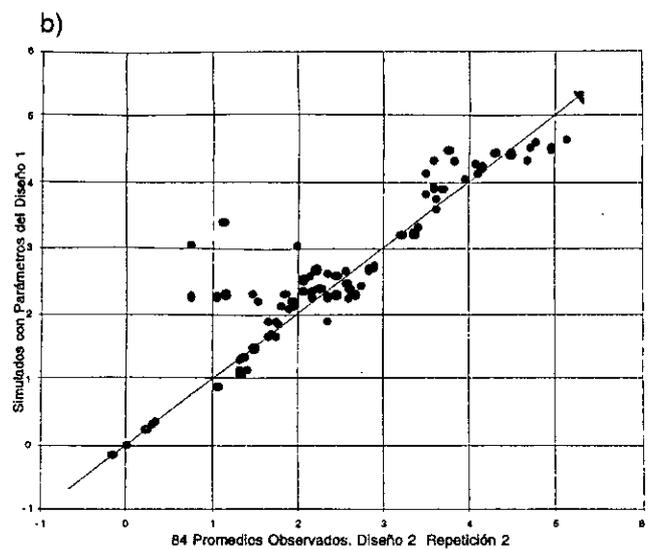
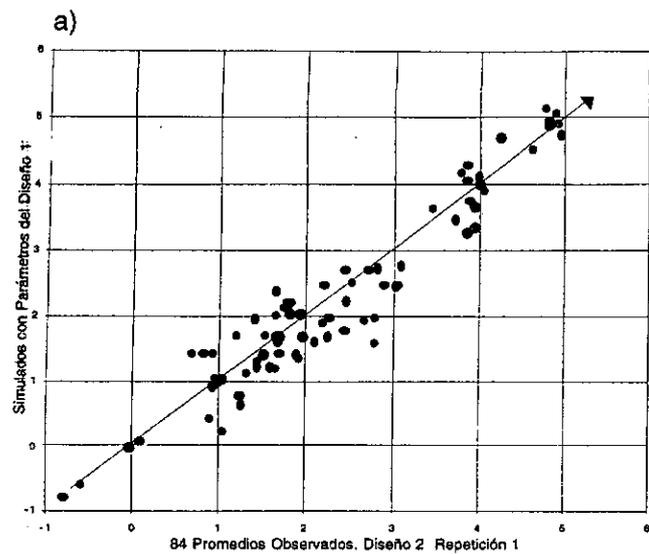


Fig. 4.9. Predicciones del modelo de Vandermeer 1989 (versión de promedios): Gráficas de promedios observados vs simulados. (a) Diseño 2 simulado con parámetros estimados con el diseño 1 ; (b) Idem repetición 2; (c) Diseño 3 simulado con parámetros estimados con el diseño 1; (d) Idem repetición 2 ; (e) Diseño 3 simulado con parámetros estimados con el diseño 2; (f) Idem repetición 2.

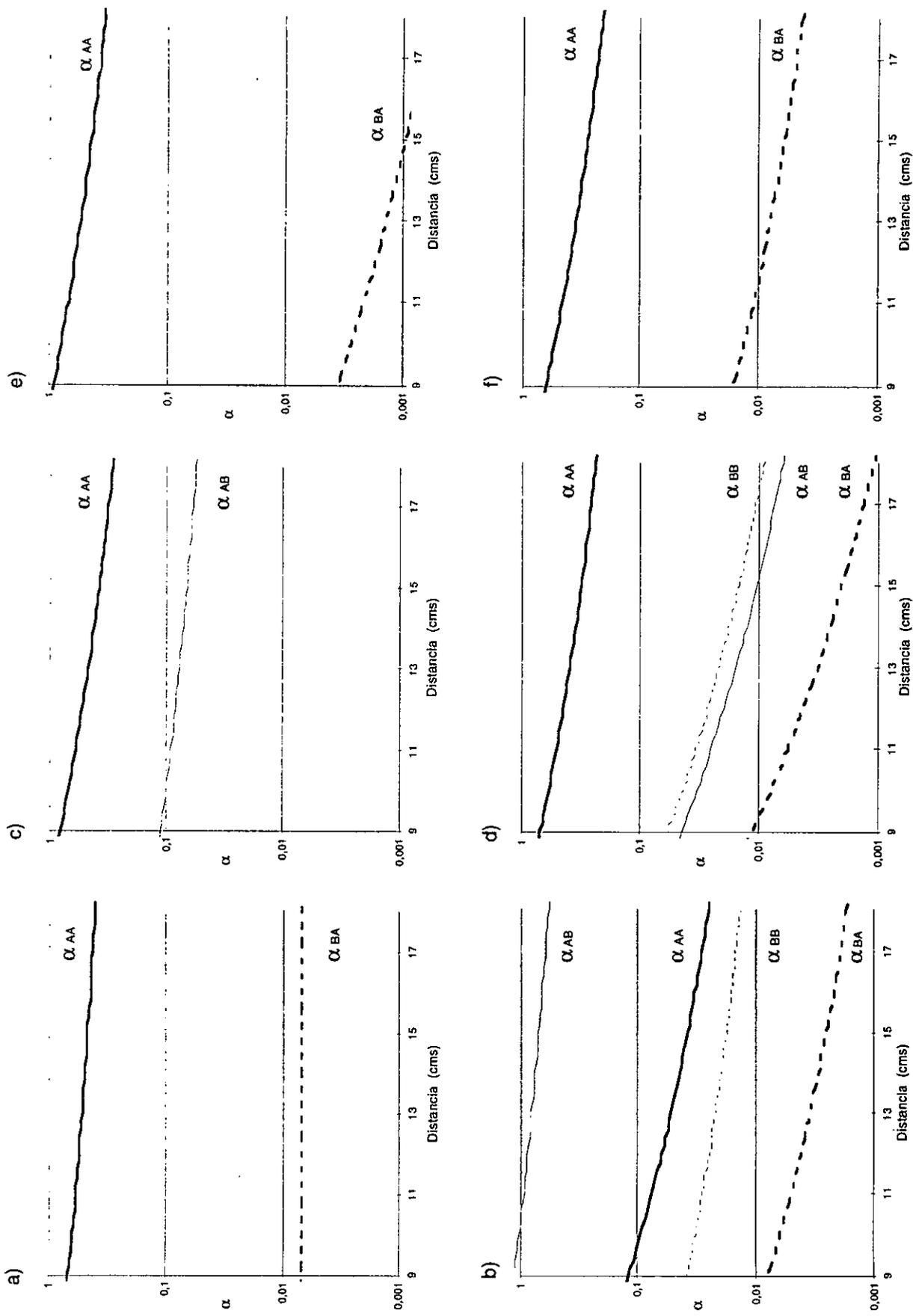


Fig. 4.10. Gráficas de las cuatro funciones  $\alpha = Ad^c$  en el intervalo de distancias de 9 a 18 cms, estimadas con el modelo de Vandermeer 1989 (versión de promedios). Para su comparación se presentan las curvas estimadas en cada uno de los diseños y repeticiones. Cuando alguna de las curvas no aparece en la gráfica se debe a que toma valores fuera del rango usado para la comparación. (a) Diseño #1 ; (b) Idem repetición 2 ; (c) Diseño #2; (d) Idem repetición 2; (e) Diseño #3; (f) Idem repetición 2.

esta cohorte (cuando se incrementó el valor de  $\alpha_{aa(d.)}$  en simulaciones post-ajuste) entonces se subestimó el crecimiento de la cohorte dominante A3. Evidentemente hay una rigidez en el término de vecindario del modelo que obliga a buscar un valor de  $\alpha_{aa(d.)}$  intermedio entre el que demanda la cohorte dominante y el que requiere la cohorte más suprimida de rábano. Esto sugiere que la interferencia es un fenómeno más asimétrico que lo que postula el modelo de Vandermeer.

#### Evaluación del Modelo de Vandermeer (1989) en su versión completa y estocástica.

El máximo de la función PPKS en la repetición 1 fué 0.30 (error estándar=0.0195,  $n=6$ ;  $CD=0.85$ ). El coeficiente de determinación ( $CD$ ) del ajuste de promedios fue 0.85. En la repetición 2 el PPKS fue 0.27 (error estándar=0.0191;  $CD=0.77$   $n=6$ ). El ajuste del modelo fué sensible a cambios en la varianza de la  $r$ 's de cada especie (denotaremos la varianza de  $r$  como  $S_r$ ). Cuando en la réplica uno substituímos la mejor estimación de estos parámetros ( $S_{rA}=0.0284$  y  $S_{rB}=0.0135$ ) por un valor más pequeño(0.005), el PPKS se redujo de 0.30 a 0.21.

El índice de vecindario de Vandermeer captura una parte importante de los atributos dinámicos de la comunidad no explicada por la función de Richards, pero hay otra parte que no es capturada por este modelo. El estudio gráfico y cualitativo de las distribuciones simuladas permite entender más claramente la calidad del ajuste obtenido.

En la figura (4.11) presentamos la dinámica de la distribución de pesos de los subgrupos del grupo A3 para familiarizar al lector con la representación de los datos elegida. En la figura (4.12) comparamos los cinco grupos. Resaltan de inmediato las diferencias en las trayectorias medias de los cinco grupos y el incremento de la varianza en todos ellos sobre todo durante la segunda mitad del experimento. Esta situación fué más intensa cuanto más suprimido el grupo de plantas. Este incremento no respondió tanto a una diferenciación cada vez mayor entre subgrupos sino a una creciente varianza dentro de cada subgrupo. Esto posiblemente significa que la dinámica de la mayoría de las plantas se vió mucho más afectada por su posición relativa en el gradiente de altura, que por los detalles de la configuración de su vecindario. Esta diferente posición en el gradiente vertical aun entre plantas de la misma cohorte dependió de diferencias intraespecíficas en la tasa de crecimiento, amplificadas por la interferencia.

También resaltan las diferencias entre las dinámicas de las tres cohortes de rábano. Nos centraremos en esta especie pues el comportamiento del rábano parece suficiente para identificar las principales bondades y limitaciones del modelo.

Los pesos transformados de la cohorte de rábano más suprimida A1 tuvieron en conjunto una trayectoria media mas baja y más curvada, y una varianza final mayor que en la cohorte dominante A3. El grupo A2 tuvo una trayectoria promedio

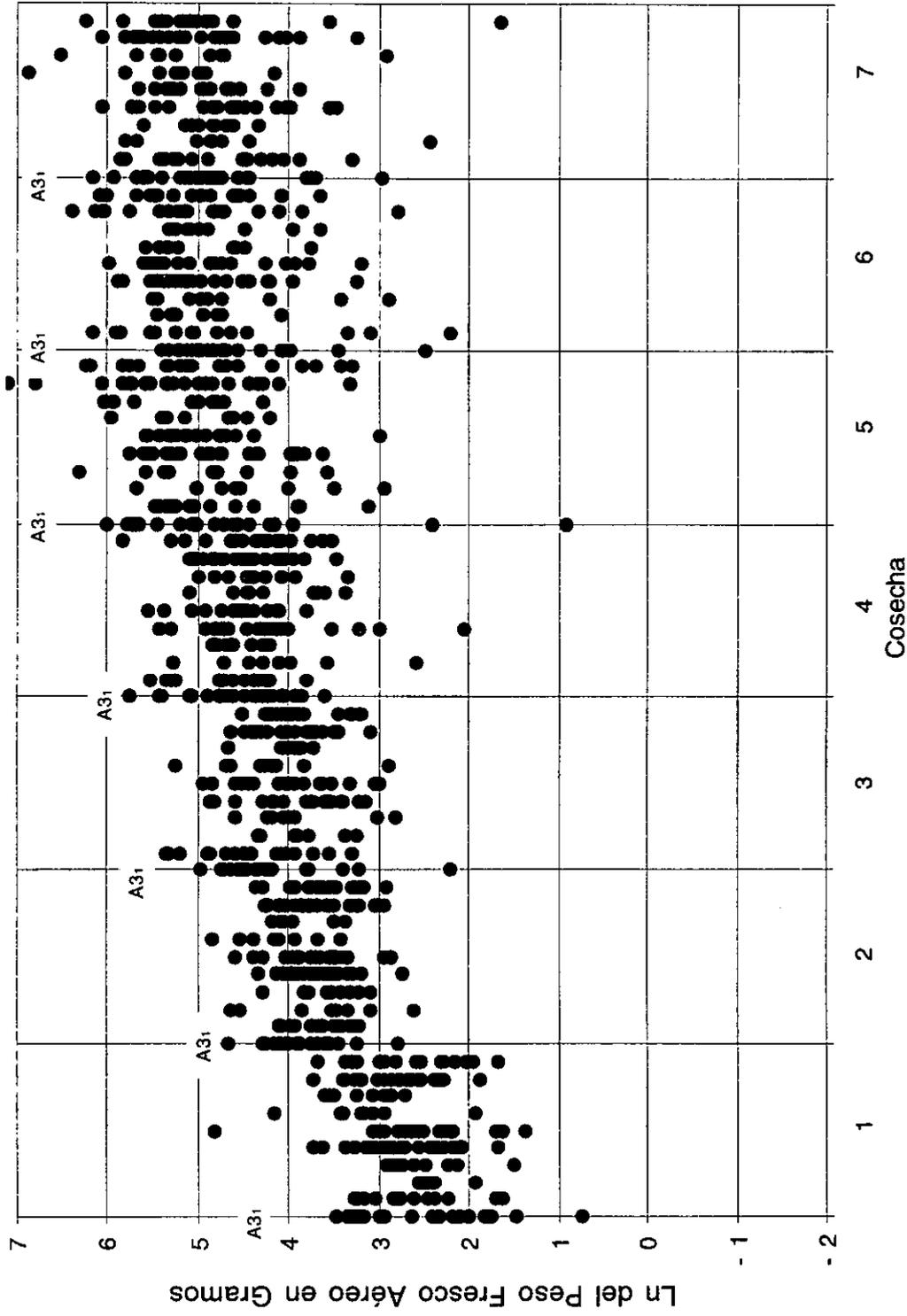


Fig. 4.11. Representación gráfica del peso de todas las plantas de rábano A3 con vecindario completo, cosechadas en siete estadios de crecimiento en la repetición 1 del experimento. El eje Y tiene escala logaritmo natural del peso fresco en gramos. En el eje X se señala el número secuencial de cosecha. Las líneas verticales separan una cosecha catorcenal de la siguiente. En cada cosecha el grupo A3 se divide en 10 subgrupos, que difieren en la configuración de su vecindario trihexagonal. Los pesos de plantas del mismo subgrupo y cosecha forman una banda vertical de puntos. El orden de los subgrupos corresponde al de su aparición en la comunidad moviéndose desde el surco 1 hacia el 60- y se mantiene a lo largo de las siete cosechas. Por ejemplo, obsérvese que el subgrupo A3<sub>1</sub> cae sistemáticamente sobre las líneas verticales en cosechas sucesivas.

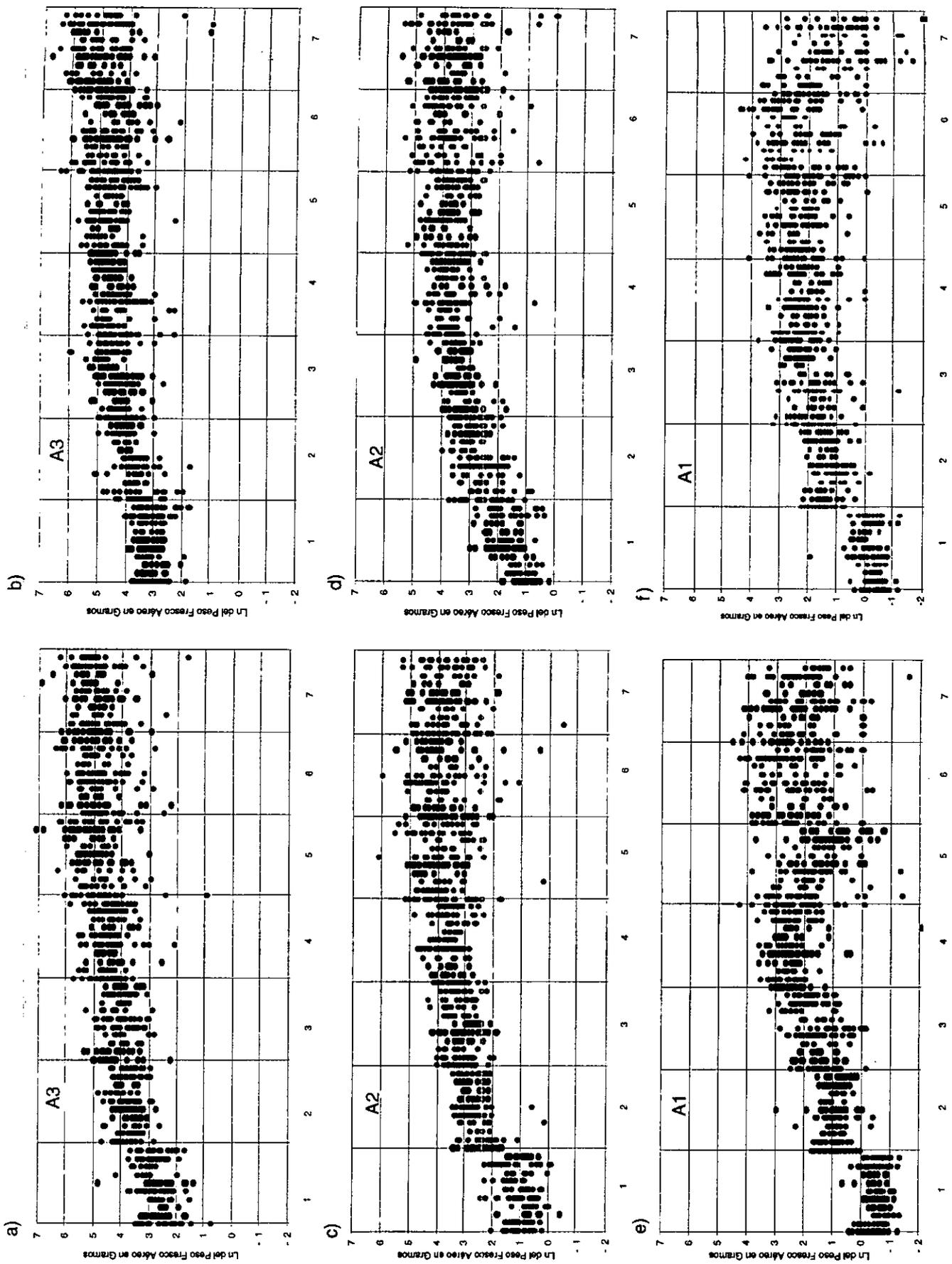


Fig. 4.12. Representación gráfica del peso de todas las plantas con vecindario completo, cosechadas en siete estadios de crecimiento. Ver explicación en la siguiente página.

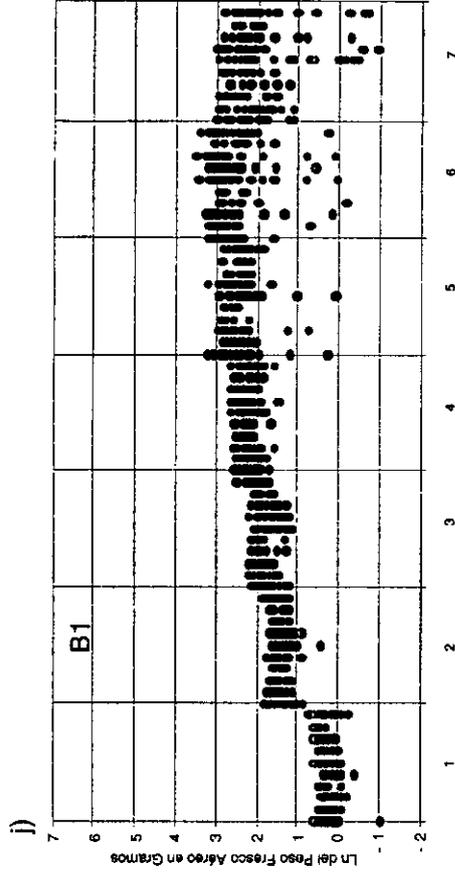
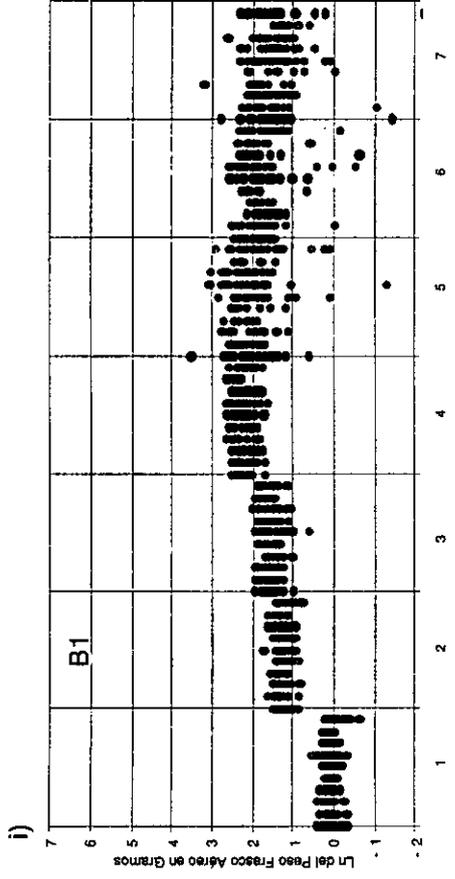
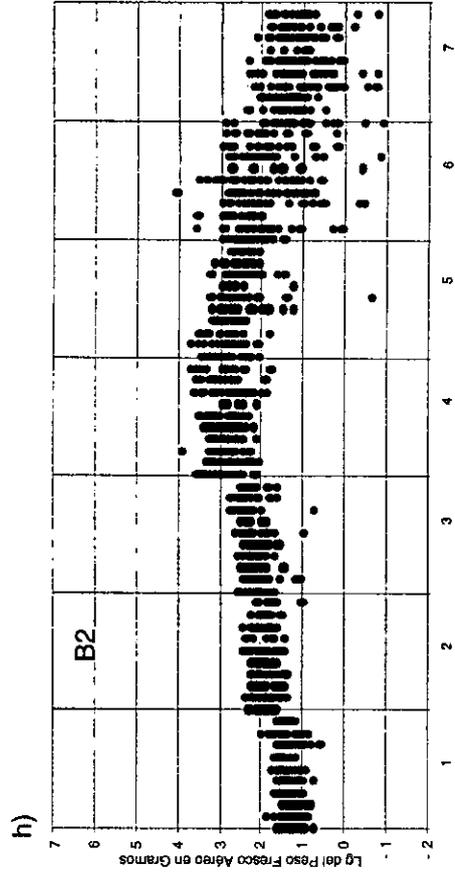
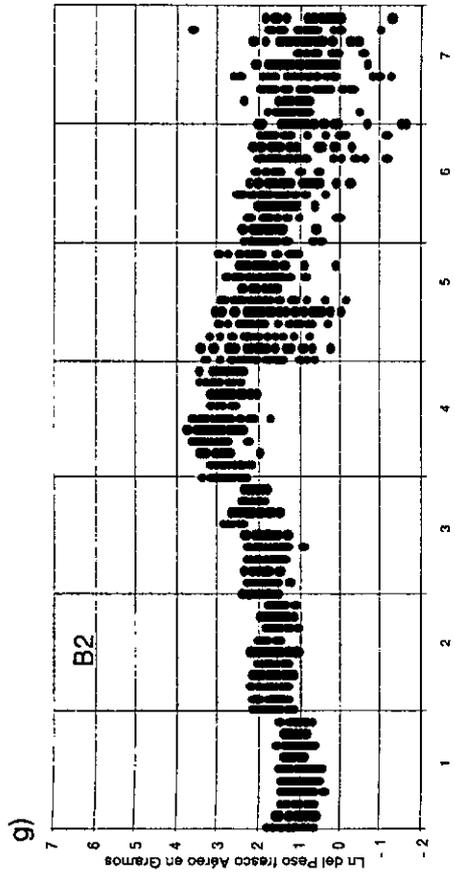


Fig. 4.12. Continuación. Representación gráfica del peso de todas las plantas con vecindario completo, cosechadas en siete estadios de crecimiento. (a) grupo A3; (b) Idem repetición 2; (c) grupo A2; (d) Idem repetición 2; (e) grupo A1; (f) Idem repetición 2; (g) grupo B2; (h) Idem repetición 2; (i) grupo B1; (j) Idem repetición 2.

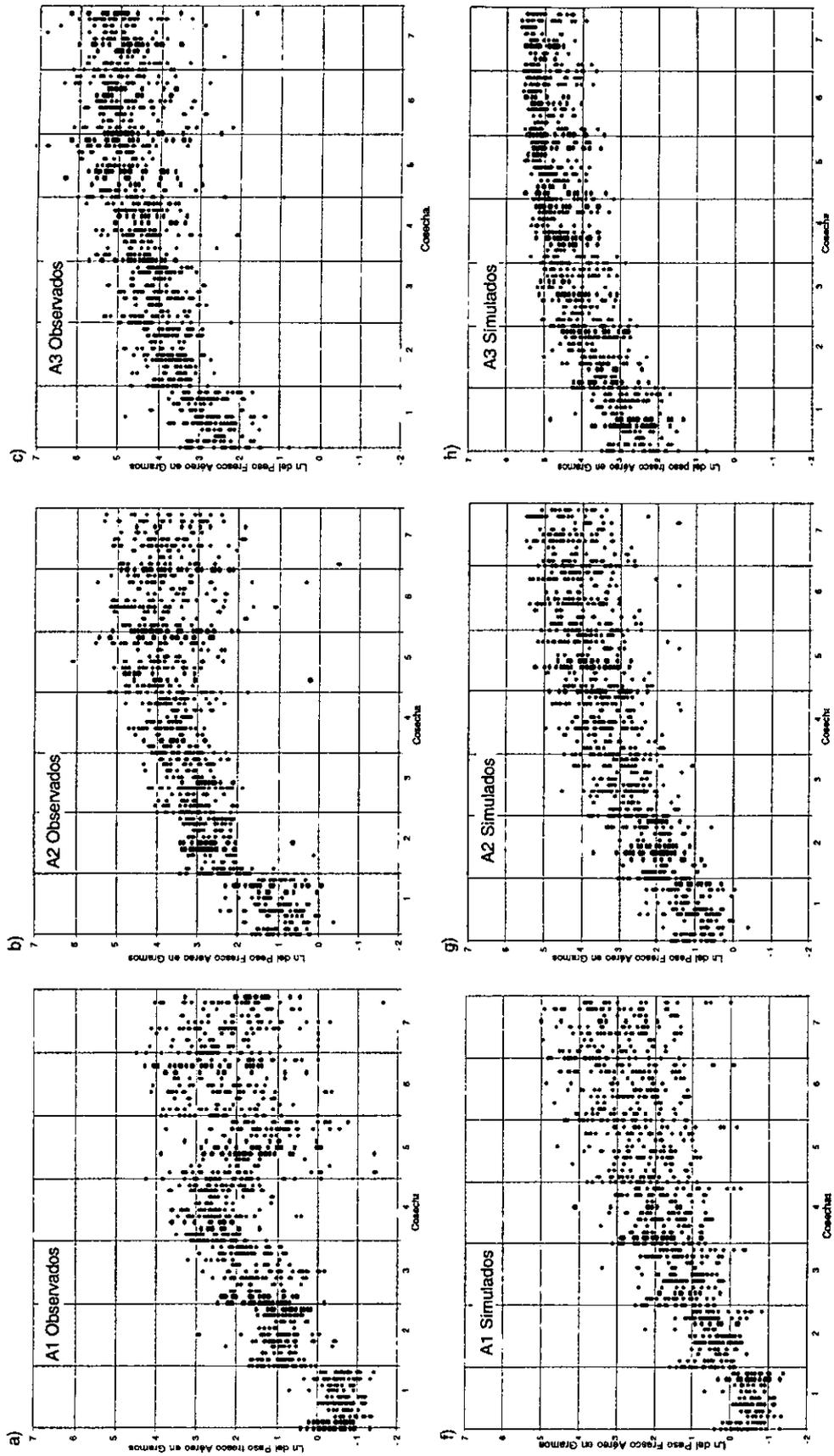


Fig. 4.13. Evaluación visual del mejor ajuste de la versión estocástica del modelo de Vandermeer 1989. Dinámica observada y simulada de las distribuciones de los pesos de cada uno de los subgrupos. Ver explicación en la página siguiente.

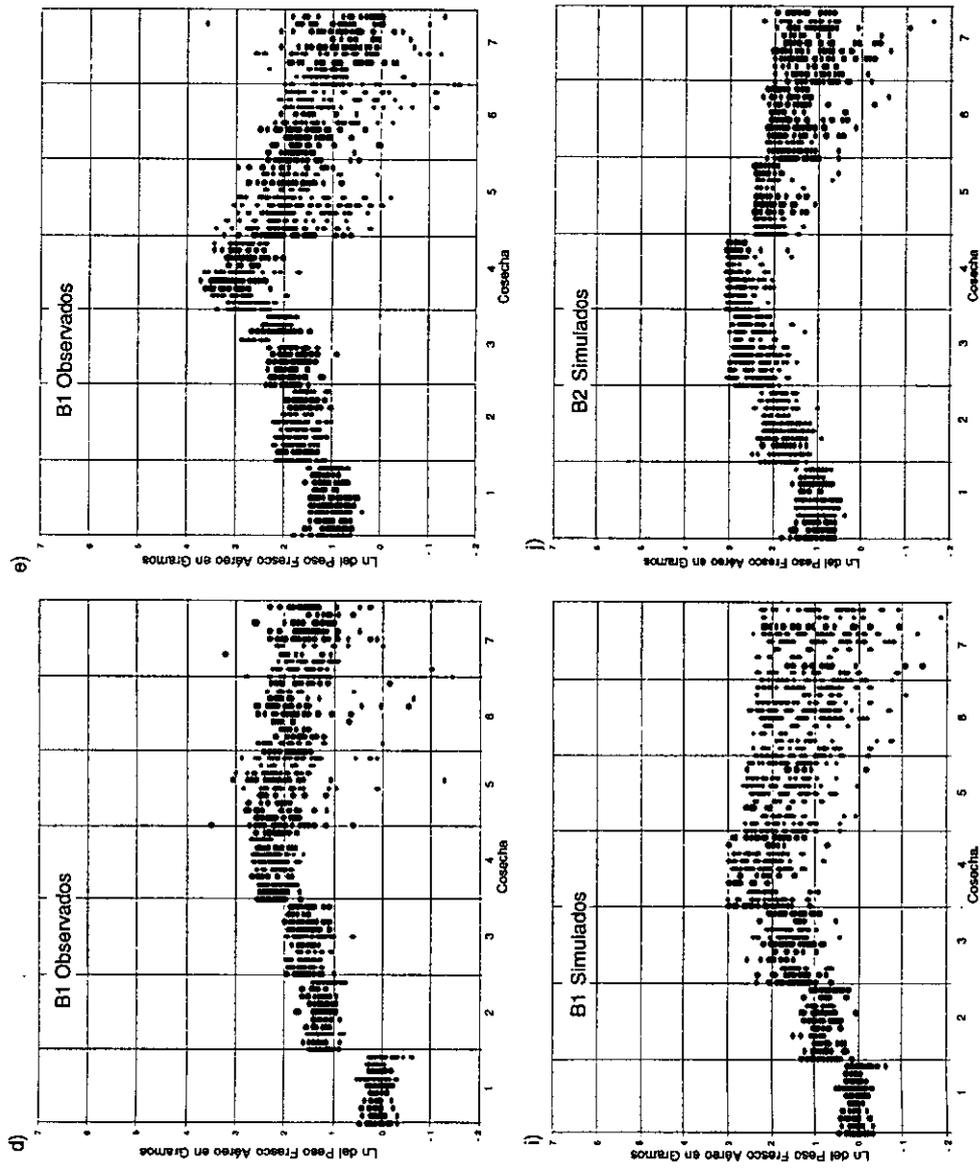


Fig. 4.13. Continuación. Evaluación visual del mejor ajuste de la versión estocástica del modelo de Vandermeer 1989. Dinámica observada y simulada de las distribuciones de los pesos de cada uno de los subgrupos. (Se detalla la forma de interpretar este tipo de gráficas en la figura 4.11). Las gráficas (a) hasta (e) presentan los valores observados de los subgrupos de A1, A2, A3, B1 y B2 respectivamente; las gráficas (f) a (j) los valores simulados correspondientes, (únicamente repetición uno).

intermedia, pero una dinámica de la varianza mas cercana a la del grupo A3 que a la de A1. En virtud de que la diferencia absoluta de edades fué la misma entre dos cohortes consecutivas, podemos decir que el efecto del retraso sobre la varianza de los logaritmos del peso no fué lineal. Esto apoya la idea de que la interferencia pudiera ser más asimétrica de lo que supone el modelo.

El modelo de Vandermeer reprodujo parcialmente estos rasgos cualitativos del sistema (figura 4.13): como en el caso real, las trayectorias medias decrecieron y la varianza aumentó cuanto más joven fué la cohorte de rábano. Esta predicción cualitativa resulta suficientemente buena. Las dinámicas simuladas mostraron sin embargo tres sesgos en el ajuste que vale la pena considerar:

1. Se sobreestimó la trayectoria media del grupo A1, y en menor medida la del grupo A2.
2. Se subestimó la curvatura de la trayectoria promedio de A1 y, más específicamente, la proporción de este grupo que experimentó una supresión muy intensa.
3. La varianza de los logaritmos del peso en el grupo A3 se redujo con el tiempo (las trayectorias tienden a converger), cuando en la realidad la varianza aumentó modestamente.

Los tres sesgos tienen en buena medida la misma causa: el modelo genera conflictos en el ajuste simultáneo de las tres cohortes y solo puede darles una solución parcial negociada. Ejemplifiquemos este conflicto: Un valor de  $\alpha_{aa}(d)$  mayor podría abatir la trayectoria media de A1, aumentar su curvatura y mantener su varianza. Esto además haría diverger las trayectorias de A3. Sin embargo, el incremento de  $\alpha_{aa}(d)$  necesario para lograr lo anterior abatiría tanto la trayectoria media de este último grupo que el efecto sobre el ajuste sería contraproducente. La salida parcial que puede ofrecer el modelo es una solución negociada, en la que se llega a un valor de  $\alpha_{aa}(d)$  intermedio entre los que requiere cada cohorte.

El ajuste podría ser menos artificial si se considera que la asimetría de la interferencia es mayor que la que captura el modelo. Al modificar el modelo en esta dirección la cohorte A1 podría ser más suprimida y la varianza de la cohorte A3 aumentada sin necesidad de incrementar en exceso el valor de  $\alpha_{aa}(d)$ .

No todos los sesgos observados en el modelo se resuelven con más asimetría de las interacciones. Queremos resaltar el problema de la curvatura de la trayectoria media del grupo A1, pues parece sugerir que en los grupos suprimidos puede haber un giro en la manera en la que responden a la interferencia de sus vecinos y, en consecuencia, un cambio en el valor de parámetros de competencia considerados fijos en el modelo. Esta posibilidad podría ser modelada y explorada en estudios futuros.

En los primeros 90 días las plantas A1 vivieron un corto período de facilitación seguido de una creciente interferencia a la que respondieron inicialmente con

etiología y cambio en la asignación de recursos cuya consecuencia fué reducir su desventaja y aumentar sus posibilidades de capturar la RFA, con mayor suerte unas que otras según las particularidades de su vecindario y según su habilidad intrínseca para buscar los recursos escasos. Todas las plantas experimentaron crecimiento neto en esta etapa y la varianza de los logaritmos fué bastante homogénea.

Después de los 90 días, cuando el cierre del dosel redujo drásticamente la RFA a todas las plantas A1, éstas se diferenciaron por su capacidad para tolerar la escasez del recurso. Mientras que algunas plantas se debilitaron, perdieron peso e incluso se marchitaron parcialmente, otras se mantuvieron sin crecer pero sin perder peso. Las gráficas sugieren que los individuos de A1 se diferenciaron más en su capacidad para tolerar condiciones críticas en la segunda etapa que por su habilidad para escapar a estas condiciones en la primera. Esto es congruente con la idea de que la habilidad competitiva de una planta depende tanto de su capacidad de capturar recursos como de tolerar la escasez ocasionada por sus vecinos (Golberg, 1990); también sugiere que estas capacidades de efecto y de respuesta varían intrínsecamente dentro de una misma población de plantas. No podemos documentar las razones de esta distinta capacidad de tolerancia, pero puede ser una combinación de atributos congénitos y del vigor con el que llegó cada individuo a la segunda etapa.

Una situación similar pudo ocurrir en el caso de los frijoles, los otros dos grupos fuertemente suprimidos. En este caso la varianza de los logaritmos se mantuvo muy homogénea en la primera etapa, y después creció considerablemente cuando las plantas expresaron su distinta capacidad para no perder excesivamente peso y/o resistir la infección del hongo *Sclerotinia sclerotiorum* durante la etapa de hacinamiento.

Para concluir este capítulo diremos que en estudios previos constatamos las cualidades heurísticas del modelo de Vandermeer para comprender los rasgos generales de la competencia entre plantas y que en diversas simulaciones hemos apreciado su capacidad para reproducir cualitativamente muchos de los fenómenos de la dinámica de la biomasa que ocurren en una comunidad de plantas y que han sido documentados ampliamente por los ecólogos vegetales (p.ej.coexistencia, exclusión, autoaclareo, distribución estadística de tamaños, y autoorganización de patrones espaciales de jerarquización). En este estudio nos ha interesado evaluar las premisas y la capacidad predictiva del modelo al nivel de precisión que consideramos necesaria para poder usarlo como herramienta de cómputo de rendimientos para el diseño de policultivos. Los resultados de la evaluación muestran que esta capacidad es satisfactoria y también que vale la pena explorar si puede ser mejorada sin abandonar la estrategia de modelación de sistemas diferenciales autónomos en la biomasa. En el siguiente capítulo desarrollamos y evaluamos dos grupos de modelos alternativos que relajan uno o varios supuestos del índice de vecindario de Vandermeer.

### Comparación del Modelo de Vandermeer (1989) con otros Afines

Cerramos esta etapa de la evaluación del modelo de Vandermeer (1989) estudiando si, al incorporar explícitamente la competencia asimétrica y/o al relajar otros supuestos de linealidad, mejora significativamente el modelo de crecimiento de policultivos. Nos limitamos a esto considerando los datos experimentales que tenemos para explorar nuevas propuestas y por la conveniencia de construir con parsimonia de mecanismos, variables y parámetros una mejor opción hipotética.

Empezaremos por analizar con mayor profundidad que en el capítulo 1 de qué manera se incorpora la asimetría de la interferencia en el modelo de Vandermeer (1989) y cuáles son sus limitaciones en este sentido. Estudiaremos después un grupo de modelos alternativos que hemos desarrollado, y que pertenecen a la misma familia de ecuaciones diferenciales autónomas en la biomasa, basadas en la función de Richards. Utilizando VCROPS compararemos el ajuste cuantitativo y cualitativo de estos modelos con el de Vandermeer (1989) y finalmente discutiremos de manera general las bondades y límites del conjunto de modelos estudiados.

#### Crecimiento asimétrico e interferencia asimétrica en el modelo de Vandermeer

Empecemos por reconsiderar el modelo de crecimiento de Richards reparametrizado por Vandermeer.

$$(1/A) (dA/dt) = r_A (1 - (A/K_A)^b)$$

Cuando el parámetro  $b=1$ , el crecimiento de la planta A sin vecinos es logístico. El crecimiento describe una curva sigmoide que es simétrica respecto de su punto de inflexión, y la tasa relativa de crecimiento del individuo es una función lineal decreciente de su peso A (figura 5.1) La primera derivada de la función es negativa y la segunda es cero. Podemos decir que la planta tiene un efecto negativo sobre su propia TRC que es proporcional a su biomasa.

Cuando  $b > 1$ , el punto de inflexión se desplaza hacia un valor más alto de A, pues se requiere mayor crecimiento para reducir en la misma medida la TRC. Esta tasa es ahora una función no lineal de la biomasa con segunda derivada negativa (i.e. un mismo incremento de biomasa reduce menos la TRC cuando la planta es pequeña que cuando es grande; figura 5.1). La curva de crecimiento es ahora asimétrica respecto de su punto de inflexión.

Cuando  $b < 1$ , todo lo dicho en el párrafo anterior se invierte. Un mismo incremento de biomasa reduce mas la TRC cuando la planta es pequeña que cuando es grande (figura 5.1). La curva de crecimiento es también asimétrica respecto de su punto de inflexión.

Consideremos ahora el caso de dos plantas de la misma especie que crecen compitiendo por recursos. Recordemos antes algunos elementos sobre la teoría de la competencia asimétrica (Thomas y Weiner, 1989). Esta supone que si una de las plantas tiene más biomasa que la segunda, la más grande ejercerá una interferencia sobre la otra más que proporcional a su biomasa y la pequeña una interferencia menos que proporcional. Este tipo de fenómeno es de esperarse en la mayoría de los casos en que las plantas compiten fundamentalmente por la RFA y la planta con más biomasa cubre parcial o totalmente a la otra. La competencia asimétrica también puede ocurrir a nivel edáfico (p. ej cuando la planta más grande crea una red de raíces tan densa que impide a la otra explorar capas más profundas del suelo) pero es menos frecuente. La competencia simétrica relativa (Thomas y Weiner, 1989) ocurre cuando las plantas no se interfieren fuertemente en la captura de luz (p.ej Mack y Harper, 1977), y la capacidad de absorción de agua y nutrientes es proporcional a la biomasa total de la planta.

Recordemos que Vandermeer (1989) supone (para modelar) que, al crecer un individuo, su biomasa y la del vecino ejercen un efecto de control que es biológicamente equivalente y que puede ser igualado cuantitativamente mediante una constante de proporcionalidad  $\alpha$ . En consecuencia, Vandermeer incorpora el índice de vecindario al término de realimentación de la función de Richards. Sus argumentos han sido expuestos en el capítulo uno.

Consideremos con este modelo el caso de dos plantas que se interfieren y en el que  $b=1$ . Como se aprecia en la (figura 5.2) , el efecto de un cambio en la biomasa de la planta  $A_j$  sobre la TRC de la planta  $A_i$  será el mismo, independientemente de la biomasa de esta última. En otras palabras, el vecino ejerce el mismo efecto (proporcional a su biomasa) sobre la TRC de la planta blanco independientemente de que sea más grande o más pequeño que ésta. Por ello las rectas generadas por cambios en el peso de la planta  $A_j$  son paralelas. Obviamente este caso particular del modelo supone que la interferencia es simétrica relativa. Ahora bien, no hay razón para que plantas cuyo crecimiento sin vecinos es logístico no puedan experimentar por ello competencia asimétrica si difieren en su peso inicial, en su  $r$  ó en su  $K$ .

Cuando  $b < 1$ , las curvas generadas por cambios en  $A_j$  ya no son paralelas y el vecino  $A_j$  ejerce un efecto sobre la TRC de la planta  $A_i$  menos que proporcional a su biomasa, patrón que se acentúa cuanto más pequeña es la planta blanco  $A_i$  (figura 5.2). Esto es poco factible biológicamente, y contradice la lógica de la competencia asimétrica. ( En nuestro estudio, la  $b$  del rábano fué 0.30; esto pudo ser un freno a la divergencia de las curvas  $A_1$  y  $A_3$ .)

Cuando  $b > 1$  el modelo de Vandermeer contradice nuevamente los principios de la competencia asimétrica, pues la consecuencia es que un mismo incremento en la

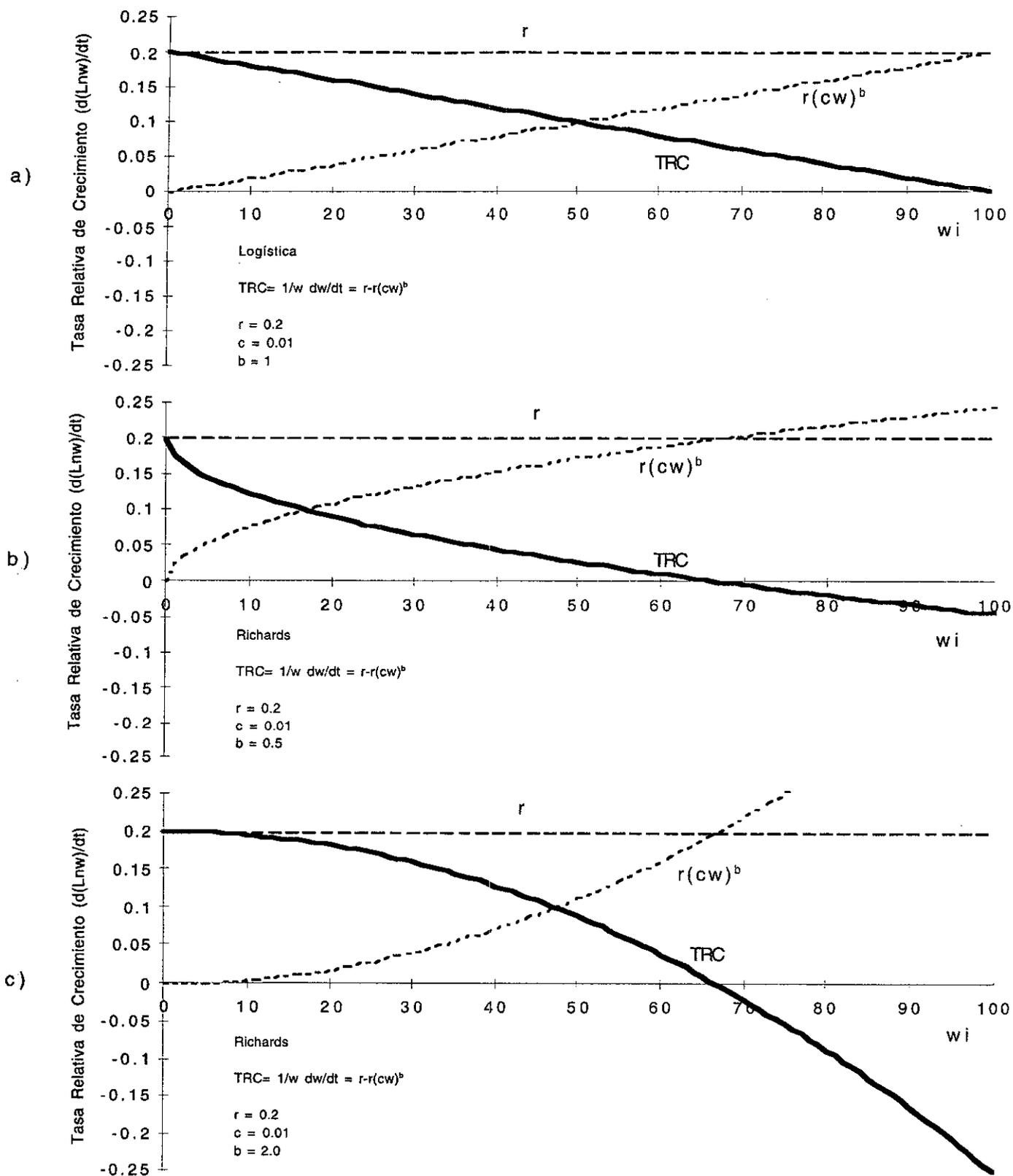


Fig. 5.1. Relación entre la TRC de la planta y su peso ( $w$ ) en el modelo de Richards. (a)  $b=1$ ; (b)  $b < 1$ ; (c)  $b > 1$ .

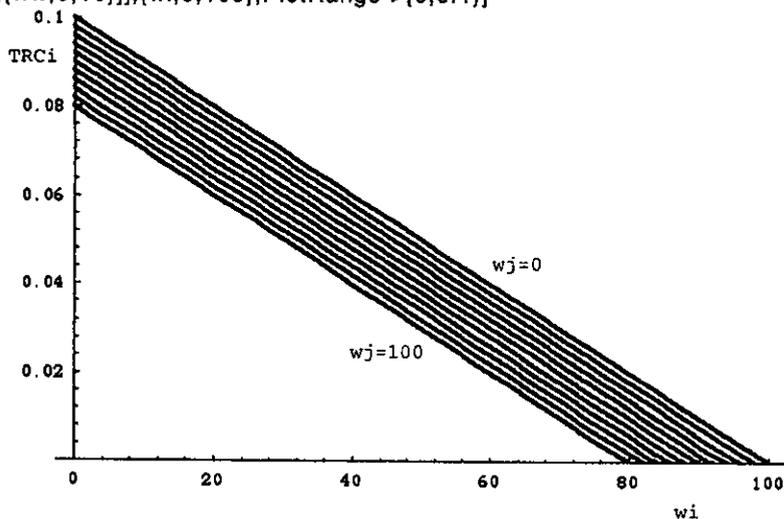
**Fig. 5.2. Efecto de la Biomasa propia ( $w_i$ ) y ajena ( $w_j$ ) sobre la TRC de la planta i.  
Modelo de Vandermeer 1989**

**Caso 1: b de Richards = 1**

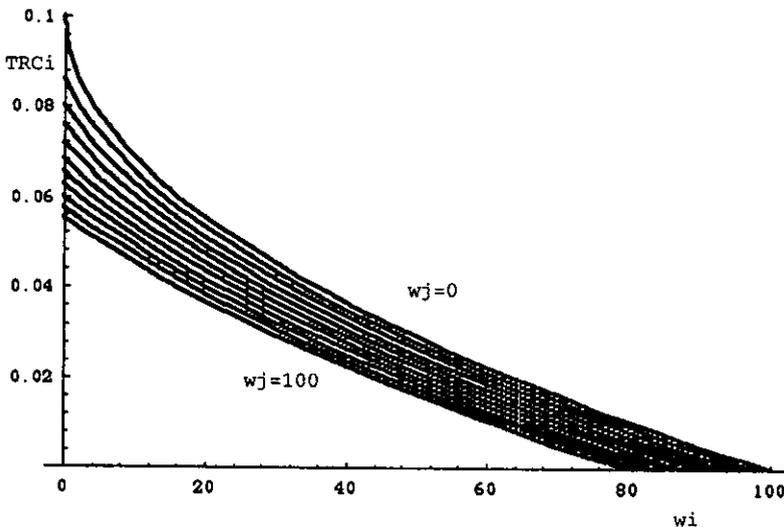
Programa escrito en Mathematica™

$r=0.1; K=100; b=1; \text{alfa}=0.2; w_j=10 \cdot w_i; f=r \cdot (1 - ((w_i + \text{alfa} \cdot w_j)/K)^b);$

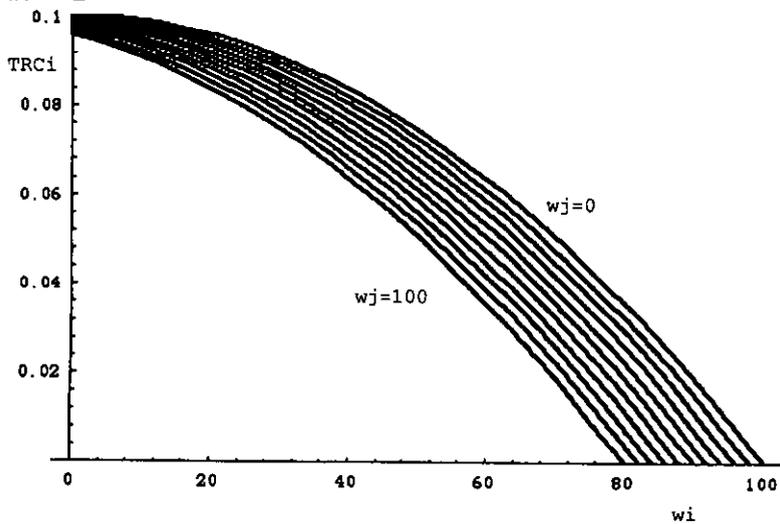
$\text{Plot}[\text{Release}[\text{Table}[f, \{w_i, 0, 100\}], \{w_j, 0, 100\}], \{w_i, 0, 100\}, \text{PlotRange} \rightarrow \{0, 0.1\}]$



**Caso 2: b de Richards = 0.5**



**Caso 3: b de Richards = 2**



biomasa del vecino Aj afecta más a la TRC de una planta blanco grande que a la de una pequeña (figura 5.2).

Vandermeer por supuesto no ignora la posibilidad de la competencia asimétrica, pero en su modelo explícitamente supone que sus efectos no son significativos. El problema es que la forma en que está escrito el modelo permite que la  $b$  de Richards pueda emular procesos de competencia asimétrica cuando no la hay, negarla cuando existe, ó proponer formas de ésta que no corresponden a la realidad. Sólo por una feliz pero improbable coincidencia el parámetro  $b$  puede capturar a la vez la magnitud y sentido de la asimetría en las curvas de crecimiento de dos individuos y de la asimetría de la competencia entre ellos. Los argumentos aquí expuestos pueden hacerse extensivos al caso de más de dos individuos y cobran mayor peso en el caso de plantas de dos especies.

En realidad, cuando ambas formas de asimetría son importantes en el sistema, es preferible separarlas en el modelo, aún a costa de mayor número de parámetros. El desafío es hacerlo de la manera mas sencilla posible. A continuación evaluamos dos formas de hacerlo.

#### El Modelo Dinámico de Aikman (1992) para Unicultivos, y su Extensión al Caso de Dos Especies.

En 1980 Aikman y Watkinson formularon un modelo dinámico del crecimiento de unicultivos con competencia asimétrica. El modelo de simulación es estocástico y describe el crecimiento de cada individuo de la población pero no considera explícitamente el vecindario de cada uno de ellos, sino hace abstracciones que resultan aceptables para una comunidad monoespecífica y coetánea con arreglo regular. Las simulaciones con este modelo reprodujeron cualitativamente algunos comportamientos generales observados en comunidades monoespecíficas y fué ajustado satisfactoriamente a datos experimentales de una plantación de *Pinus taeda* (Harms 1981). Para conocer los detalles del modelo, véase Aikman y Watkinson (1980) y Aikman (1992).

Benjamin (1988) realizó un experimento agronómico que combinó hasta tres cohortes de plantas de la misma especie de hortaliza a distintas densidades. Este autor formuló un modelo alternativo y obtuvo un mejor ajuste que con el modelo de Aikman y Watkinson. Para conocer los detalles del modelo ver Benjamin y Shutherland (1992) y Aikman (1992).

En 1992 Aikman revisó los modelos de Aikman y Watkinson (1980) y Benjamin (1988), y argumentó que la manera en que se define en ambos la posición jerárquica del individuo dentro de la población (i.e. comparándolo contra el individuo promedio de toda la comunidad) sesga el cálculo del efecto asimétrico de la interferencia y sobreestima el crecimiento de los individuos dominantes.

Aikman (1992) decidió reformular sus planteamientos de 1980 y utilizó la base de datos facilitada por Benjamin para explorar una serie de modelos alternativos de crecimiento de unicultivos a escala del individuo y con vecindario explícito. Eligió como modelo del crecimiento sin vecinos (de entre varias ecuaciones autónomas en la biomasa estudiadas) la ecuación diferencial de Richards en su forma generalizada. Incorporó el efecto competitivo del vecindario como una función  $F$  que afecta a la ecuación de Richards y que decrece geoméricamente conforme el índice de vecindario  $X$  es mayor. Este índice  $X$  lo escribió en dos versiones: sin competencia asimétrica para el caso de plantaciones coetáneas, y con competencia asimétrica para el caso de comunidades monoespecíficas con varias cohortes. Exploró distintas formas funcionales de  $F$  geoméricamente decrecientes, así como el efecto de multiplicar por  $F$  sólo el término positivo  $r$  de la ecuación de Richards o multiplicar la ecuación completa.

Partiremos del modelo de Aikman (1992) que resultó el mejor para unicultivos con plantas de diferente edad, y lo extenderemos a continuación al caso de dos especies. Presentamos primero el modelo de Aikman y después su extensión al policultivo. Hemos modificado un poco la nomenclatura del modelo original para facilitar la comparación con el de Vandermeer (1989). El modelo puede escribirse así:

el crecimiento de la planta sin vecinos es:

$$(1/A) (dA/dt) = r - [r(aA^b)]$$

donde

$r$  es la tasa intrínseca de crecimiento;

$a$  y  $b$  son constantes por estimar.

La función que expresa el efecto del índice de vecindario sobre la planta blanco  $i$  es:

$$F_i = (1 + X_i)^{-\phi_1}$$

El índice de vecindario  $X_i$  sin competencia asimétrica es:

$$X_i = \sum_{j \neq i} (A_j (\phi_2/d_{ij}^3))$$

y con competencia asimétrica:

$$X_i = \sum_{j \neq i} (A_j (\phi_2/d_{ij}^3) (2A_j \phi_3 / (A_j \phi_3 + A_i \phi_3)))$$

El término  $(2A_j \phi_3 / (A_j \phi_3 + A_i \phi_3))$  es una función sigmoide en  $A_j$  que toma valores entre cero y dos. Cuando los dos individuos tienen el mismo peso su valor es uno, y por lo tanto no tiene efecto sobre el término de competencia simétrica relativa  $A_j (\phi_2/d_{ij}^3)$ .

Si se compara este modelo con el correspondiente de Vandermeer se aprecia que sus diferencias se dan en tres niveles: en la función de crecimiento sin vecinos, en el índice de vecindario y en el efecto de éste. Más específicamente:

a) Si el exponente  $b$  toma el mismo valor en ambos modelos, entonces el parámetro  $a$  de Aikman equivale matemáticamente al inverso de la  $K$  de Vandermeer. La debilidad de ésta formulación de Aikman es que hay varias combinaciones de  $a$  y  $b$  que generan ajustes muy similares. Por el contrario, el parámetro  $K$  de Vandermeer impone una restricción biológica al ajuste y da un significado claro a la  $b$ , en el caso de la planta sin vecinos.

b) El término  $(\phi_2/d_{ij}^3)$  del índice de vecindario equivale al caso particular de la función  $a_{..} = P_{..} d^{-c}$  de Vandermeer en el que  $P = \phi_2$  y  $c = 3$ . En algún momento Aikman relajó el supuesto alométrico de este término, estimó el exponente de la distancia para los datos de Benjamin, y encontró que no se alejó significativamente de 3.0, por lo cual lo sostuvo como una constante en su modelo). En Aikman (1992), el término  $(\phi_2/d_{ij}^3)$  se multiplica por el nuevo término  $(2A_j\phi_3/(A_j\phi_3 + A_i\phi_3))$  para ponderar de manera asimétrica a los vecinos de la planta.

c) Aikman no hace supuestos teóricos sobre el efecto del índice de vecindario. Considera que no hay una ecuación teórica simple que dé cuenta de este efecto y por lo tanto la opción más sencilla es proponer una relación empírica no lineal entre la magnitud del índice de vecindario y la reducción de la TRC de la planta. El modelo de Vandermeer establece también una relación parecida (aunque menos flexible) con el argumento teórico de la equivalencia de tejidos competitivos.

En la figura (5.3) graficamos familias de curvas de las diferentes funciones que constituyen a la función compuesta  $F$ , evaluadas con distintos valores de sus parámetros. Esto tiene el propósito de facilitar la comprensión del modelo.

Para extender el modelo al caso del policultivo hicimos los siguientes cambios:

1. El modelo de Aikman (1992) para un monocultivo de  $n$  individuos tiene la forma general

$$(1/A_1) (dA_1/dt) = F_{1AA} r_A (1 - a_A A^{b_A})$$

.

$$(1/A_n) (dA_n/dt) = F_{nAA} r_A (1 - a_A A^{b_A})$$

El policultivo de  $n+m$  individuos de dos especies se escribe ahora así:

$$(1/A_1) (dA_1/dt) = F_{1AA} F_{1AB} r_A (1 - a_A A^{b_A})$$

.

**Fig. 5.3. Análisis Gráfico de los componentes de la Función F del Modelo de Monocultivos con Cohortes (Aikman 1992), extendido al caso de Policultivos.**

Consideremos, por simplicidad, un sistema de dos plantas. Sean  $w_i$  la planta blanco y  $w_j$  su único vecino. Estudiamos el comportamiento de las funciones que constituyen la función F cuando a  $w_j$  toma valores entre 0 y 50, y  $w_i$  permanece constante e igual a 10.

Para cada componente de la función presentamos familias de curvas generadas por cambios en el valor de sus parámetros. La distancia entre plantas es fija. Obviamos la gráfica de la función geoméricamente decreciente  $\phi_2/d^3_{ij}$ .

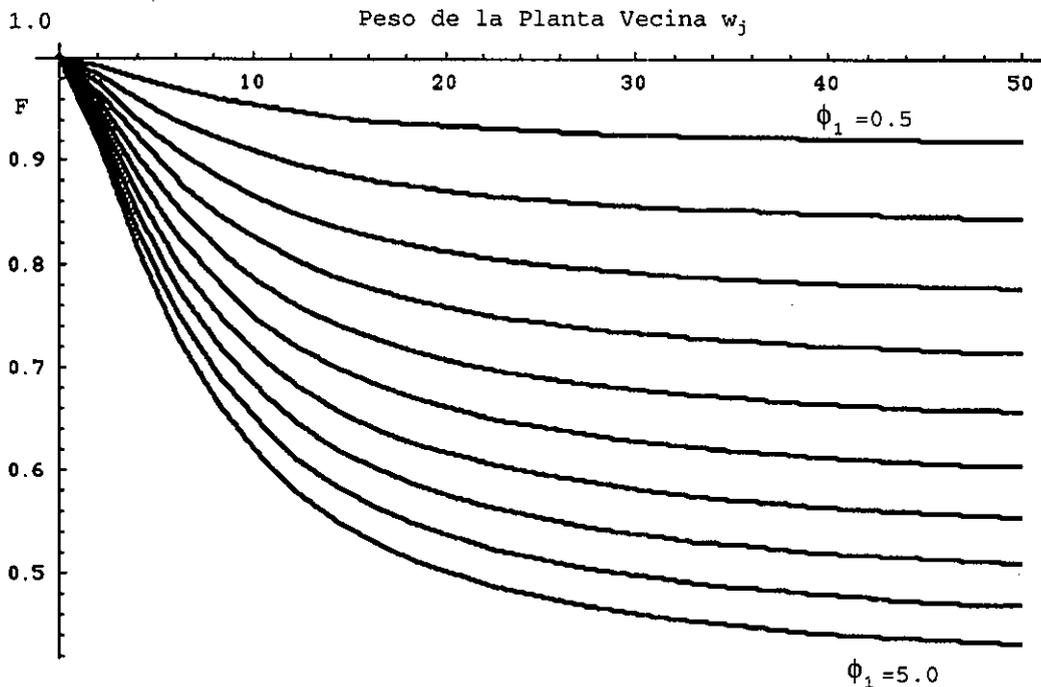
La Función  $F = (1+X)^{-\phi_2}$

toma valores entre uno y cero. Al aumentar  $w_j$ , y en consecuencia el valor de X, la función decrece con segunda derivada positiva. Al aumentar  $\phi_1$ , el valor de la función se hace menor y su primera derivada mas negativa.

Programa de la familia de curvas en Mathematica™:

```
wi=10;
φ1=pp1*0.5;
φ2=0.1;
φ3=1.5;
φ4=1;
```

```
Plot[Release[Table[1/(1+( φ2*2*(wi^φ3))/( (wi^φ3 ) + (φ4*(wi^φ1)))) ^ φ1,{pp1,1,10}]]
,{wj,0.000001,50}]
```



-Graphics-

Fig. 5.3. Continua. El parámetro  $\phi_2$

Este parámetro es la constante de proporcionalidad (para una distancia dada) que pondera la biomasa del vecino  $w_j$ .

Programa de la familia de curvas en Mathematica™ :

$w_j=10$ ;

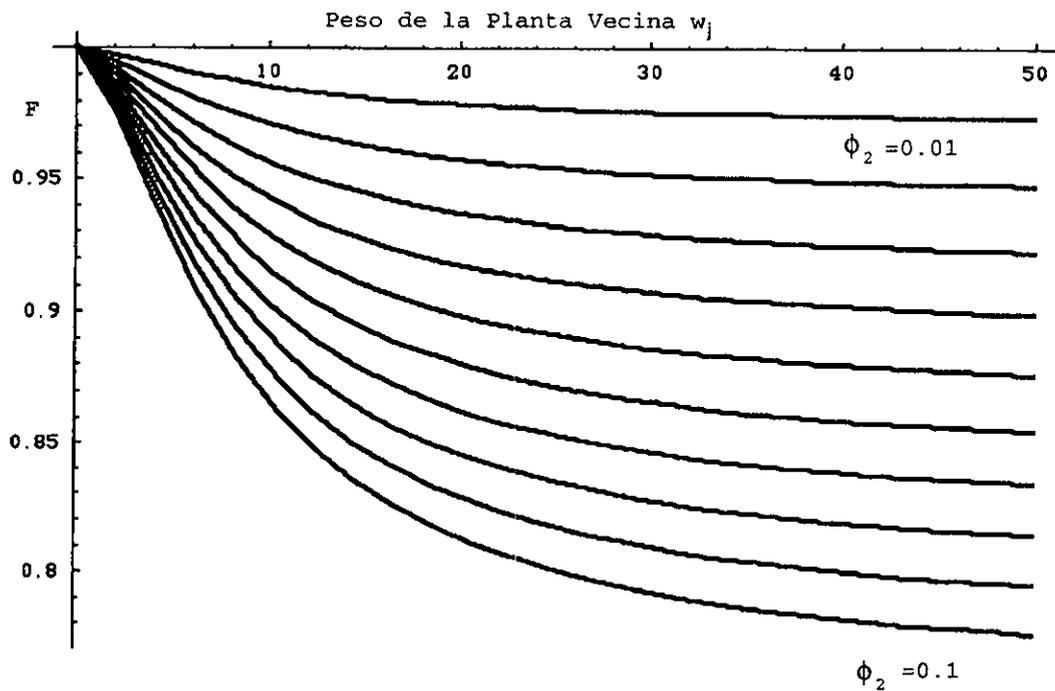
$\phi_1=1.5$ ;

$\phi_2=0.01*pp2$ ;

$\phi_3=1.5$ ;

$\phi_4=1$ ;

`Plot[Release[Table[1/(1+( $\phi_2*2*(w_j^{\phi_3})$ )/( $w_j^{\phi_3} + (\phi_4*(w_j^{\phi_3}))$ )) ^ $\phi_1$ ,{pp2,1,10}]]  
,{w_j,0.000001,50}]`



**Fig. 5.3. Continua. El Componente de Asimetría :  $(2 \cdot (w_j^{\phi_3})) / ((w_j^{\phi_3}) + (w_i^{\phi_3}))$**

Esta función pondera asimétricamente al vecino. Toma valores entre dos y cero. Se multiplica por 2 para que toda la expresión valga uno cuando  $w_j = w_i$ .

Sea el peso de la planta blanco  $w_i = 10$  gramos. Cuando  $w_j > w_i$ , la función de asimetría es mayor que uno, es creciente y su segunda derivada respecto de  $w_j$  es negativa. Cuando  $w_j < w_i$ , la función de asimetría es menor que uno, y su segunda derivada respecto de  $w_j$  es positiva o negativa para  $\phi_3$  distintas.

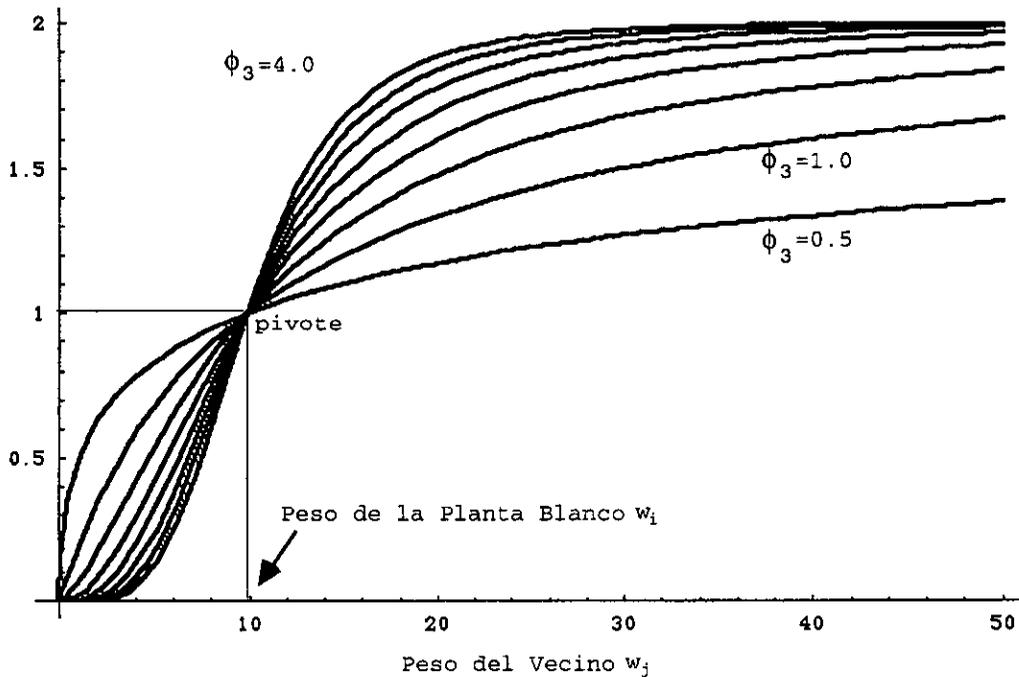
Salvo en los extremos de  $w_j$ , cuanto mayor el valor de  $\phi_3$ , más sensible es el sistema a una desigualdad de peso entre  $w_i$  y  $w_j$ .

Programa de la familia de curvas en Mathematica™ :

$w_i = 10;$

$\phi_3 = pp3 * 0.5;$

`Plot[Release[Table[{2*(wj^phi3)/((wj^phi3) + (wi^phi3)),{pp3,1,8}]] ,{wj,0.000001,50}`



-Graphics-

**Fig. 5.3. Continuación. El parámetro  $\phi_4$  para el caso del Policultivo**

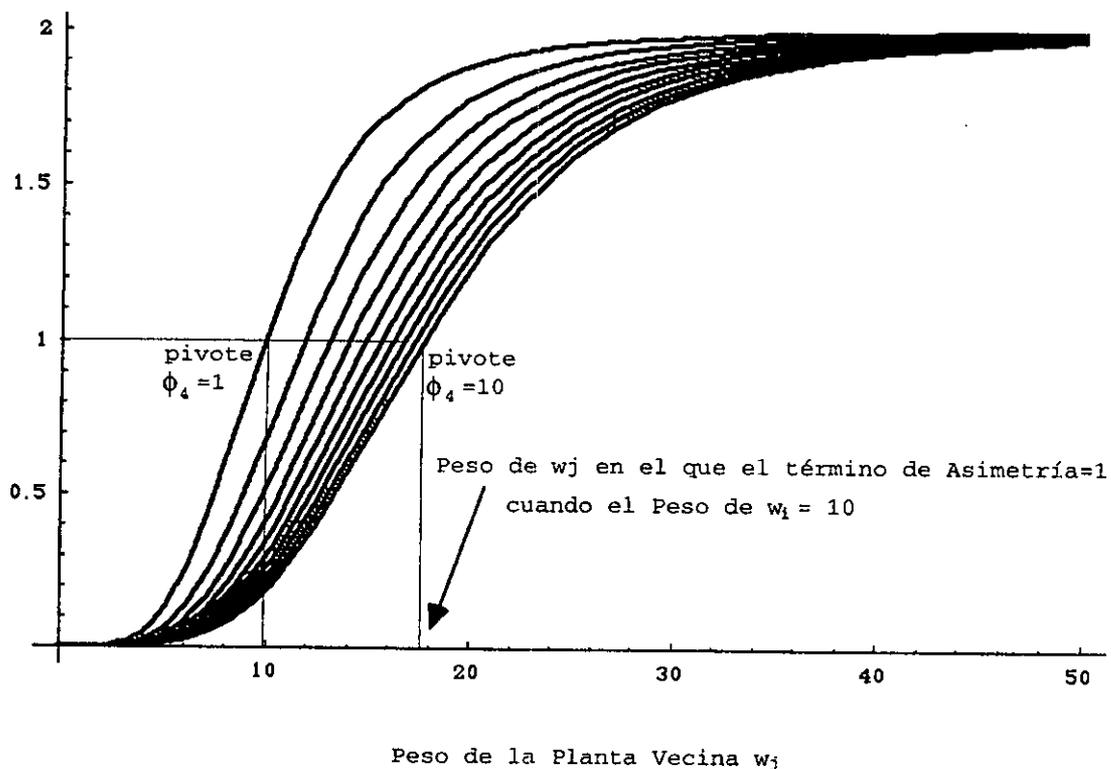
En el modelo de monocultivo, la solución común ó "pivote" de la familia de funciones de asimetría se encuentra donde  $w_i = w_j$ . En un policultivo este no es necesariamente el caso, pues plantas de dos especies con la misma biomasa pueden tener un status jerárquico diferente. Para capturar esta posibilidad, introducimos al modelo el parámetro  $\phi_4$ .

Cuanto mayor  $\phi_4$ , más pesado tiene que ser el vecino para que la función de asimetría sea mayor que 1.

Programa de la familia de curvas en Mathematica™ :

$w_i=10$ ;  
 $\phi_3=4$ ;  
 $\phi_4=1*pp4$ ;

`Plot[Release[Table[(2*(wi^ $\phi_3$ ))/( (wj^ $\phi_3$  ) + ( $\phi_4$ *(wi^ $\phi_3$ ))),{pp4,1,10}],{wj,0.000001,50}]`



-Graphics-

$$(1/A_n) (dA_n/dt) = F_{nAA} F_{nAB} r_A (1 - a_A A^{b_A}).$$

$$(1/B_1) (dB_1/dt) = F_{1BA} F_{1BB} r_B (1 - a_B B^{b_B})$$

$$(1/B_m) (dB_m/dt) = F_{mBA} F_{mBB} r_B (1 - a_B B^{b_B}).$$

Podemos apreciar que la función  $F_{i..}$  intraespecífica

$$F_{iAA} = (1 + X_{iAA})^{-\phi_{1AA}}$$

es ahora multiplicada por una nueva función  $F_{i..}$  interespecífica

$$F_{iAB} = (1 + X_{iAB})^{-\phi_{1AB}}$$

y lo mismo para la segunda especie B .

Procede multiplicar las F en vez de sumar sus denominadores pues son funciones que valen 1 cuando la X es cero. (Al final, estudiamos la opción de sumar denominadores; los valores de los parámetros evidentemente cambiaron pero el ajuste no fué mejor).

2. El término de asimetría  $(2A_j\phi_3 / (A_j\phi_3 + A_i\phi_3))$  es igual a uno cuando  $A_j = A_i$ . En otras palabras, si ambas plantas tienen el mismo peso, entonces la interferencia se supone simétrica. En el caso de dos plantas de diferente especie, la interacción simétrica puede darse no cuando sus pesos son iguales (puesto que la alometría entre su peso y sus atributos competitivos son generalmente distintas) sino cuando la razón de sus pesos es diferente de uno. Una forma de capturar esta situación es introducir en el término de asimetría un parámetro adicional  $\phi_4$  :

$$(2A_j\phi_3 / (A_j\phi_3 + (\phi_4 A_i\phi_3)))$$

Su efecto se aprecia en la última gráfica de la figura (5.3).

A pesar de su mayor número de funciones y parámetros, y de incluir explícitamente la posibilidad de asimetría, el modelo "Aikman extendido 1" no superó al de Vandermeer (1989). En el estudio preliminar de este modelo con el sistema simplificado y determinista de 12 ecuaciones diferenciales, su bondad de ajuste y predicciones se mantuvieron sistemáticamente abajo de las de Vandermeer (1989). En su versión estocástica, el valor de PPKS fué 0.288 (ligeramente menor que el de Vandermeer) para la repetición uno y mucho menor que el de éste (0.15) en la repetición 2. En la figura (5.7) se aprecia que el mejor ajuste del nuevo modelo

generó una tendencia central del crecimiento marcadamente diferente a la del modelo de Vandermeer, no dispersó suficientemente los pesos y nuevamente sobreestimó el peso de las plantas A1. El ajuste requirió de un valor negativo del parámetro  $\phi_3$ , lo cual es biológicamente imposible. Probamos una versión alternativa del modelo, al que llamamos "Aikman extendido 2". En éste se multiplica por F no toda la ecuación de Richards sino sólo el término positivo del crecimiento:

$$p. ej. (1/A_1)(dA_1/dt) = F_{1AA} F_{1AB} r_A - (r_A a_A A^{b_A}).$$

La calidad del ajuste no mejoró, y el problema del parámetro negativo persistió. En ambos casos, se estimaron previamente los parámetros a y b del modelo de Richards con plantas sin vecinos. Para descartar un efecto desfavorable de la forma de estimar a y b sobre el ajuste del modelo completo, se substituyeron estas a y b por los parámetros 1/K y b estimados para el modelo de Richards utilizado por Vandermeer. Aún así, el ajuste de los modelos "Aikman extendido 1" y "Aikman extendido 2" no mejoró.

En este estudio nos llamó la atención la incapacidad del modelo para separar más las curvas A3 y A1, a pesar del tratamiento explícito de la asimetría. Esta situación no parece limitarse al caso particular del sistema experimental construido para este estudio. Al aplicar los modelo de promedios "Aikman extendido 1" y "Aikman extendido 2" a un sistema de asociación maíz-rábano que estudiamos experimentalmente durante 1994 fué aun más patente la limitación del modelo para simular las trayectorias típicamente parabólicas del rábano suprimido. Al estudiar con más detenimiento los ajustes del modelo original de Aikman (1992) a los datos de Benjamin (fig. 21.3 pag. 487) se aprecia también esta incapacidad para capturar las trayectorias de cohortes muy suprimidas.

Una de las causas de este hecho se evidenció estudiando las isoclinas de equilibrio de un sistema de dos plantas en el espacio de fases de sus biomásas (Fig. 5.4). Estas curvas son sigmoides y al intersectarse generan tres puntos de equilibrio, dos de ellos estables. Los puntos estables pueden estar lejos de la condición de dominancia/supresión total, y ciertas trayectorias reales que describen un incremento de la biomasa seguida de un fuerte decremento a veces no son compatibles con la forma de las cuencas de atracción del modelo. La estrategia de Aikman parece entonces más limitada que la de Vandermeer (1989) para reproducir sistemas con trayectorias muy divergentes tanto en mono (Aikman 1992) como en policultivos ("Aikman extendido").

**Fig. 5.4. Condiciones de equilibrio en el sistema diferencial de Aikman 1992**

En un sistema de dos ecuaciones diferenciales de Aikman 1992 de la forma

$$(1/w_1) dw_1/dt = F_{1ww} r_w - (r_w a_w w_1^{b_w})$$

$$(1/w_2) dw_2/dt = F_{1ww} r_w - (r_w a_w w_2^{b_w})$$

Se cumple que

$dw_1/dt = \text{cero}$  si

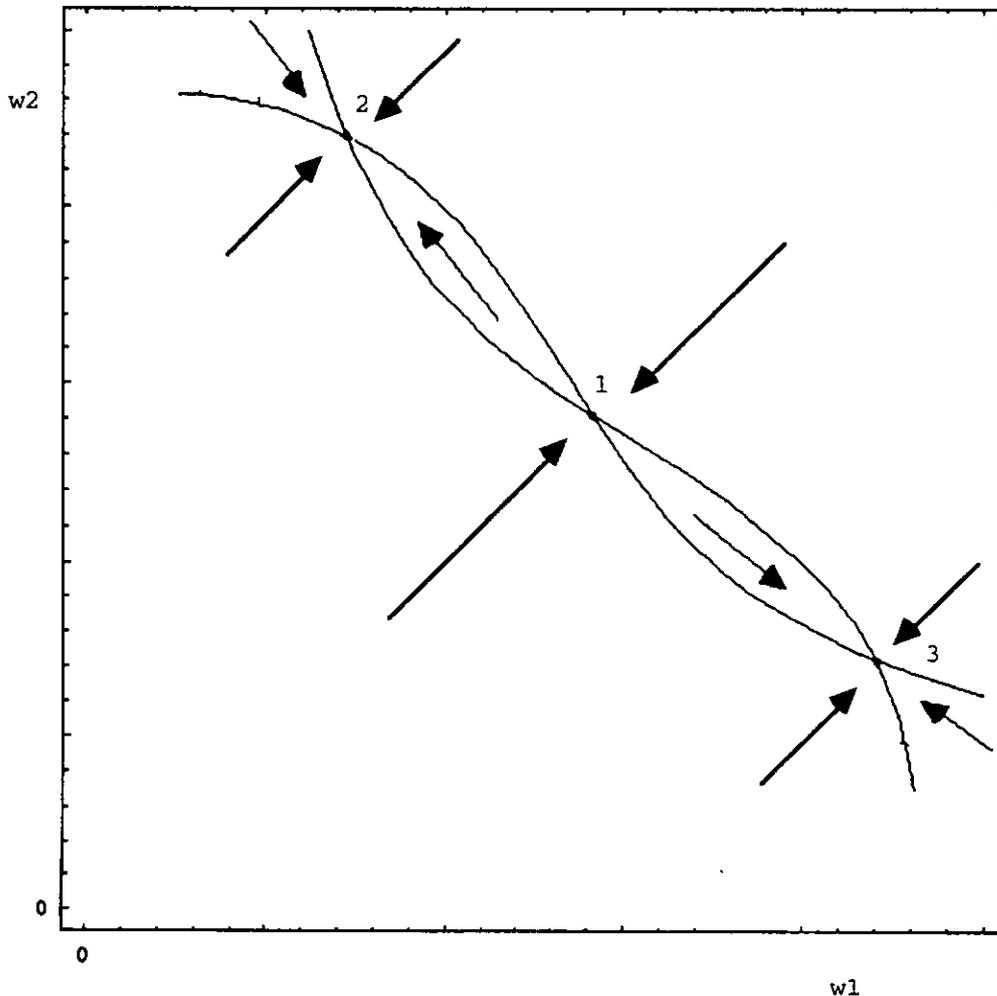
$$a_w w_1^{b_w/\phi_1} = 1/(1 + [\phi_2 d^{-3} 2w_2] / [(w_1/w_2)^{\phi_3} + \phi_4])$$

y

$dw_2/dt = \text{cero}$  si

$$a_w w_2^{b_w/\phi_1} = 1/(1 + [\phi_2 d^{-3} 2w_1] / [(w_2/w_1)^{\phi_3} + \phi_4])$$

Con niveles de interferencia entre plantas como los observados en el sistema experimental estudiado, estas ecuaciones implícitas generan, en el espacio de fases de  $w_1$  y  $w_2$ , isoclinas cero de forma sigmoideal cuyas intersecciones forman tres de los puntos de equilibrio del sistema. El punto 1 es inestable y los puntos 2 y 3 son estables. Los puntos de equilibrio estables no son de dominancia-exclusión total, y las trayectorias encuentran límites para diverger al grado en que lo hacen en un sistema real. Aunque no podemos representarla graficamente, esta situación se presenta también en sistemas de mas de dos ecuaciones diferenciales de Aikman 1992 mono y poliespecíficas.



Un Segundo Modelo Alternativo: El modelo de Vandermeer con índice de Vecindario no lineal

El llamado término de realimentación del modelo de Vandermeer

$$p.ej ([A_i + (\sum_{j \neq i} \alpha_{aa}(d_{ij})A_j + \sum_j \alpha_{ab}(d_{ij})B_j)]/K_A)^{b_A}$$

controla el crecimiento (potencialmente exponencial) de la biomasa del individuo  $A_i$ , y le impone un límite que depende de la  $K_A$  en cuestión y del índice de vecindario  $\sum_{j \neq i} \alpha_{aa}(d_{ij})A_j + \sum_j \alpha_{ab}(d_{ij})B_j$ .

Hemos visto en la exposición de este modelo que el índice  $\alpha_{..}(d_{ij})$  cambia en forma no lineal con la distancia pero, a una distancia fija, la biomasa de los vecinos tiene una equivalencia lineal con la de la propia planta. Su efecto sobre la TRC puede ser no lineal cuando el parámetro  $b$  es diferente de uno, pero el grado de no linealidad introducido al efecto de vecinos por este parámetro puede ser artificial.

Hemos escrito una versión modificada del modelo de Vandermeer (1989) que abandona algunos de los supuestos de linealidad de éste y captura (aunque de forma limitada) la interferencia asimétrica sin confundirla con el parámetro  $b$  de Richards. El propósito es doble:

- Evaluar el modelo de Vandermeer en términos de qué tanto se mejora el ajuste cuando se relajan algunos supuestos planteados ex profeso por su autor para mantener el modelo lo mas simple posible.
- En caso de que los beneficios del nuevo modelo compensen con creces su mayor complejidad, disponer de un modelo dinámico de policultivos más adecuado.

Escribamos el siguiente modelo de  $n + m$  individuos de dos especies :

$$\frac{1}{A_1} \frac{dA_1}{dt} = r_A \left( 1 - \left( \frac{[A_1^{\phi_a} + \sum_{j \neq 1} \alpha_{aa}(d_{1j})A_j^{\phi_{aa}} + \sum_j \alpha_{ab}(d_{1j})B_j^{\phi_{ab}}]^{1/\phi_a}}{K_A} \right)^{b_A} \right)$$

.

.

$$\frac{1}{A_n} \frac{dA_n}{dt} = r_A \left( 1 - \left( \frac{[A_n^{\phi_a} + \sum_{j \neq n} \alpha_{aa}(d_{nj})A_j^{\phi_{aa}} + \sum_j \alpha_{ab}(d_{nj})B_j^{\phi_{ab}}]^{1/\phi_a}}{K_A} \right)^{b_A} \right)$$

$$\frac{1}{B_1} \frac{dB_1}{dt} = r_B \left( 1 - \left( \frac{[B_1^{\phi_b} + \sum_j \alpha_{ba}(d_{(n+1)j})A_j^{\phi_{ba}} + \sum_{j \neq 1} \alpha_{bb}(d_{(n+1)j})B_j^{\phi_{bb}}]^{1/\phi_b}}{K_B} \right)^{b_B} \right)$$

.

.

$$\frac{1}{B_m} \frac{dB_m}{dt} = r_B \left( 1 - \left( \frac{[B_m^{\phi_b} + \sum_j \alpha_{ba}(d_{(n+m)j})A_j^{\phi_{ba}} + \sum_{j \neq m} \alpha_{bb}(d_{(n+m)j})B_j^{\phi_{bb}}]^{1/\phi_b}}{K_B} \right)^{b_B} \right)$$

donde  $j=\{1, 2, \dots, n+m\}$ . Aunque cada sumatoria recorre los  $n+m$  posibles valores de  $j$ , solo se incrementa su valor para los casos en los que  $A_j$  ó  $B_j$  son diferentes de cero, i.e. en los casos en los que existe en la comunidad una planta de ese tipo con el subíndice  $j$  especificado.

Este modelo tiene en el numerador del término de realimentación los pesos de la planta blanco y de los vecinos elevados a exponentes por estimar. A la suma de todos estos términos no lineales en sus parámetros se les saca una raíz. Estas modificaciones del modelo de Vandermeer (1989) tiene varias implicaciones. Tomemos únicamente la primera ecuación para presentarlas:

a) La variable con la que se construye el índice de interferencia intraespecífico ya no es  $\alpha_{aa(dij)}A_j$  sino  $\alpha_{aa(dij)}A_j^{\phi_{aa}}$ , una variable que expresa una relación alométrica más flexible entre el atributo competitivo del vecino y su peso  $A_j$ .

b) En virtud de que  $A_i$  y  $A_j$  tienen distintos exponentes alométricos, se relaja en cierta medida el supuesto de equivalencia de tejidos competidores y se permite que sean atributos distintos los que ejercen el autocontrol del crecimiento y la reducción por interferencia de vecinos.

c) Cuando el exponente  $\phi_{aa}$  es mayor que uno, la biomasa del vecino afecta la TRC de la planta blanco en forma más que proporcional a la diferencia  $A_j-A_i$ .

d) Cuanto más grande el valor de  $\phi_a$  respecto de  $\phi_{aa}$ , mayor será la importancia relativa del peso de la propia planta y menor la de la biomasa de los vecinos en el control de la TRC.

e) El exponente  $1/\phi_a$  que afecta al término de realimentación revierte el numerador a la escala del denominador  $K$  y mantiene la propuesta de que  $K$  es el límite superior del crecimiento.

En la figura (5.5) se muestra una familia de curvas de  $TRC_i$  como función de  $A_j$ , generadas por distintos valores de  $\phi_a$  cuando  $\phi_{aa} > 1$ .

Ajustamos la versión estocástica de este modelo al sistema experimental completo usando el Programa VCROPS, y obtuvimos una mejora significativa respecto del modelo de Vandermeer en la réplica uno y una muy pequeña en la réplica 2. En el primer caso PPKS subió de 0.30 (CD=0.85) a 0.388 (CD=0.93); en el segundo de 0.28 (CD=0.78) a 0.29 (CD=0.80). En ambas réplicas ajustamos nuevamente el modelo haciendo  $\phi_a = \phi_b = 1$  y la reducción en el ajuste fue insignificante.

El mejor ajuste del nuevo modelo se comprende al evaluar cualitativamente la figura (5.6). La dinámica de la dispersión de las distribuciones fué más parecida a la real en casi todos los grupos que con el modelo de Vandermeer. Destaca el que las

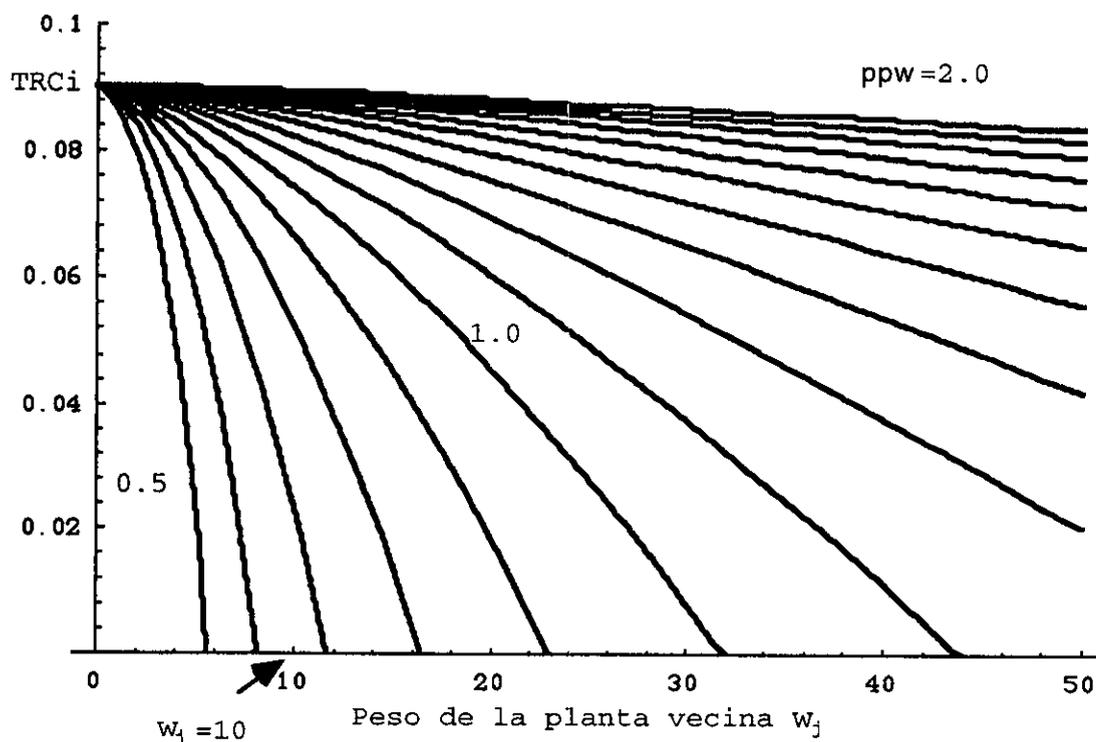
**Fig. 5.5. Análisis gráfico del efecto del vecindario sobre la TRC de la planta blanco en el Modelo de Vandermeer Modificado:**

Consideremos un sistema de dos plantas de la misma especie. Sean  $w_i$  la planta blanco y  $w_j$  su único vecino. Estudiamos el efecto de  $w_j$  sobre la TRC de  $w_i$  en el momento en que  $w_i=10$ .  $w_j$  toma valores entre cero y cien. Evaluamos las consecuencias de cambios en el valor del parámetro  $p_w$  desde 0.5 hasta 2.0, siendo el parámetro  $p_{ww} = 1.5$ . Los valores de  $r$ ,  $K$  y  $\alpha_{ww}$  son constantes. Para simplificar, se ha hecho  $b=1$ .

Programa de la familia de curvas en Mathematica™ :

```
w_i=10;
p_w=pp_w*0.1;
p_ww=1.5;
r=0.1
alpha_ww=0.5;
K=100;
```

```
Plot[Release[Table[
r*(1-((1/K)*((w_i^p_w)+(alpha_ww*w_j^p_ww))^(1/p_w))),
{pp_w,5,20}]] ,{w_j,0.000001,50},PlotRange->{0,0.1}]
```



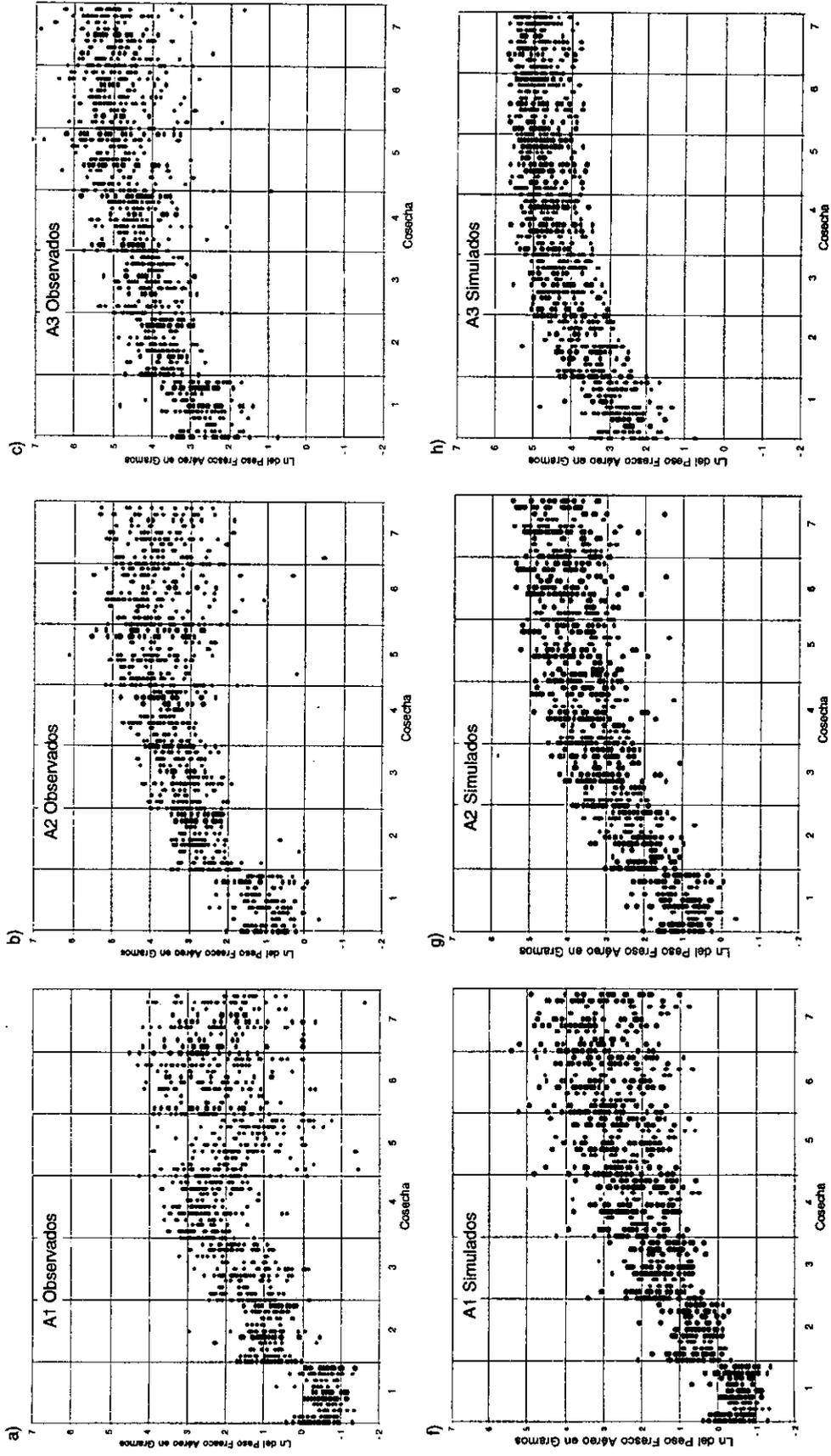


Fig. 5.6. Evaluación visual del mejor ajuste de la versión estocástica del modelo de Vandermeer 1989 modificado 2. Dinámica observada y simulada de las distribuciones de los pesos de cada uno de los subgrupos. Ver explicación en la página siguiente.

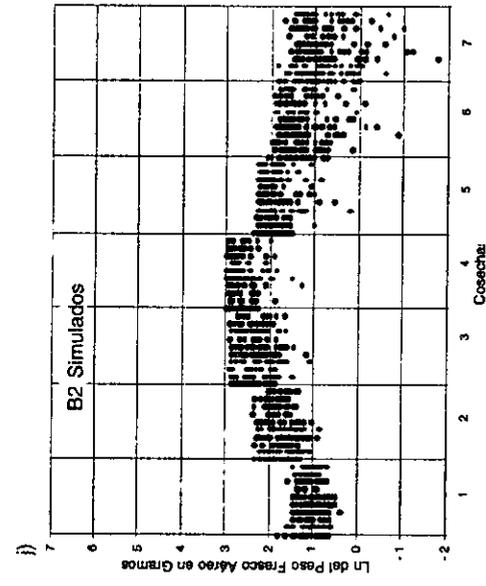
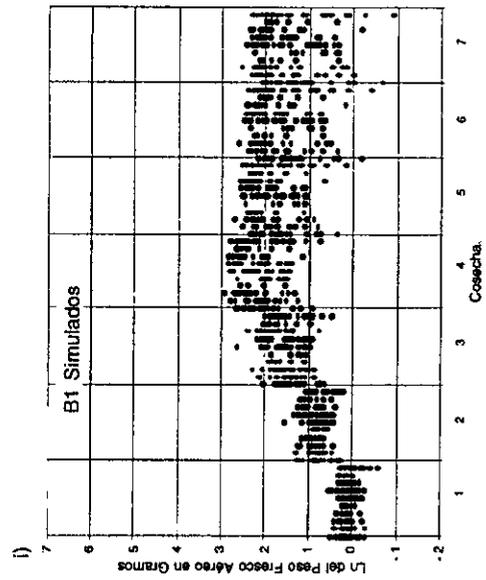
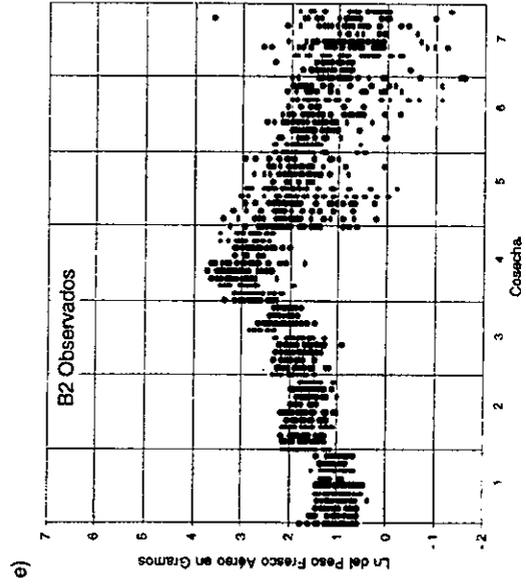
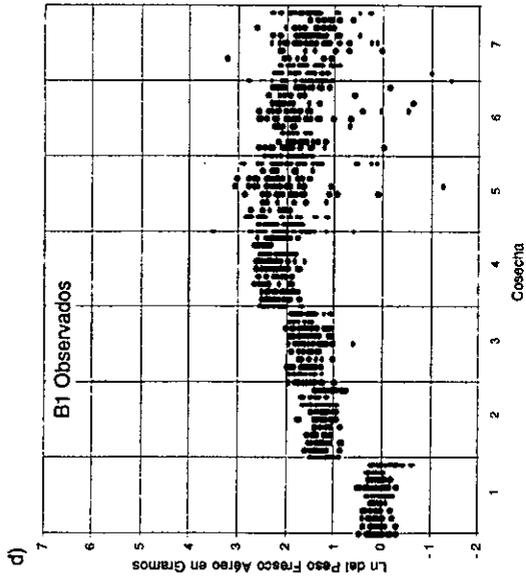


Fig. 5.6. Continuación. Evaluación visual del mejor ajuste de la versión estocástica del modelo de Vandermeer 1989 modificado 2. Dinámica observada y simulada de las distribuciones de los pesos de cada uno de los subgrupos. (Se detalla la forma de interpretar este tipo de gráficas en la figura 4.11). Las gráficas (a) hasta (e) presentan los valores observados de los subgrupos de A1, A2, A3, B1 y B2 respectivamente; las gráficas (f) a (j) los valores simulados correspondientes. (únicamente repetición uno).

trayectorias simuladas del grupo A3 ya no fueron convergentes, aunque tampoco tan divergentes como en la realidad. La sobreestimación del crecimiento medio del grupo A1 persistió.

#### Comparación Entre los Modelos Estudiados:

El modelo de Vandermeer y sus modificaciones no lineales se ajustaron mejor al sistema dinámico que los de Aikman (1992) extendido al caso de dos especies, a pesar de que los segundos tuvieron mayor número de funciones y parámetros.

Todos los modelos mostraron dificultades, aunque en distinto grado, para reproducir las trayectorias de la cohorte de rábano más suprimida sin perjudicar el ajuste de la cohorte dominante. En la figura (5.7) conjuntamos las distribuciones de estas dos cohortes para el caso de la repetición uno e incluimos graficas de las distribuciones simuladas por los cinco modelos de competencia estudiados para que el lector compare cualitativamente el ajuste en cada caso.

Nos llamó la atención que en la repetición dos todos los modelos tuvieron un desempeño más pobre, y las diferencias entre Vandermeer (1989) y Vandermeer modificado fueron insignificantes. Sucede que en esta repetición las plantas crecieron un poco más altas y hubo mayor contraste entre las fases de crecimiento y supresión en el grupo A1 (la curvatura de la trayectoria media fué mayor que en la repetición uno). Esto agravó la situación expuesta en el párrafo anterior. Pensamos que esta limitante estructural de los modelos se manifestó claramente gracias a que el sistema tuvo varias cohortes de la misma especie y al menos una de ellas con tendencia a ser excluida.

Los modelos de Richards, Vandermeer(1989), "Vandermeer modificado" sin y con parámetros  $\phi_a$  y  $\phi_b$  forman una secuencia en la que se incorpora interacciones competitivas al crecimiento y despues se relajan algunos supuestos de linealidad de estas interacciones . En la figura (5.8) resumimos los resultados de este último capítulo. Se aprecia que la relación entre el número de parámetros y el grado de ajuste expresado en el valor de PPKS de esta secuencia de modelos muestra claramente retornos decrecientes y sugiere que se pudiera estar cerca del límite superior de predicción que permite la estrategia de modelación del crecimiento de la biomasa de dicultivos con sistemas diferenciales autónomos.

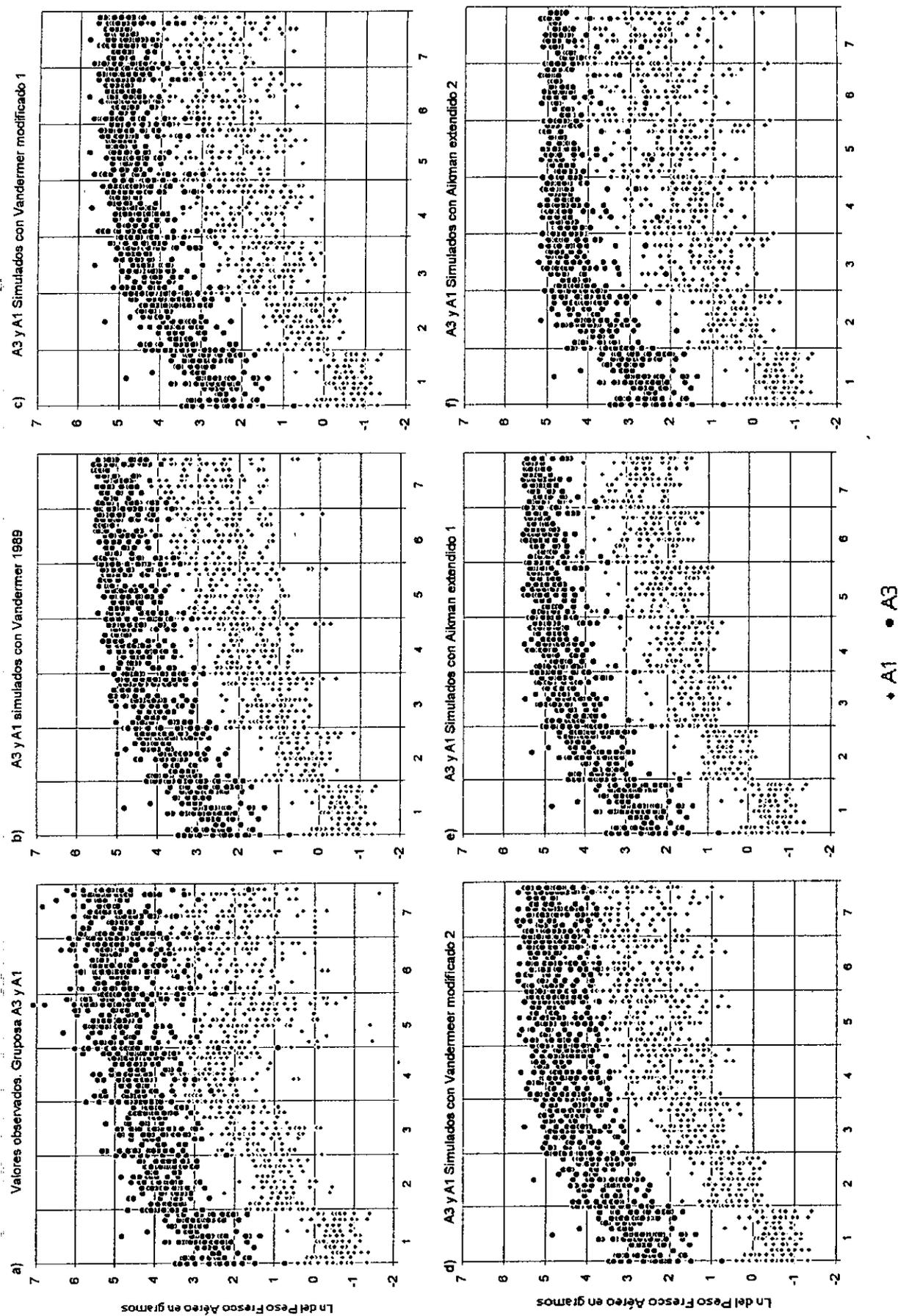
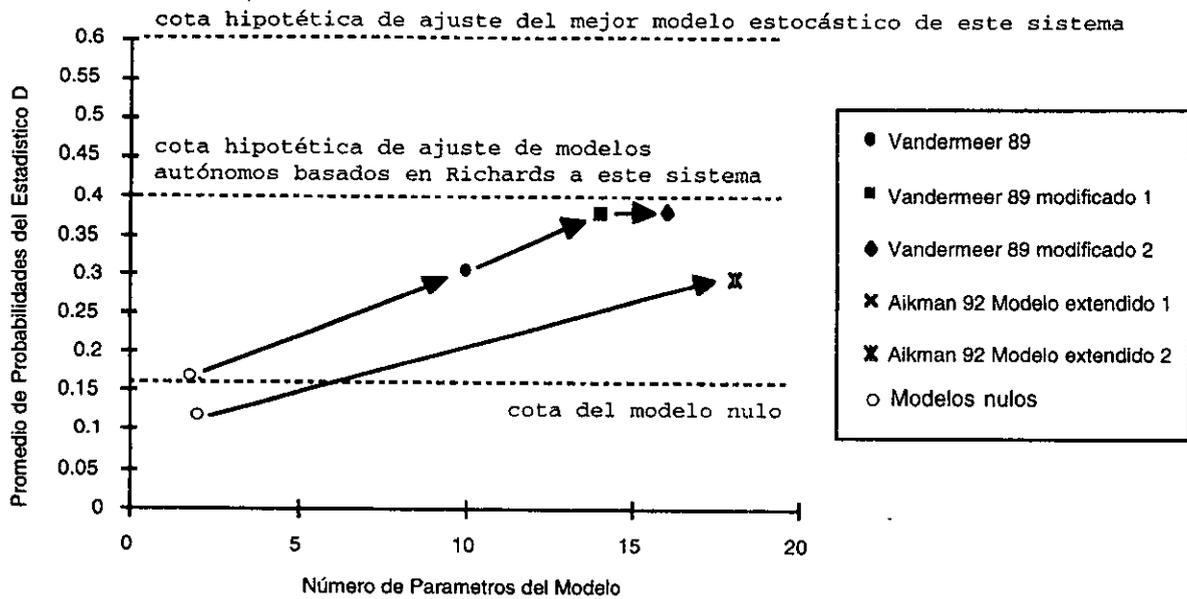


Fig. 5.7. Comparación visual de la bondad de ajuste de los cinco modelos evaluados. Se presentan únicamente las distribuciones de los pesos de los subgrupos de A1 y A3. a) valores observados. Valores simulados con los modelos : b) Vandermeer 1989, c) Vandermeer 1989 modificado 1 (ie. con  $\phi_a$  y  $\phi_b = 1$ ) ; d) Vandermeer modificado 2 ( ie. con pw y pz libres); e) Aikman 1992 extendido 1 (ie. con F afectando toda la función de Richards); f) Aikman 1992 extendido 2 (ie. con F afectando sólo al término positivo de la función de Richards).

a)

Ajuste de 5 Modelos a la Comunidad Experimental. Repetición 1



b)

Ajuste de 5 Modelos a la Comunidad Experimental. Repetición 2

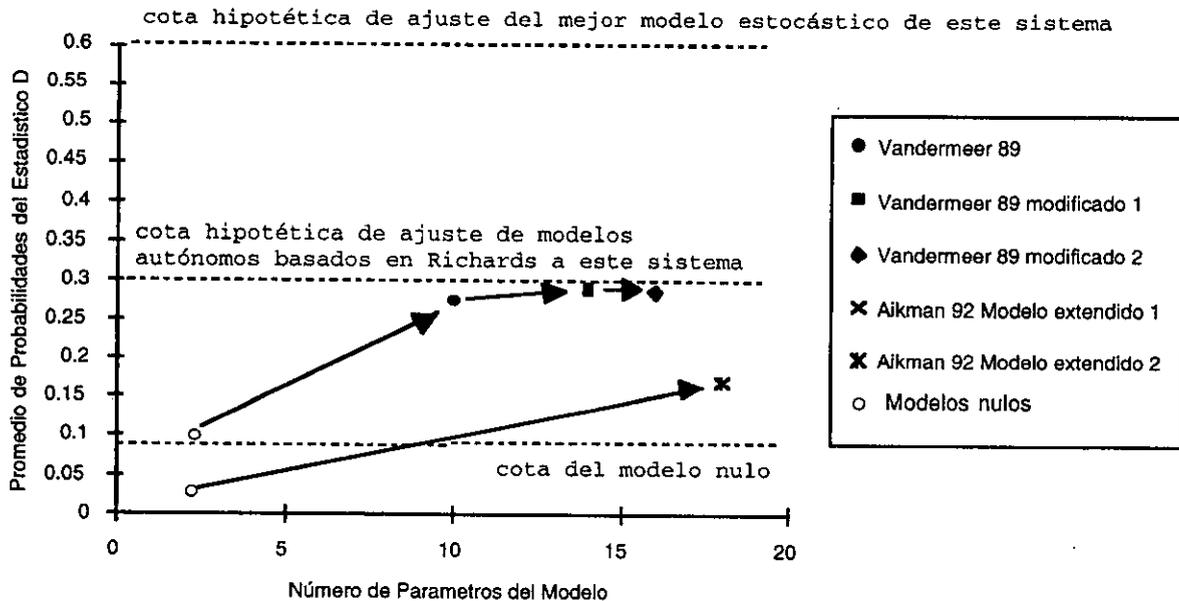


Fig. 5.8. Bondad de ajuste de los cinco modelos a la dinámica de la comunidad experimental. a) repetición 1 del experimento; b) repetición 2. En ambas gráficas se pueden comparar los valores de PPKS de estos modelos, tanto en términos absolutos como en relación a su número de parámetros. Se incluyen como puntos de referencia la cota hipotética de máximo ajuste con el modelo estocástico ideal, y la cota de uno de los modelos nulos (ie. el modelo de crecimiento sin interacción con los vecinos, parametrizado según Vandermeer 1989). Se propone una cota hipotética para el ajuste de aquellos sistemas diferenciales autónomos de crecimiento con interferencia basados en la función de crecimiento de Richards. Los cinco modelos son: Vandermeer 1989; Vandermeer 1989 modificado 1; Vandermeer 1989 modificado 2; Aikman extendido 1; Aikman extendido 2.

### Recapitulación y Conclusiones más Relevantes del Estudio

El objetivo general de esta investigación fué desarrollar y evaluar el modelo de crecimiento de cultivos asociados con espacio explícito y a la escala del individuo propuesto por John Vandermeer en 1989, con miras a construir una herramienta para auxiliar el diseño de sistemas agrícolas diversificados.

Este interés nació de las siguientes consideraciones:

1. La eliminación, fragmentación, simplificación y degradación de habitats naturales ocasionada por la agricultura es la primera causa de pérdida de biodiversidad a nivel mundial. Esta pérdida alcanza a los propios sistemas agrícolas y está entre las causas de su deterioro ecológico, económico y social. La diversificación al interior de los agroecosistemas, en todas sus escalas espaciales, posiblemente sea uno de varios requisitos para hacerlos sustentables y para favorecer la persistencia de miles de especies, incluida la nuestra.
2. Para promover la persistencia y desarrollo de la agricultura diversificada puede ser importante acompañar los esfuerzos del productor con una exploración teórica y experimental más amplia y sistemática que contribuya a evaluar las prácticas actuales y a diseñar sistemas diversificados acordes a las nuevas circunstancias. Uno de los elementos de este proceso de diseño es determinar el rendimiento biológico de distintas variantes de un sistema diversificado, traducir este rendimiento a diferentes índices de desempeño ecológico, económico y social y elegir con estos criterios los diseños más promisorios para instrumentarlos.
3. La posibilidad de coexistencia y los rendimientos biológicos de una asociación resultan en buena medida de la presencia e intensidad de la interferencia y de la facilitación directa e indirecta entre las plantas. El arreglo espacial y temporal de los cultivos influyen de manera muy importante sobre estas interacciones ecológicas.
4. La exploración de una gama amplia de diseños espacio-temporales se vuelve con frecuencia muy difícil y costosa con los métodos convencionales de experimentación multifactorial de la agronomía de monocultivos. Los modelos predictivos del crecimiento y rendimiento de cultivos asociados pudieran ser una herramienta útil y menos costosa para explorar analíticamente ó por simulación diversos diseños espacio-temporales y estimar sus rendimientos biológicos, a fin de traducir éstos al índice ó índices de desempeño pertinentes y llevar a experimentación real los diseños más prometedores.
5. En la literatura de modelación de cultivos hay un claro predominio de modelos mono-específicos. A grosso modo su tendencia histórica en los últimos cuarenta años

ha sido transitar desde los modelos pequeños, analíticos, fenomenológicos, estáticos y agregados hacia modelos mecanísticos de simulación con gran cantidad de variables, funciones y parámetros ambientales y fisiológicos, que necesariamente son dinámicos y que ocasionalmente estudian los procesos fisiológicos al nivel del individuo ó sus partes. Los contados modelos de cultivos asociados se ubican generalmente en un extremo u otro, y se han generado por extensión de los primeros.

6. En el campo de la silvicultura y sobre todo de la ecología vegetal ha habido en las últimas dos décadas un desarrollo importante de modelos del desempeño de las plantas a la escala del individuo y con espacio explícito, basados en las teoría de las interacciones ecológicas. En la decada de los 80's Vandermeer aplicó esta estrategia de modelación al diseño de policultivos. El modelo dinámico de Vandermeer (1989) resulta atractivo pues podría ser la opción más simple para simular el manejo del espacio y el tiempo en un policultivo. Los modelos estáticos agregados no tienen esta capacidad y los modelos fisiológicos (aunque potencialmente más poderosos que el modelo de Vandermeer 1989) están apenas en desarrollo y probablemente enfrentarán los mismo problemas de conceptualización, construcción, estimación de parámetros, predecibilidad y dificultad de acopio de los datos que requieren, que han sido identificados para modelos similares de monocultivos en el pasado.

7. Pensamos que cada tipo de modelo que resulta validado tiene una función, y que la mejor estrategia es hacer un uso anidado de modelos con distinto nivel mecanístico y de agregación. Es necesario identificar las capacidades y limites del modelo propuesto por Vandermeer para poder ubicar su función en este tipo de estrategia múltiple de modelación .

Esta investigación no pretendió evaluar de una vez por todas el modelo dinámico de Vandermeer (1989) sino iniciar su validación y contribuir a su desarrollo. Para ello a) analizamos la estructura del modelo, sus premisas y sus predicciones cualitativas mas generales; b) identificamos su relevancia para el diseño de policultivos respecto del modelo estático previo del mismo autor; c) diseñamos y construimos dicultivos experimentales apropiados para validar empíricamente el modelo dinámico; c) sometimos a prueba algunas premisas críticas del modelo; d) evaluamos su capacidad de predicción y e) comparamos su desempeño respecto de otros modelos afines que ampliamos ex profeso, y que abandonan algunos supuestos a costa de un mayor número de funciones y/o parámetros. Presentamos ahora las conclusiones más relevantes sobre cada uno de estos aspectos de la evaluación.

#### Estructura del Modelo:

El modelo dinámico de Vandermeer (1989) conjuga y desarrolla de manera original y relevante algunos elementos del modelo de crecimiento individual de Richards (1959), de los modelos de competencia intra e interespecífica de Lotka (1925),

Volterra (1926), De Wit (1960) y Watkinson (1980), y de las ideas de modelación con espacio explícito que cobraron fuerza en la década de los ochenta (De Angelis y Gross, 1992).

La ecuación básica de Vandermeer (1989)

$$(1/A_i) (dA_i/dt) = r_A(1 - ([A_i + (\sum_{j \neq i} \alpha_{aa(d_{ij})} A_j + \sum_j \alpha_{ab(d_{ij})} B_j)]/K_A)^{b_A})$$

modela el crecimiento de una planta  $A_i$  en interacción con vecinos de la misma y de distinta especie ( $A_j$  y  $B_j$ , respectivamente). Es una ecuación diferencial autónoma del tiempo pues la tasa relativa de crecimiento ( $TRC=(1/A_i)dA_i/dt$ ) no es gobernada por un programa fenológico y/o por flujos de recursos sino por la cantidad de biomasa propia y ajena previamente acumulada.

Las premisas más importantes de esta ecuación básica son:

1. Una planta crece hasta su peso máximo siguiendo aproximadamente una curva sigmoide, que puede ser descrita por la integral de la ecuación diferencial de Richards (reparametrizada por Vandermeer)

$$(1/A_i)dA_i/dt = r_A(1 - (A_i/K_A)^{b_A}).$$

En el proceso de crecimiento, la tasa relativa de crecimiento de la planta se reduce (en forma ya sea lineal ó no lineal) conforme el peso de la planta se aproxima a su máximo ( $K_A$ ). La autoregulación del crecimiento se captura en el término de retroalimentación

$$(A_i/K_A)^{b_A}$$

que Vandermeer interpreta en el sentido de que la planta aislada detiene su crecimiento debido a la competencia por recursos entre sus propios tejidos.

Si se requiere incorporar al modelo la etapa subsiguiente de decrecimiento de la biomasa por senectud de la planta, esto se puede hacer mediante la versión semiautónoma del modelo presentada en el capítulo 4.

Si lo que interesa no es la biomasa total de la planta sino su producción de grano ó de otros órganos cosechables, ésta se obtiene mediante una función alométrica apropiada al momento de la cosecha.

2. La TRC de la planta se reduce por la interferencia de vecinos. Esto se captura mediante el índice de vecindario

$$(\sum_{j \neq i} \alpha_{aa(d_{ij})} A_j + \sum_j \alpha_{ab(d_{ij})} B_j)$$

que se incorpora al término de realimentación mencionado, con el argumento de que los tejidos de los vecinos se suman (debidamente ponderados) al proceso de autointerferencia de la planta.

En el capítulo 2 expusimos algunas consideraciones para hacer un uso teórica y prácticamente adecuado de las simplificaciones contenidas en las premisas 1 y 2.

3. La interferencia entre plantas es local y por lo tanto el crecimiento de un individuo está relacionado con el de sus vecinos. Es decir, la relación es local, recíproca y dinámica.

4. A una distancia dada, el efecto de un vecino es proporcional a su biomasa (i.e.  $\alpha_{aa(d_{ij})}A_j$ ). La interferencia es de tipo simétrica relativa. En adelante, la llamaremos premisa de proporcionalidad.

5. La constante de proporcionalidad  $\alpha_{aa(d_{ij})}$  disminuye como una función geométrica descendiente de la distancia entre la planta blanco  $A_i$  y la vecina  $A_j$ .

6. El efecto global del vecindario es la suma de los efectos de los individuos que lo componen (i.e.  $\sum \alpha_{aa(d_{ij})}A_j + \sum \alpha_{ab(d_{ij})}B_j$ ). En adelante, la llamaremos premisa de aditividad.

Cuando se expande el modelo para representar a todas las plantas de un dicultivo, se obtiene un sistema diferencial en el que cada ecuación corresponde a un individuo. El término de interacción con los vecinos requiere de la ubicación de cada planta en el plano horizontal, lo que significa que el espacio y, más específicamente, las distancias entre individuos son explícitas. El sistema se visualiza como una retícula espacial de individuos conectados por interacciones ecológicas cuya magnitud depende de sus posiciones espaciales relativas. La zona de influencia de una planta y el tamaño efectivo de su vecindario no son acotados ni estáticos sino que se incrementan conforme crece el sistema. El modelo resultante constituye lo que formalmente se denomina un mapeo acoplado en retícula.

### Comportamientos Cualitativos del Modelo

Las consecuencias dinámicas más generales del modelo de un dicultivo son:

1) Si la interferencia intraespecífica es suficientemente débil, las trayectorias de individuos de la misma especie con peso inicial distinto tenderán a converger y, en caso contrario, tenderán a diverger.

2) Si la interferencia entre especies coetáneas es suficientemente débil estas coexistirán y, en caso contrario, el sistema tenderá a la reducción (o supresión) de la biomasa de una y al crecimiento compensatorio de la otra.

3) En igualdad de condiciones, un individuo con vecinos que experimenta retraso en la siembra o germinación crecerá más lentamente que el que no se ha retrasado. Este efecto sobre la TRC comunmente se incrementa en forma más que proporcional al aumentar el retraso, y se intensifica cuanto menor sea la distancia entre las plantas.

4) Plantas de la misma especie y edad pero con una configuración de su vecindario significativamente distinta tendrán diferente crecimiento y producción final de biomasa. Sin embargo, si estas plantas tienen pequeñas diferencias en su momento de germinación y en sus tasas intrínsecas de crecimiento, y están sometidas a interferencia fuerte, pueden diverger en su crecimiento y producción final de biomasa aún cuando las diferencias de su vecindario sean pequeñas. Esta variación intraespecífica puede obscurecer el efecto de la configuración del vecindario.

5) Si una planta ha frenado o incluso revertido su crecimiento por el efecto competitivo de sus vecinos, y éstos son retirados súbitamente de su entorno, la planta modificará su trayectoria de crecimiento y tenderá nuevamente a su peso máximo. La recuperación total de la planta puede ser un artificio del modelo que se evita acotando el tiempo de crecimiento a aquel que requirió la planta sin vecinos para alcanzar su peso máximo  $K$ .

#### Utilidad para el Diseño de Policultivos Respecto del Modelo Estático Previo.

En dicultivos coetáneos en los que la interferencia interespecífica es más débil que la intraespecífica (es decir, cuando opera el principio de producción competitiva) podemos esperar la coexistencia de los individuos de ambas especies y un ISEM  $>1.0$ . En estos casos el estudio del determinante de la matriz de  $\alpha$ 's del modelo es suficiente para predecir el resultado cualitativo del sistema dinámico, y el modelo estático es el indicado para estimar los rendimientos, salvo que el manejo del factor tiempo permita mejorar este ú otro índice de desempeño de la asociación.

Las asociaciones más exitosas de leguminosas y gramíneas coetáneas con frecuencia presentan coexistencia por competencia reducida. Sin embargo, se sabe que no es lo que cabría esperar en la mayoría de los casos de asociaciones coetáneas. Lo más común es que ambas especies demanden los mismos recursos y que la de mayor porte tienda a reducir y/ó suprimir la biomasa de la más pequeña. Si al reducirse la segunda ocurre un crecimiento compensatorio de la primera, el ISEM será cercano a 1. En cualquier caso, la asociación no será viable o su eficiencia de uso del suelo será igual a la de los monocultivos. Hemos demostrado que la situación se puede modificar significativamente si las condiciones permiten no solo manipular el arreglo espacial sino los desfases en el tiempo de siembra y cosecha

de los componentes de la asociación. En este sentido el modelo dinámico no solo incluye al estático sino permite explorar situaciones en las que el manejo del tiempo genera las condiciones de interferencia reducida que favorecen a la asociación frente a sus respectivos monocultivos, no solo en términos del ISEM sino de otros índices de desempeño más complejos e informativos.

#### Estrategia de Evaluación Empírica del Modelo, y Diseño de los Dicultivos Experimentales con Cohortes Usados para ello:

En esta investigación optamos por construir dicultivos experimentales con cohortes y diversidad de vecindarios locales en los que estuvieran presentes a la vez los efectos de espacio y tiempo que el modelo pretende capturar, y que permitiera simultáneamente a) construir un modelo neutro para poner a prueba algunas premisas críticas del índice de vecindario de Vandermeer mediante lo que llamamos en el capítulo 2 la “estrategia de la caza de elefantes”, b) estimar los parámetros del modelo de Vandermeer y evaluar su capacidad de predicción y c) evaluar otros modelos afines. En una primera etapa de evaluación del modelo neutro y del modelo de Vandermeer representamos cada dicultivo como un sistema diferencial determinista de los doce tipos de planta que lo conformaron. En una segunda etapa usamos sistemas diferenciales estocásticos que incluyeron explícitamente a todos los individuos. Los modelos alternativos fueron evaluados exclusivamente como sistemas estocásticos.

Las asociaciones experimentales fueron más complejas que un dicultivo convencional y fueron diseñadas ex profeso para satisfacer los requisitos del modelo neutro, y para reducir en lo posible los problemas de estimación estadística de parámetros de todos los modelos estudiados. Las hemos descrito ampliamente en el capítulo 2 y no repetiremos esta información aquí. El establecimiento agronómico de estas comunidades experimentales fué exitoso y el proceso de toma de datos y cosechas se completó sin contratiempos.

#### Comportamiento Empírico de los Dicultivos Experimentales

Antes de modelar los dicultivos experimentales estudiamos empíricamente los efectos de cohorte y de configuración del vecindario y algunos de los mecanismos subyacentes. La biomasa de las planta de rábano sin vecinos siguió una trayectoria sigmoidal; en el caso del frijol, esta trayectoria fué seguida de una caída después de los 91 días debido a pérdida de follaje y vainas provocada por una fungosis. Esta situación se modeló de manera ad hoc sin alterar con ello la estructura de los modelos estudiados. En presencia de vecinos las plantas se vieron favorecidas inicialmente por procesos de facilitación directa que dieron paso rápidamente a una interferencia cada vez más intensa a la cual el frijol y las cohortes más jóvenes de rábano no pudieron escapar a pesar de los cambios morfológicos y de asignación de recursos que sufrieron para permanecer en el dosel. Las cohortes de rábano (A3, A2, A1) se diferenciaron muy claramente pues sus trayectorias divergieron

fuertemente. En cada cohorte la varianza de los logaritmos del peso aumentó con el tiempo, en forma más marcada cuanto más jóvenes y suprimidas las plantas. En el caso del frijol se observó el mismo patrón aunque de manera menos acentuada.

El efecto del vecindario local de las plantas fué bastante más sutil y complejo que el efecto de cohorte. Considerando en conjunto los tres dicultivos experimentales, cada cohorte de plantas fué sometida a no menos de diez configuraciones de vecindario, algunas más contrastantes que otras. La variación de peso entre los tipos de vecindarios a los que se sometió una cohorte fué alta (el vecindario más pesado fué dos a cuatro veces mayor que el más ligero en todos los casos) pero esta variación fué hasta un orden de magnitud más intensa entre las plantas de la misma especie y cohorte, y se expresó fundamentalmente como una alta variación entre plantas sometidas al mismo tipo nominal de vecindario y en menor grado como una diferencia significativa entre estos subgrupos. En cada grupo y cosecha, sólo 15 a 30% de los vecindarios (no ponderados) fueron significativamente distintos entre subgrupos y lo mismo ocurrió entre los respectivos subgrupos de plantas blanco. La poca diferenciación de los subgrupos de una cohorte pudo deberse a varios factores pero destaca la situación predicha por el modelo (en su versión estocástica) de que plantas de la misma cohorte con pequeñas diferencias en su momento de germinación y en sus tasas intrínsecas de crecimiento, cuando son sometidas a interferencia fuerte, pueden diverger aún cuando las diferencias de su vecindario sean pequeñas. Estas fuentes de variación fueron consideradas explícitamente en el modelo estocástico. A estas podría agregarse además la posible presencia de competencia asimétrica y las diferencias intrínsecas dentro de una especie y cohorte para tolerar condiciones de fuerte interferencia. La diferencia sutil entre los pesos promedio de subgrupos no comprometió el requisito de independencia lineal de los índices de vecindario de los sistemas diferenciales determinísticos (pues esta depende más bien de que los anillos de vecinos tengan diferentes combinaciones de individuos de las distintas cohortes de una especie, y estas sí se diferenciaron claramente) pero seguramente hizo menos nítidas algunas de las señales deseables para la evaluación de las premisas del modelo.

#### Evaluación de premisas críticas y bondad de ajuste del modelo de Vandermeer.

El crecimiento del rábano sin vecinos se ajustó muy satisfactoriamente al modelo de Richards reparametrizado por Vandermeer y el frijol se ajustó satisfactoriamente al modelo semiautónomo generado a partir de éste. Estos modelos explicaron por sí sólo 40% del comportamiento de las trayectorias de las plantas con interferencia (modelo nulo) en tanto que el índice de vecindario explicó otro 45 a 50%.

La caza de "funciones elefante" con el modelo neutro indicó que las premisas de aditividad y proporcionalidad resultan ser aproximaciones bastante aceptables. Los modelos neutros tuvieron coeficientes de determinación cercanos a 0.90, y 8 de 12 vectores de parámetros en la repetición 1 fueron series descendientes no lineales

como se esperaba en caso de ser razonables las premisas del vecindario estudiadas. Este resultado es sorprendente si se considera la complejidad de las comunidades experimentales y de sus sistemas diferenciales. Congruentemente, la bondad de ajuste del modelo de Vandermeer y su capacidad de predicción fueron también bastante satisfactorias. Estas conclusiones, obtenidas con los modelos neutro y de Vandermeer deterministas y simplificados, fueron corroboradas en lo general por el modelo estocástico.

El análisis gráfico de los ajustes del modelo determinista y sobre todo del modelo estocástico sugirieron algunas razones para las insuficiencias del modelo, entre las que destacan la posibilidad de que la interferencia entre las plantas fuese más asimétrica que lo que plantea éste. A la luz de dicha posibilidad se reexaminó la estructura del modelo y se encontró que al insertar el índice de vecindario en el término de retroalimentación de la función de Richards éste se ve afectado por el parámetro  $b$  y en consecuencia se confunden la asimetría de la curva de crecimiento sigmoide con la asimetría de la interferencia, de tal manera que el modelo de Vandermeer puede emular asimetría cuando no la hay, negarla cuando sí existe ó proponer formas de asimetría que no son biológicamente realistas. Para dar mayor generalidad al modelo, conviene entonces modificarlo de manera que estos dos fenómenos se separen.

#### Comparación del Modelo de Vandermeer 1989 con modelos afines que relajan algunos supuestos del índice de vecindario.

Aikman (1990) generó un modelo dinámico para monocultivos con cohortes, basado también en la función de crecimiento de Richards en el que se modela explícitamente la competencia asimétrica. En nuestra investigación desarrollamos dos versiones de este modelo para el caso de dicultivos. A pesar del mayor número de funciones y parámetros involucrados, el desempeño fué sorprendentemente pobre al menos al intentar ajustarlo a los dicultivos experimentales de este estudio. Las causas de este pobre desempeño con sistemas de interferencia intensa y trayectorias divergentes pudieran ser más generales y estructurales: la forma sigmoide de sus isoclinas de equilibrio genera un sistema biestable en el que los puntos de equilibrio estable pueden estar lejos de situaciones de dominio y reducción muy marcadas como las estudiadas aquí o como algunas de las ajustadas por el mismo Aikman (1990).

Alternativamente, generamos una versión modificada del modelo de Vandermeer en la que las biomásas de los vecinos son elevadas a potencias por estimar, de manera que su efecto sobre el vecino puede ser más ó menos que proporcional a su peso. A la vez que introduce la posibilidad de la interferencia asimétrica, el nuevo modelo relaja otros supuestos alométricos fuertes del modelo de Vandermeer (1989) que lo hacen más flexible. Este nuevo modelo elevó la bondad de ajuste (PPKS=0.39, CD=0.93) respecto del obtenido con el modelo de Vandermeer (PPKS=0.30, CD=0.85), a costa de cuatro parámetros adicionales.

Para terminar diremos que el desarrollo de modelos predictivo para auxiliar el diseño de policultivos será posiblemente un proceso largo de generación, análisis y validación, así como de comparación de ventajas y desventajas entre modelos afines y entre estrategias de modelación cualitativamente distintas y, a la larga, de uso simultáneo de varias de estas estrategias. En este estudio intentamos señalar las ventajas y también identificar los posibles límites del modelo de Vandermeer y (en términos más generales) de la estrategia basada en modelos autónomos basados en la función de crecimiento de Richards. Nuestra conclusión es que el modelo de Vandermeer (1989) es un muy buen modelo heurístico y un modelo predictivo bastante satisfactorio, con algunas limitaciones estructurales que pueden ser salvadas con modificaciones como las propuestas en el párrafo anterior y quizás a la larga por otras más parsimoniosas. Tanto las premisas de aditividad y proporcionalidad del índice de vecindario como otras no abordadas en este estudio merecen seguirse estudiando teórica y empíricamente. Esperamos que los modelos, policultivos experimentales y herramientas de simulación y análisis estadístico que hemos generado sirvan de base para nuevos y más amplios estudios del problema.

Consideramos que los modelos dinámicos, autónomos en la biomasa, con espacio explícito y a la escala del individuo que hemos estudiado, desarrollado y validado tienen buenas posibilidades de integrarse provechosamente a una estrategia de uso de modelos jerárquicamente anidados, para hacer menos costoso y más ágil el urgente proceso de diseño y evaluación de sistemas agrícolas intensivos y diversificados, ecológica y económicamente robustos.

## ANEXO A

## EL PROGRAMA AGRODINAMICA©

AGRODINAMICA© (García-Barrios 1994) es un programa gráfico escrito en lenguaje C para Macintosh que permite estimar el crecimiento de la biomasa de dos cultivos en cualquier diseño espacio-temporal elegido.

En este programa el usuario define:

- a) la especie y posición de cada individuo de la asociación.
- b) las condiciones iniciales del sistema (i.e. el peso de cada individuo al iniciarse el crecimiento).
- c) los parámetros de crecimiento sin vecinos de las especies que le interesa asociar.
- d) los parámetros de las cuatro funciones de interferencia intra e interespecíficas.
- e) el radio del vecindario a considerar.
- f) la duración del proceso de crecimiento en días.
- g) los momentos de siembra y cosecha de cada especie.
- h) El tamaño del paso de integración numérica con el método Runge-Kutta 4 (Press et al. 1988).

En una parcela virtual dividida en celdas, el usuario "siembra" con el ratón de la computadora las plantas, y obtiene las proporciones de cada cultivo y el arreglo geométrico deseados. Especifica también la distancia entre celdas para definir la densidad global del cultivo. Quedan así establecidas la composición y diseño espacio-temporal de la asociación. Para economizar, en la parcela virtual se puede sembrar únicamente el módulo mínimo que se repite en todo el dicultivo. Los extremos de la parcela se unen para formar una dona (llamada Toro por los Topólogos) a fin de evitar que las plantas de los bordos tengan vecindarios incompletos.

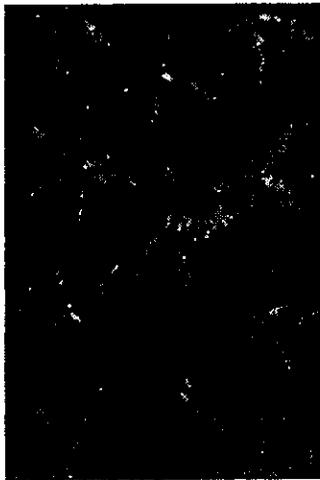
El programa construye e integra numéricamente el sistema diferencial que corresponde al modelo y al dicultivo especificados por el usuario. En una nueva parcela virtual, se despliega de forma gráfica el crecimiento de biomasa en cada celda. Se presenta además para cada especie la curva de crecimiento de la biomasa por unidad de superficie. El programa escribe en archivos ASCII la biomasa final de cada individuo y el rendimiento de cada especie, para su estudio posterior.

En las figuras A.1 a A.3 se ilustran algunos aspectos del programa y en la figura A.4 el tipo de conjuntos de rendimientos de dicultivos que se pueden generar mediante experimentos virtuales para identificar situaciones en las que el policultivo aventaja a los respectivos monocultivos. Se puede ver una demostración del programa en un videoclip generado por Juan Carlos de la Parra y Laura Scholl, incluido en el disco compacto "ECOSUR: veinte años de investigación en Chiapas" (1995) bajo la temática Departamento de Agroecología. Proyecto Sistemas Diversificados para una Agricultura Ecológica y Económicamente Robusta.

Luis García Barrios '94.  
 COLEGIO DE LA FRONTERA SUR  
 S.C.L.C., Chiapas, México.

A G R O D I N Á M I C A

Simulación Espacio-Temporal  
 del crecimiento de unicelulares y  
 de dos cultivos asociados.



presentacion de resultados

DESPLEGAR MATRICES  
 DE DATOS

parámetros de crecimiento

kw	105
kz	210
rw	1
rz	1
w0	1
z0	1

parámetros de alfás

AWW	2000	CWW	3	ALFAMA W W	10
AWZ	2000	CWZ	3	ALFAMA W Z	10
AZZ	2000	CZZ	3	ALFAMA Z Z	10
AZW	2000	CZW	3	ALFAMA Z W	10

parámetros de la parcela

DIM_renglones (<=9)	6
DIM_columnas (<=9)	6
AMB_renglones (<=9)	1
AMB_columnas (<=9)	1
TAMAÑO DE PÍXEL	10

parámetros de tiempo

ITERACIONES	100
RETRASO W	0
RETRASO Z	0
dt (R Kutta 4)	0.1

EPSILON W

0.001
-------

EPSILON Z

parámetros de densidad

DIST INICIAL (cms x celda)	10
DIST FINAL (cms x celda)	50
INCREMENTO DIST	10

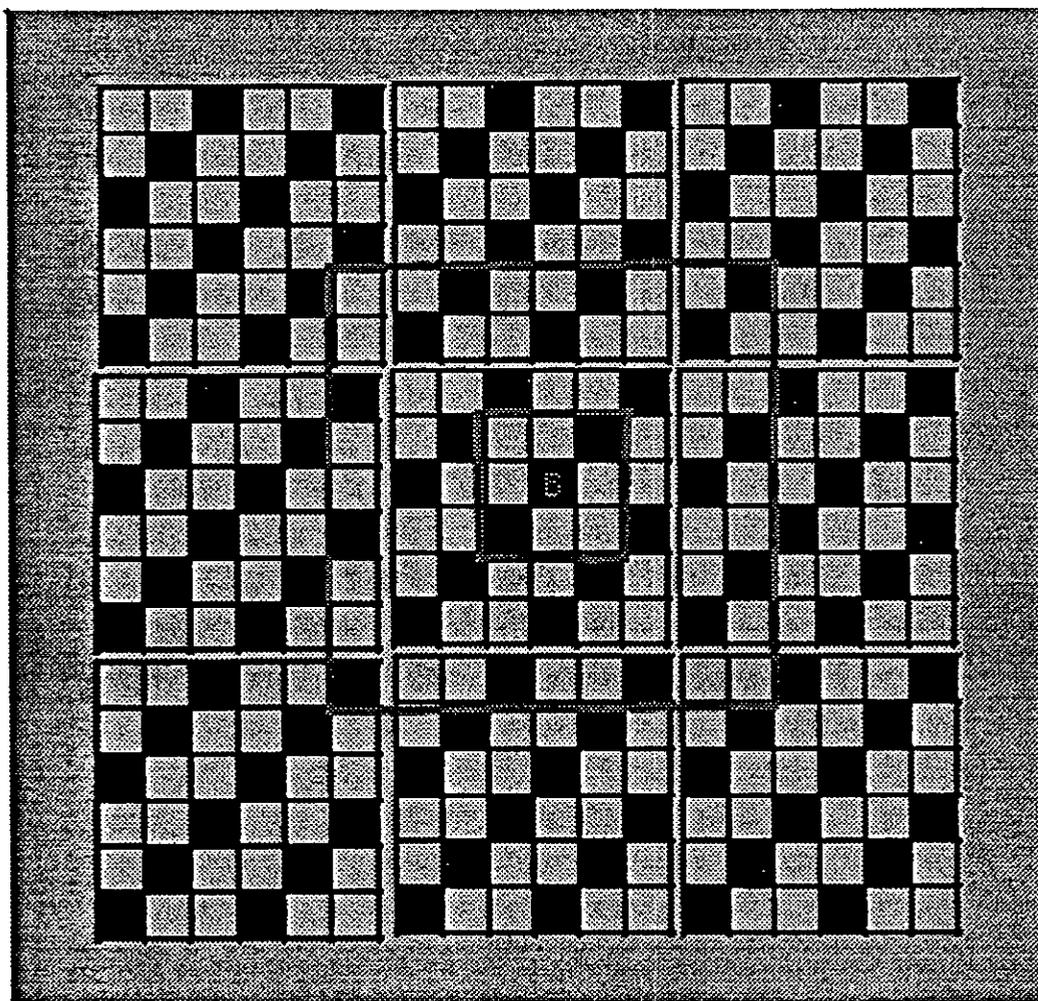
SIN RETICULA

Fig. A1.

Fig. A.2. LA PARCELA DE 6 X 6 CELDAS . ES UN MODULO QUE SE REPITE

SOBRE UNA SUPERFICIE INFINITA, EN ESTE CASO UN "TORO".

EL VECINDARIO DE UNA PLANTA PUEDE ESTAR FORMADO POR LOS PRIMEROS 4 U 6<sup>A</sup> VECINOS , O PUEDE TRASPONER LOS LIMITES DE UN MODULO .



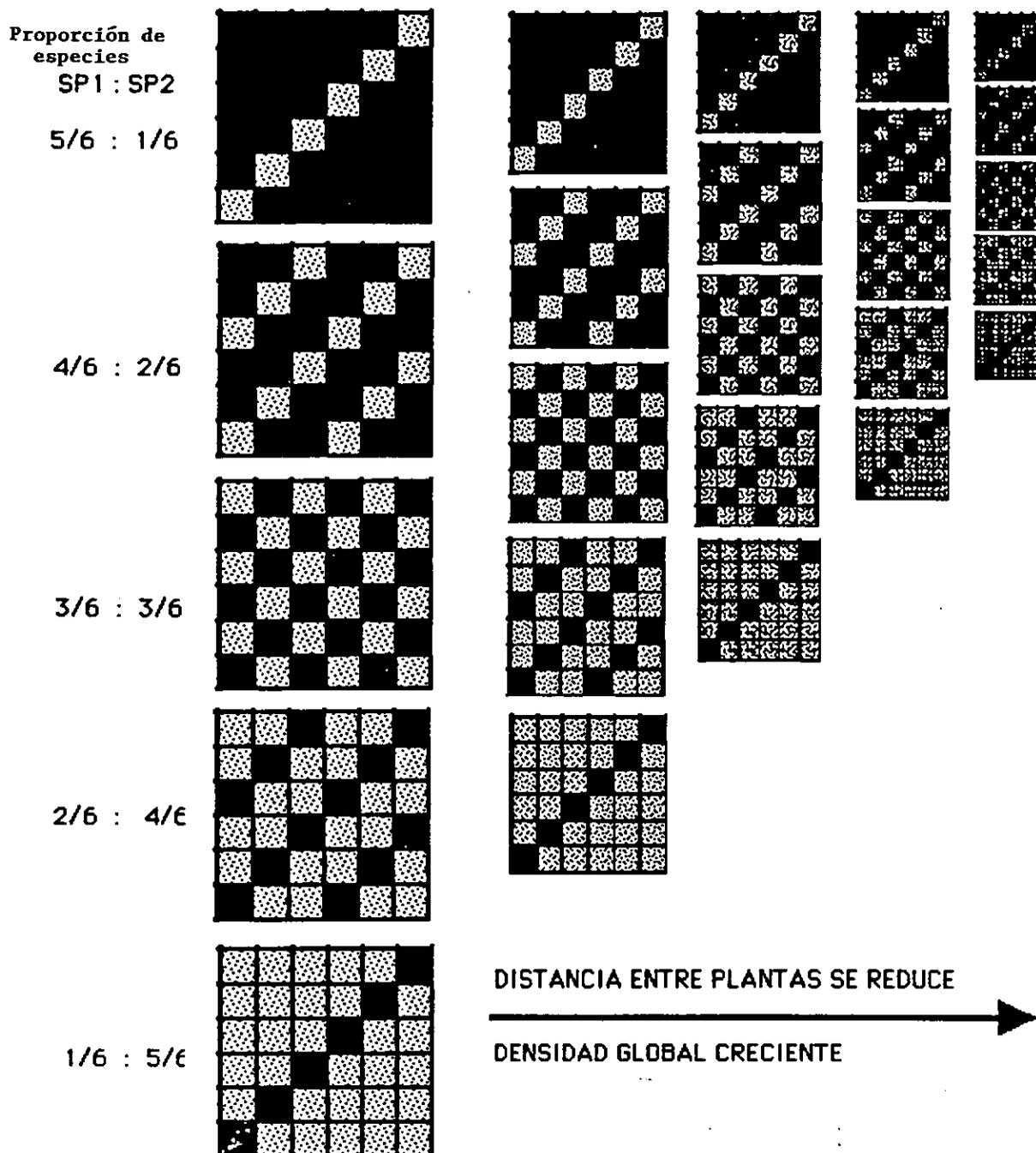
CULTIVO 1



CULTIVO 2

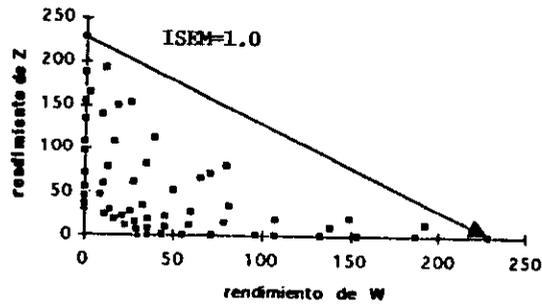
\* Según si solo se consideran las celdas en las posiciones N, S, E y O ó si se incluyan también las de NO, NE, SO y SE.

EL PROGRAMA AGRODINAMICA PUEDE EVALUAR LOS RENDIMIENTOS DE SERIES DE SUBSTITUCION DE DE WIT A DIFERENTES DENSIDADES GLOBALES, PARA GENERAR UN CONJUNTO DE RENDIMIENTOS Y CALCULAR LA RAZON DE SUPERFICIE EQUIVALENTE DE CADA ASOCIACION

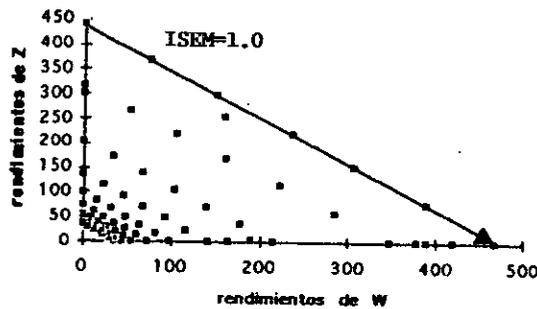


NOTA: POR RAZONES DE ESPACIO NO SE MUESTRAN LAS PARCELAS EN UNICULTIVO.

- a) CONJUNTO DE RENDIMIENTOS DE W y Z  
 exploración de series de  
 sustitución de De Wit a distancias  
 de 5 a 50 unidades entre plantas.



- b) CONJUNTO DE RENDIMIENTOS DE W y Z  
 exploración de series de  
 sustitución de De Wit a distancias  
 de 5 a 50 unidades entre plantas.



- c) CONJUNTO DE RENDIMIENTOS DE W y Z.  
 exploración de series de sustitución de De  
 Wit a distancias de 5 a 50 unidades entre  
 plantas.

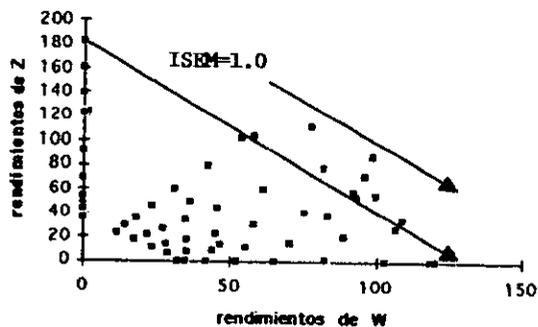


Fig. A.4. Conjuntas de Rendimientos Simulados con Agrodinámica, de 2 especies denominadas W y Z. En a) la interferencia interespecífica es mayor que la intraespecífica y ningún diseño satisface ISEM 1. En b) las interferencias intra e interespecífica son iguales y los 7 diseños sobre la línea diagonal tienen ISEM=1.0. En c) la interferencia interespecífica es menor que la intraespecífica y 9 diseños satisfacen ISEM 1.0; el punto tangente a la flecha externa tiene el valor más alto de ISEM.

## ANEXO B

**El programa VCROPS©**

El programa VCROPS© (Mayer-Foulkes y García-Barrios, 1996) escrito en lenguaje Pascal (Borland) para PC hace lo siguiente:

- a) lee pesos iniciales de los individuos de una comunidad experimental, o los toma de distribuciones normales, lognormales o uniformes simuladas.
- b) lee las especificaciones del sistema experimental y las constantes y variables aleatorias del modelo. Solicita los valores iniciales y la amplitud de exploración de los parámetros por estimar.
- c) lee archivos con vectores de coordenadas, subgrupo y peso de cada planta experimental. Reconstruye la disposición espacial de aquellos individuos sometidos a competencia completa sobre un "toro" topológico para evitar efectos de borde en la simulación. (La modelación de la comunidad como un "toro" supone que el usuario ha eliminado de su base de datos observados una franja de 2 ó 3 plantas de ancho alrededor de toda la parcela experimental, en la que se suelen presentar los efectos significativos de borde). Despliega gráficamente la comunidad en dos dimensiones, asignando distinto color a cada grupo, para verificar que el arreglo sea el indicado.
- d) identifica la especie y distancia de cada vecino de una planta y construye el correspondiente término de vecindario de su ecuación diferencial. El criterio de inclusión de una planta en el vecindario de otra es especificado por el usuario.
- e) integra numéricamente el sistema diferencial de la comunidad completa con el método Runge-Kutta 4 con paso adaptable. En otras palabras, simula el crecimiento de cada individuo en interacción con su vecindario.
- f) despliega gráficamente las trayectorias simuladas de cada grupo y subgrupo. Opcionalmente les sobrepone los pesos observados para auxiliar la elección de valores iniciales de los parámetros, y para evaluar cualitativamente el ajuste estadístico final.
- g) construye para cada subgrupo y cosecha la distribución acumulada de pesos observados y la distribución simulada respectiva
- h) para cada subgrupo compara la distribución observada y simulada, calcula la D de Kolmogorov-Smirnov y la probabilidad asociada a éste.
- i) calcula el promedio ponderado de los n estadísticos de Kolmogorov Smirnov obtenidos (PPKS). Busca el vector de parámetros del modelo que maximiza este estadístico, usando el método de minimización sin gradiente propuesto por Powell y

adaptado a la función PPKS por Mayer-Foulkes. En otras palabras, busca la mejor aproximación del conjunto de distribuciones simuladas al conjunto de distribuciones observadas en cada cosecha.

j) hace análisis de sensibilidad del estadístico PPKS ante cambios en parámetros selectos. Esto facilita la búsqueda de valores iniciales de los parámetros a estimar, y contribuye a jerarquizar los distintos componentes del modelo.

k) genera archivos de salida que contienen el vector de parámetros estimados, los estadísticos de bondad de ajuste, el vector de pesos de cada planta y el vector de índices de vecindario asociados a éstas.

Algunas de las rutinas utilizadas en el programa fueron tomadas de Press et al. (1988):

1. Generador de números aleatorios (secc. 7.1)
2. Ordenador ascendente de valores (secc. 8.4)
3. Método de Powell para minimización sin gradientes (secc, 10.5)
4. Comparación de Distribuciones de Kolmogorov Smirnov (secc.13.5)
5. Integración de ecuaciones diferenciales ordinarias (Método de Runge Kutta4 (secc. 15.1) y control adaptable de tamaño de paso para Runge Kutta4(secc.15.2)

## ANEXO C

**Interacciones Ecológicas y Dinámica Observada en los Dicultivos con Cohortes de Rábano-Frijol.**

En este anexo describiremos la dinámica de la comunidad vegetal que sirvió de base para el estudio y validación de los modelos, y presentaremos las evidencias de sus interacciones ecológicas más importantes en tiempo y espacio. Queremos mostrar la complejidad del tipo de sistemas cuyos rasgos dinámicos más importantes se pretende capturar con los modelos estudiados y dar más elementos para juzgar la validez y las limitaciones de los supuestos biológicos y ecológicos explícitos e implícitos en éstos. Apoyaremos fuertemente la exposición en gráficas y figuras, y sólo nos referiremos en el texto a los aspectos más relevantes. Haremos referencia por separado a las repeticiones uno y dos del experimento únicamente cuando sus diferencias sean importantes.

**El crecimiento de las plantas sin vecinos**

La biomasa del rábano sin vecinos creció siguiendo una trayectoria sigmoideal, con el punto de inflexión sesgado hacia la segunda mitad del crecimiento. El período de crecimiento lento abarcó los primeros sesenta días, y el crecimiento rápido se acompañó de un incremento considerable de la varianza en los pesos, la cual se redujo y homogeneizó aceptablemente al usar la transformación logarítmica del peso (figura C.1). La altura del follaje del rábano tuvo un comportamiento similar al del peso (figura C.1).

En la primera mitad del experimento el frijol creció en forma exponencial y, en términos relativos, más rápido que el rábano. Su biomasa decayó después de los 91 días después de iniciado el experimento, en parte debido a la pérdida natural de hojas pero sobre todo por la dificultad que tuvieron las plantas sin vecinos para fructificar adecuadamente debido a la fungosis que atacó a las plantas. La varianza en esta segunda mitad del crecimiento también aumentó considerablemente y no se homogeneizó con la transformación logarítmica del peso (figura C.2). La altura del frijol también siguió un proceso similar al del peso pero la varianza fué mucho más homogénea durante todo el desarrollo (figura C.2).

La altura máxima promedio del rábano fue de 60 cm y la del frijol de 40 cm. El peso fresco máximo promedio del rábano fue del orden de 500 gramos y el del frijol 15 a 20 veces menor. Esta notable diferencia señala al rábano como la especie potencialmente dominante en la asociación. Sin embargo, el frijol tiene un acelerado crecimiento inicial en biomasa, y sobretodo en altura, y un amplio despliegue de follaje temprano. Por ello tiene también el potencial para revertir esta situación si se le siembra antes de que el rábano tenga un tamaño crítico.

Ambas especies mostraron cierto menoscabo en su crecimiento al estar aisladas. Este efecto varió entre individuos, y se acentuó con el tiempo.

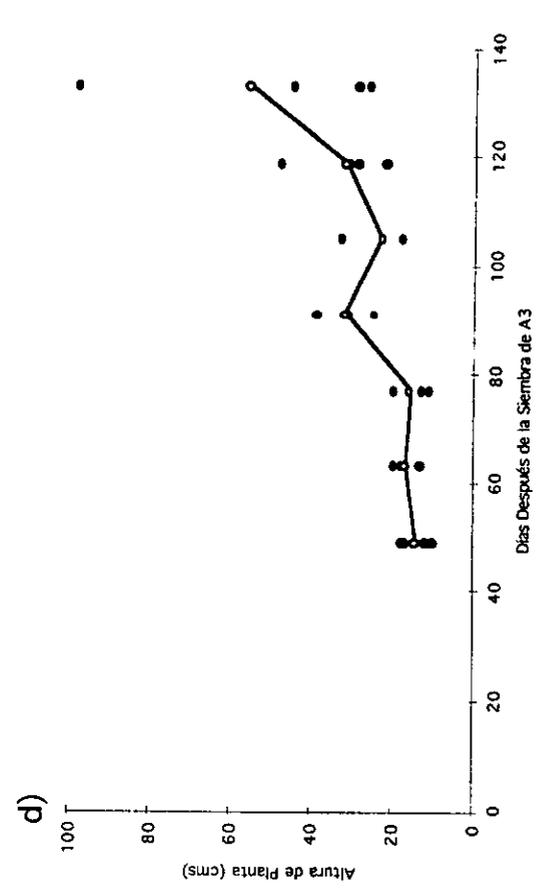
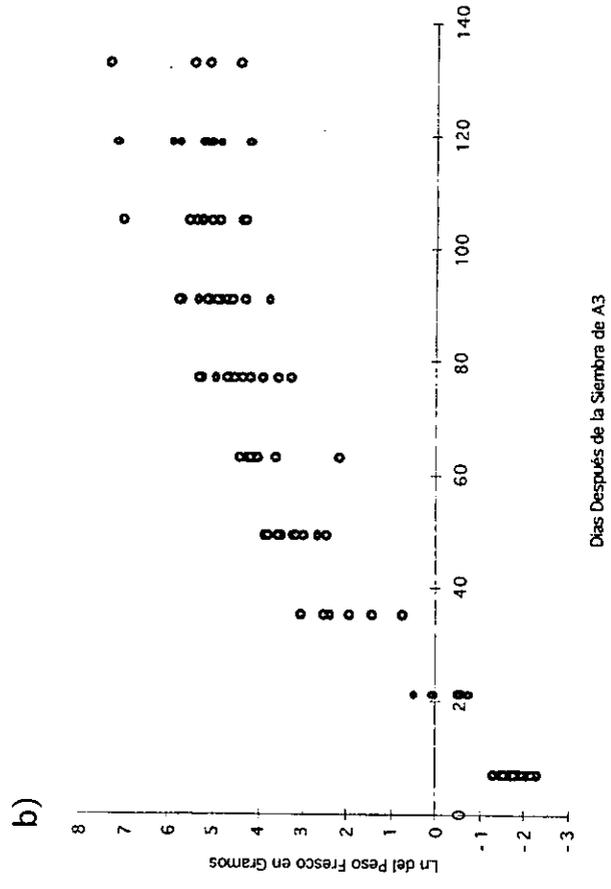


Fig. C.1. Crecimiento en peso y altura de las plantas de rábano sin vecinos. (a) Dinámica del logaritmo natural del peso fresco (órgano subterráneo de reserva + follaje) de cada individuo en la repetición uno; (b) Idem repetición 2 del experimento; (c) Dinámica de la altura de la planta en la repetición uno. Círculos negros indican individuos; círculos blancos su valor promedio; (d) Idem repetición 2 del experimento.

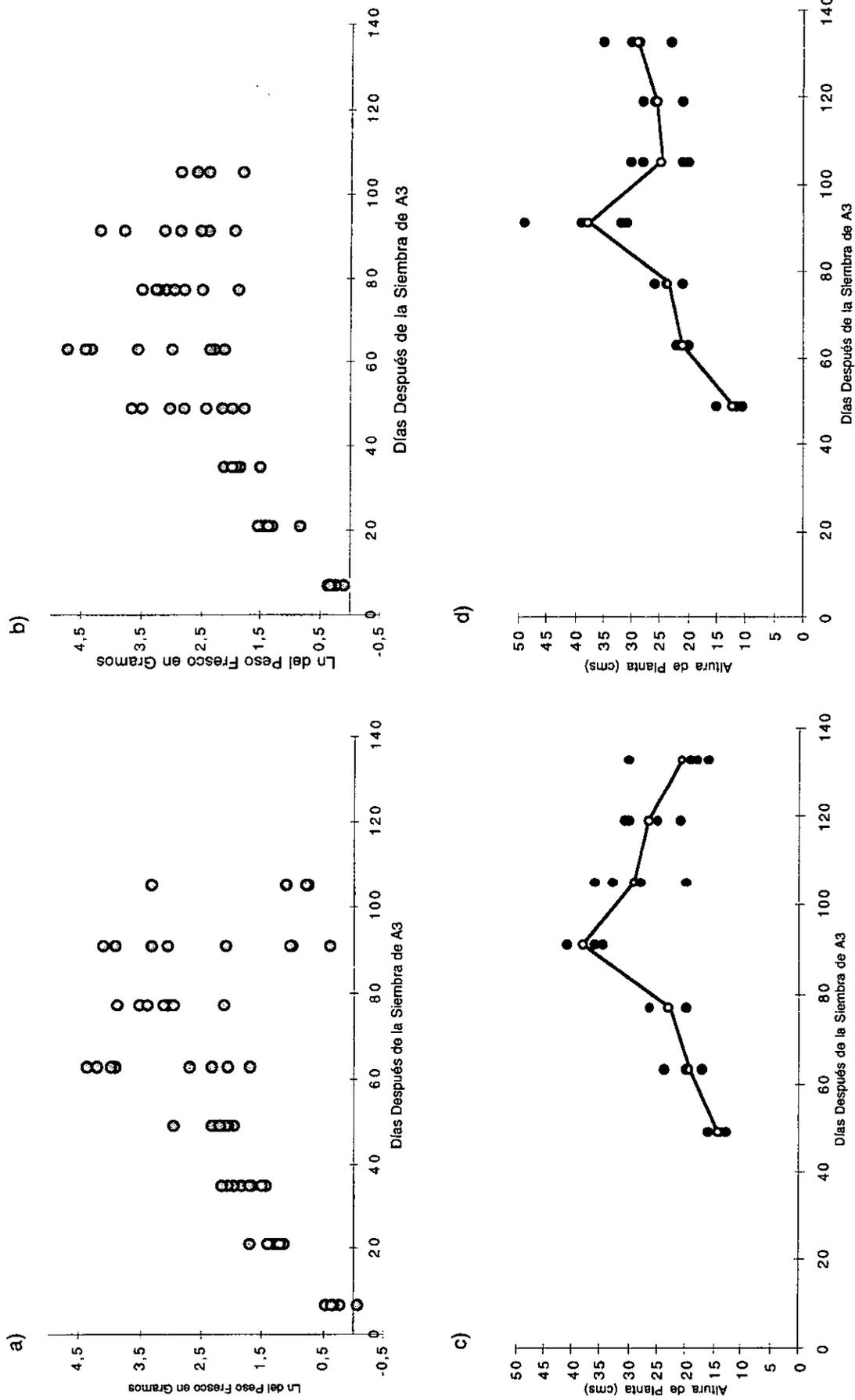


Fig. C.2. Crecimiento en peso y altura de las plantas de frijol sin vecinos. (a) Dinámica del logaritmo natural del peso fresco ( tallo + hojas + vainas) de cada individuo; (b) Idem repetición 2; (c) Dinámica de la altura de la planta. Círculos negros indican individuos; círculos blanco su valor promedio; (d) Idem repetición 2.

Describiremos ahora la dinámica de los dicultivos tratando a cada uno de sus cinco grupos de plantas (A3, A2, A1, B2, B1) sin distinción de subgrupos.

#### Desarrollo del Follaje, Ocupación del Dosel y Captura de la Radiación Fotosintéticamente Activa por cada Grupo de Plantas.

El análisis de las imágenes ortogonales del diseño #1 (figuras C.3 a C.8) muestra que durante los primeros 40 días no hubo casi follaje de frijol ni sobreposición de las hojas de las tres cohortes de rábano ó un significativo sombreado a distancia entre ellas . Alrededor del día 40 el follaje del frijol B2 interfirió súbitamente con las cohortes A2 y A1 y codominó el dosel con el rábano A3 hasta el día 66. El frijol B1 se mantuvo inmediatamente abajo del dosel (compartiéndolo ocasionalmente) y siempre por arriba de los rábanos A2 y A1. En adelante el frijol B2 fue perdiendo su posición en el dosel; esto ocurrió más rápido en las bandas de la comunidad con más plantas A3. A los 98 días y hasta el fin del experimento, el dominio del dosel por A3 fue casi total. La dinámica de la altura promedio de cada grupo confirma lo anterior.

Durante la primera mitad del experimento se apreció a simple vista la distinta dinámica de ocupación del dosel entre las bandas de cultivo que tuvieron más frijol y las que tuvieron más rábano A3. Se apreció también en la etapa más temprana una mayor conservación de la humedad superficial del suelo en las bandas con más cobertura.

La dinámica de ocupación del dosel pareció ser en algunos aspectos como la que ocurre en muchas comunidades naturales en las que plantas pioneras de rápido crecimiento (en este caso representada por el frijol) son a la larga desplazadas por plantas de crecimiento más lento pero porte final mayor (representadas por el rábano A3). Este es también el caso de sistemas de policultivo cuya posibilidad de éxito es particularmente sensible a las fechas de establecimiento de cada especie, y que requieren modelarse dinámicamente.

La radiación fotosintéticamente activa (RFA) se extinguió en el perfil del follaje siguiendo aproximadamente una función exponencial negativa, es decir la ley de Beer (Hart, 1988; Russel et al., 1989) (figura C.9). Por ello, el ambiente lumínico promedio de los distintos grupos de plantas difirió mucho más que sus alturas (figura C.10). El rábano A3 promedio recibió 70-100% de la RFA incidente, salvo durante las cuatro semanas intermedias en las que compartió el dosel con el frijol y recibió solo 40-60%. El rábano A2 promedio recibió entre 80-100 % durante los primeros 30 días, 20-50% durante la parte media y 10-20 % al final de su desarrollo. El rábano A3 promedio recibió 40 -60 % en su etapa inicial, 20-40% en la etapa media y 5-10% en la etapa final. El frijol B2 promedio recibió 80-100% mientras co-dominó el dosel, 40-60% en su etapa media, y 10-20% al final. El frijol B1 promedio recibió 20-40% en sus primeras semanas, 40-60% en su etapa media y 5-20% al final del experimento.

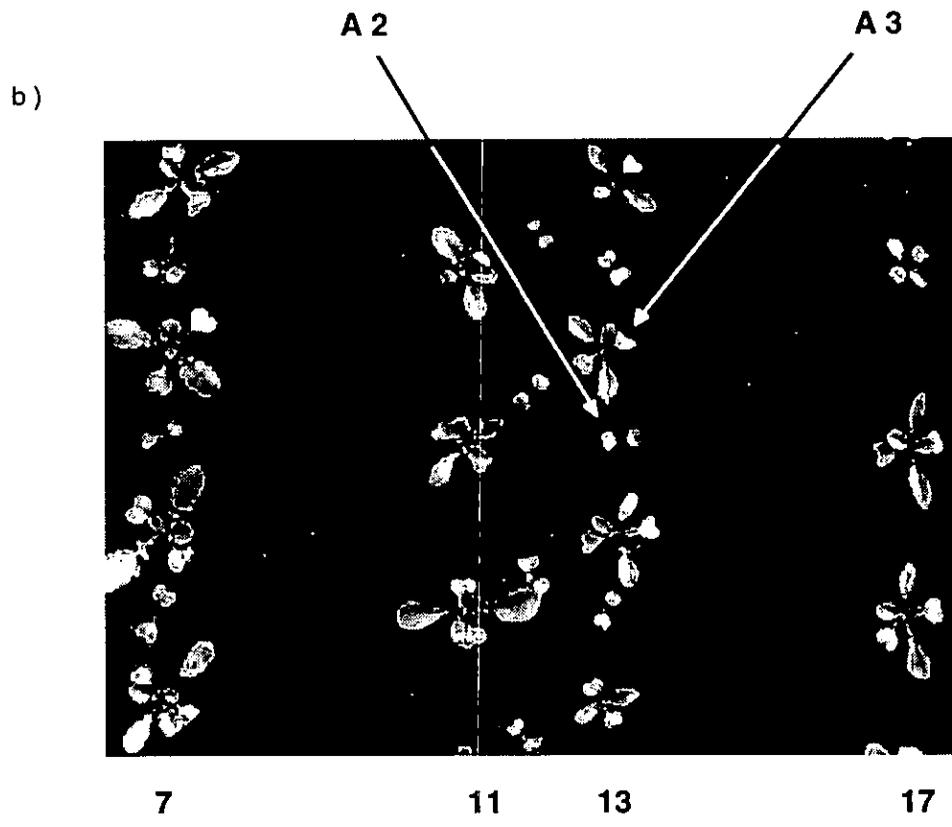
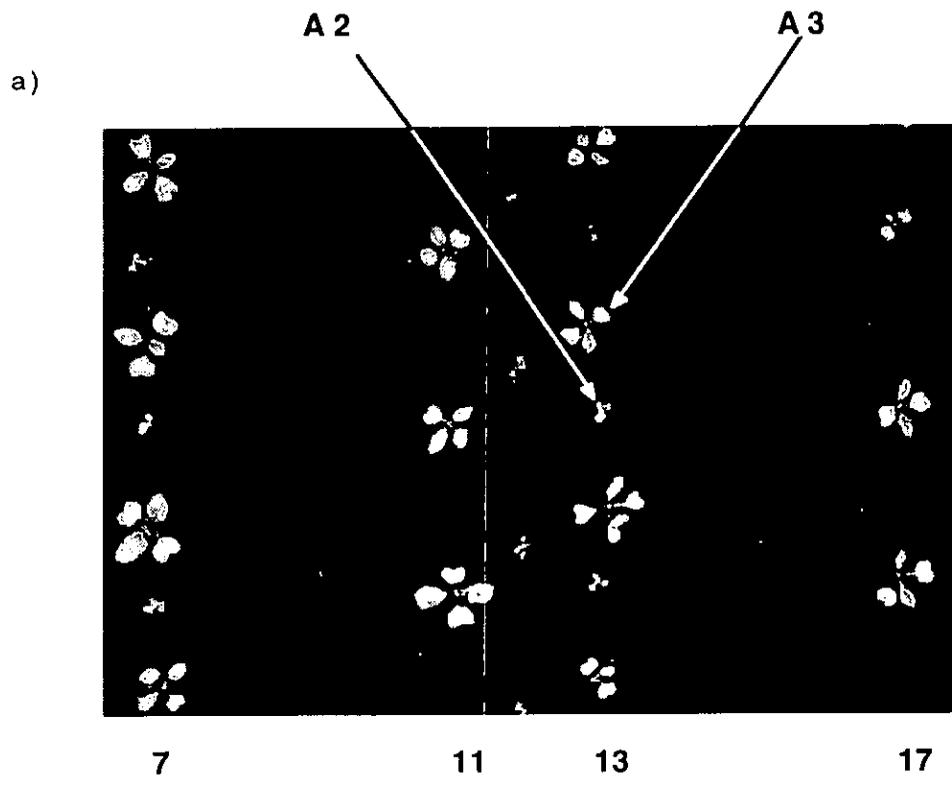


Fig. C.3. Fotografías digitales en proyección ortogonal de una sección de una subcomunidad #1. Ver explicación en la siguiente página.

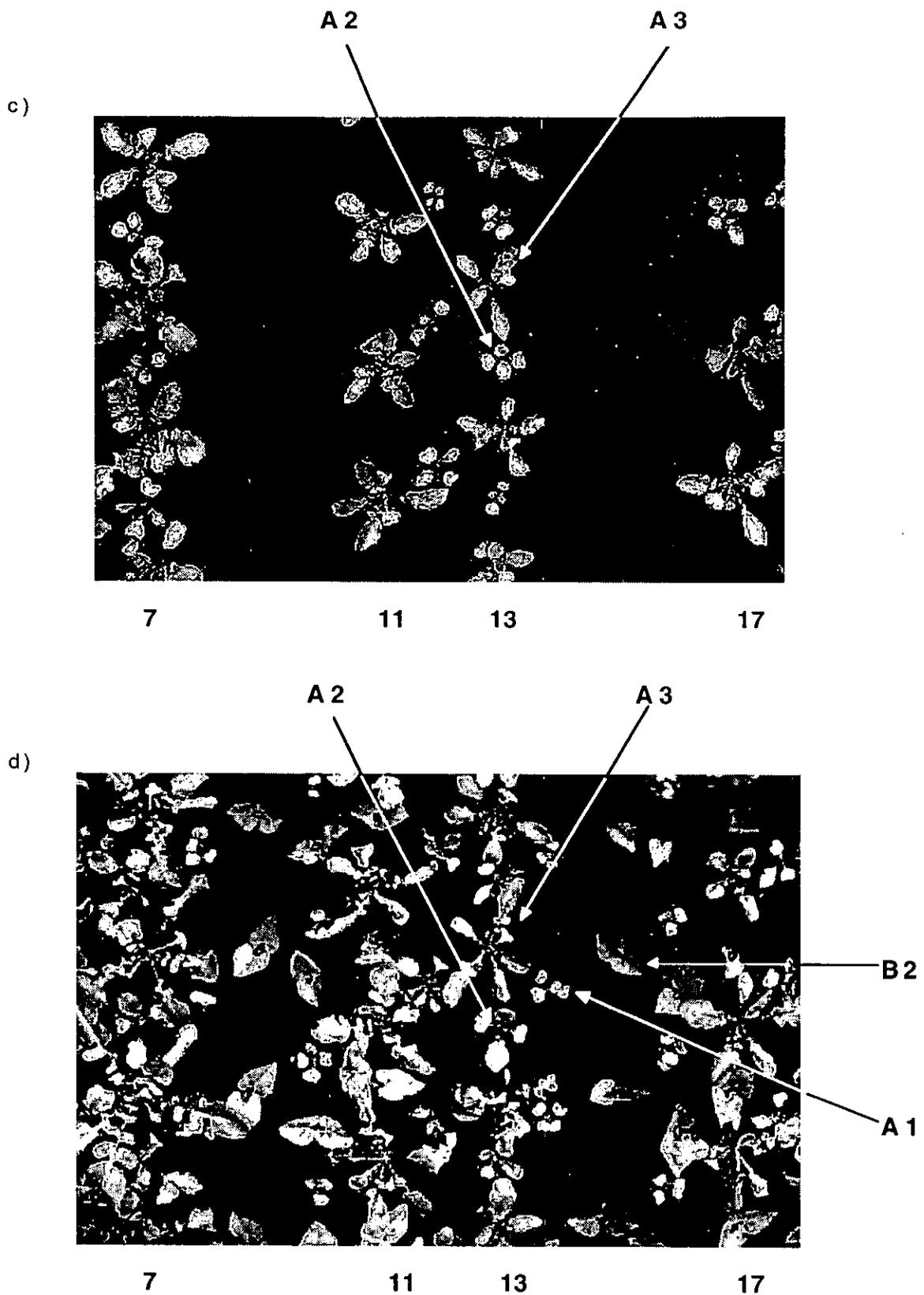


Fig. C.4. (Continuación de la Fig. C.3.) Fotografías digitales en proyección ortogonal de una sección de una subcomunidad #1. Imágenes a los 18(a), 25(b), 32(c) y 38(d) días después de la siembra del grupo A3. En las primeras tres fotografías se aprecian plantas A3 y A2. En la cuarta aparecen ya las cohortes A1 y B2. No hay todavía sobreposición de follaje. En el eje horizontal se indican como referencia los surcos 7, 11, 13 y 17.

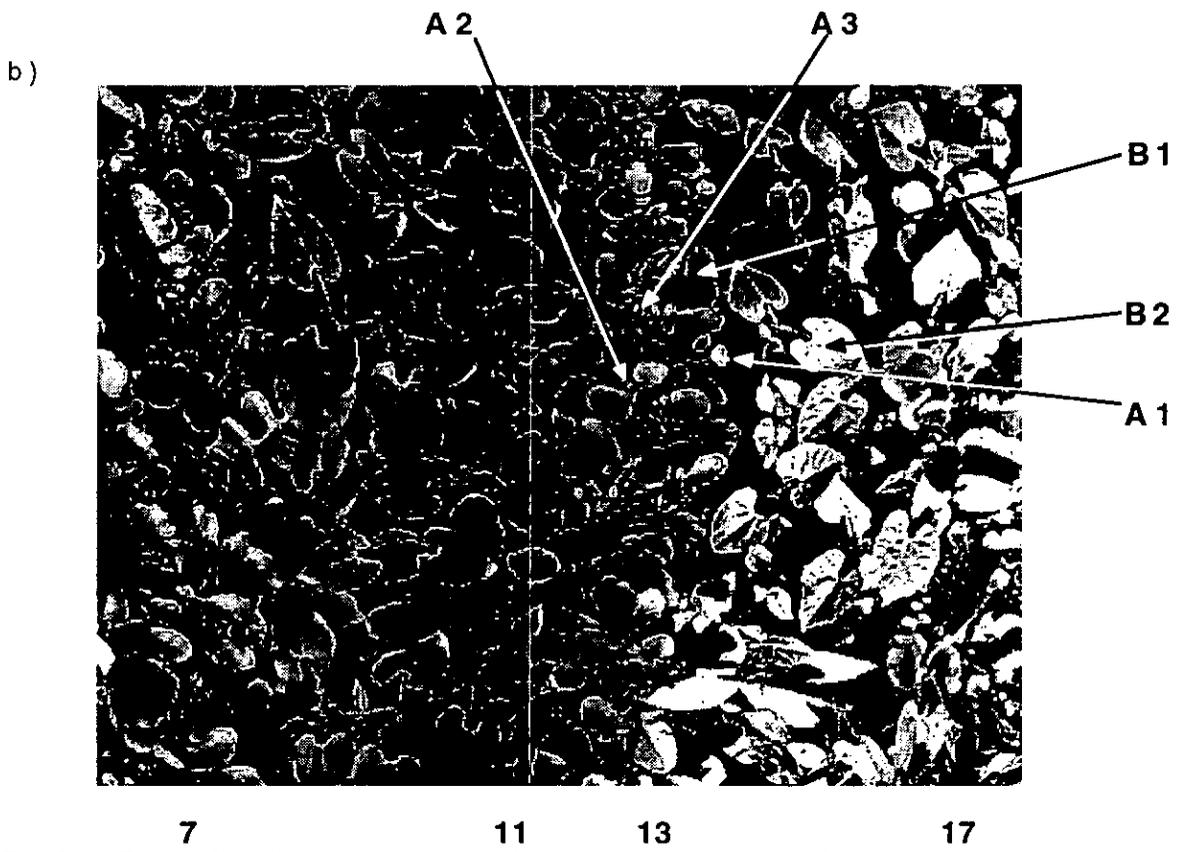
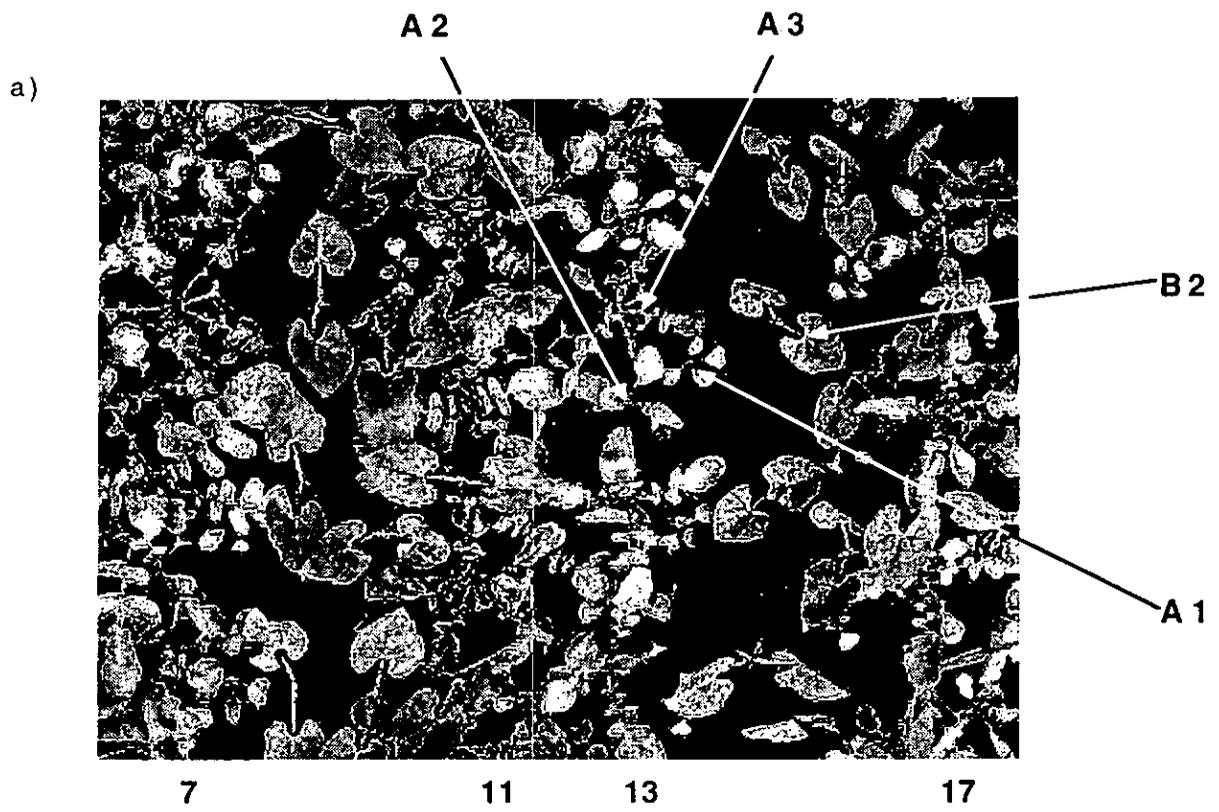


Fig. C.5. Fotografías digitales en proyección ortogonal de una sección de una subcomunidad #1. Ver explicación en la siguiente página.

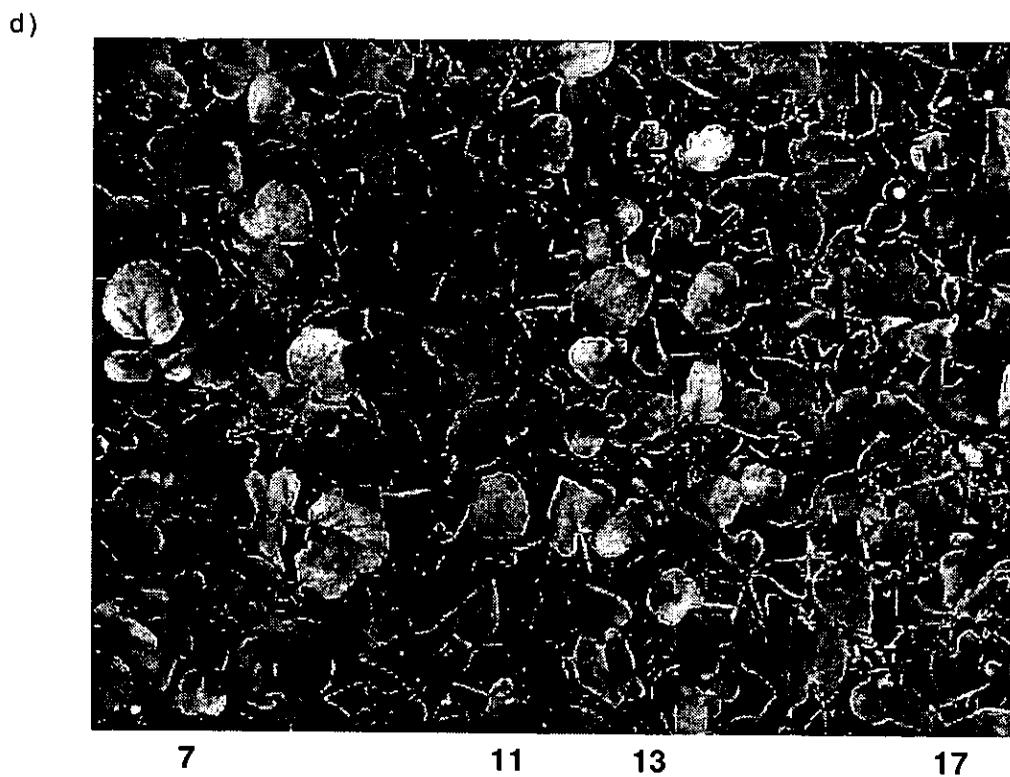
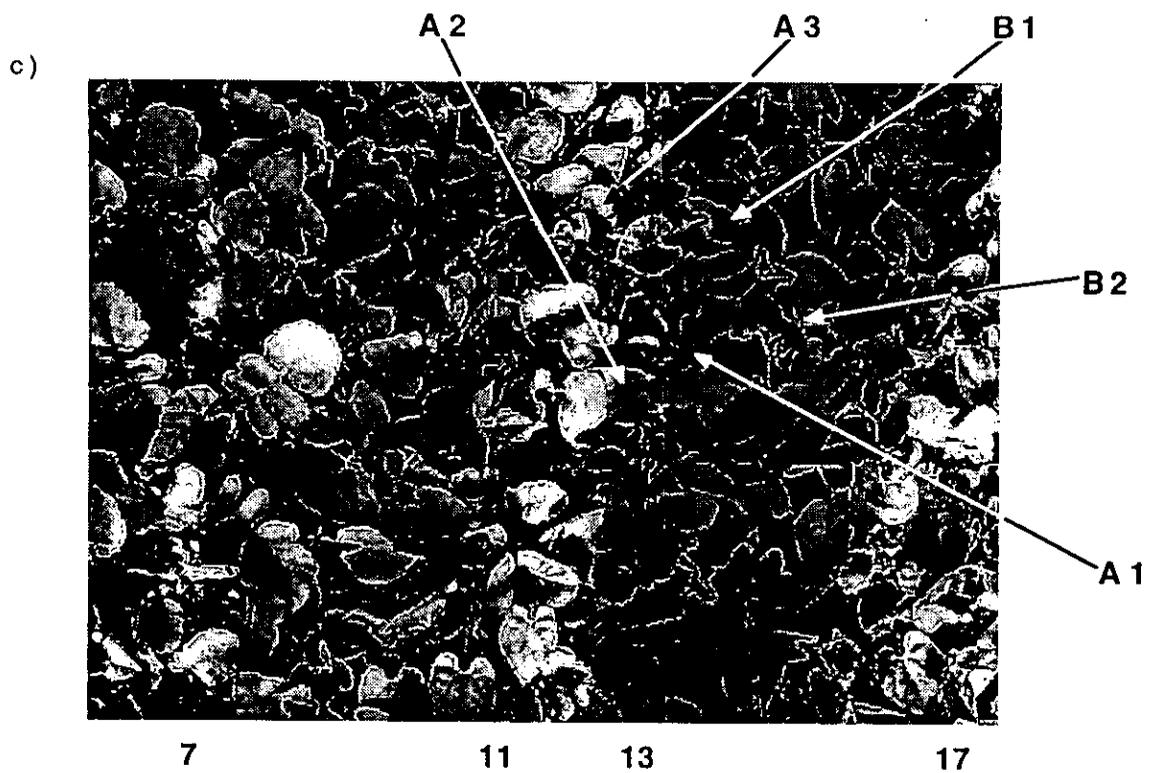
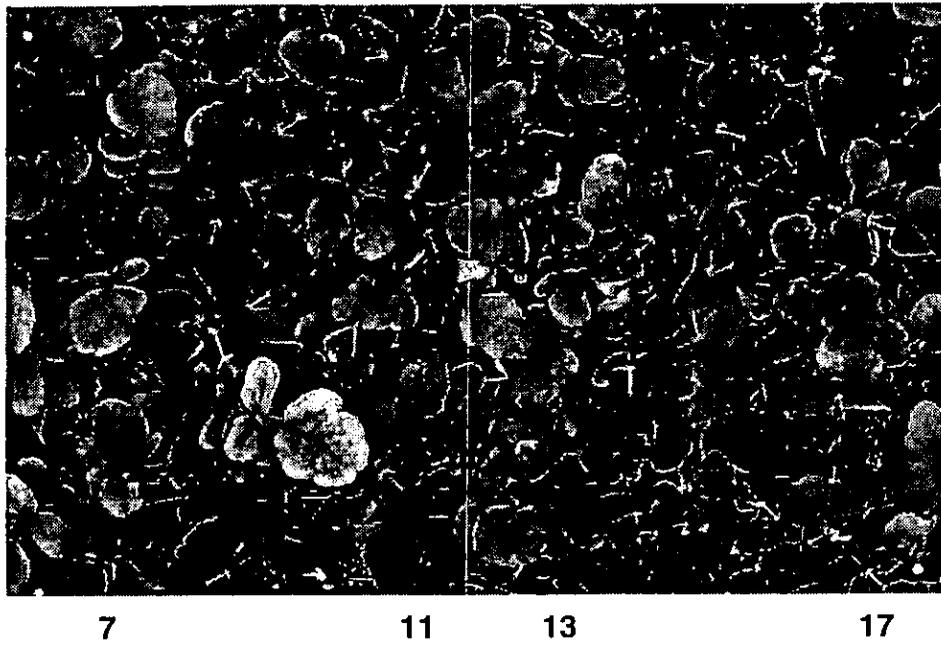


Fig. C.6. (Continuación de la Fig. C.5.) Fotografías digitales en proyección ortogonal de una sección de una subcomunidad #1. Imágenes a los 45(a), 52(b), 59(c) y 66(d) días después de la siembra del grupo A3. Hay sobreposición de follaje, con dominancia del dosel por los grupos A3 y B2. Se distinguen claramente los surcos con mayor cantidad de frijol.

a)



b)

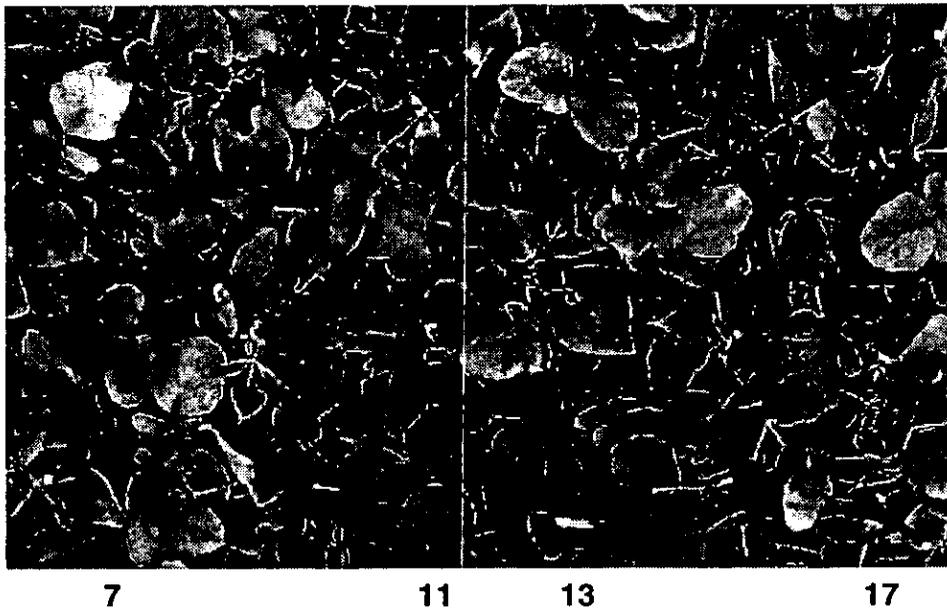


Fig. C.7. Fotografías digitales en proyección ortogonal de una sección de una subcomunidad #1. Ver explicación en la siguiente página.

c)



7

11

13

17

d)



7

11

13

17

Fig. C.8. (Continuación de la Fig. C.7.) Fotografías digitales en proyección ortogonal de una sección de una subcomunidad #1. Imágenes a los 70(a), 77(b), 90(c) y 98(d) días después de la siembra del grupo A3. Se aprecia el creciente dominio del dosel por el grupo A3.

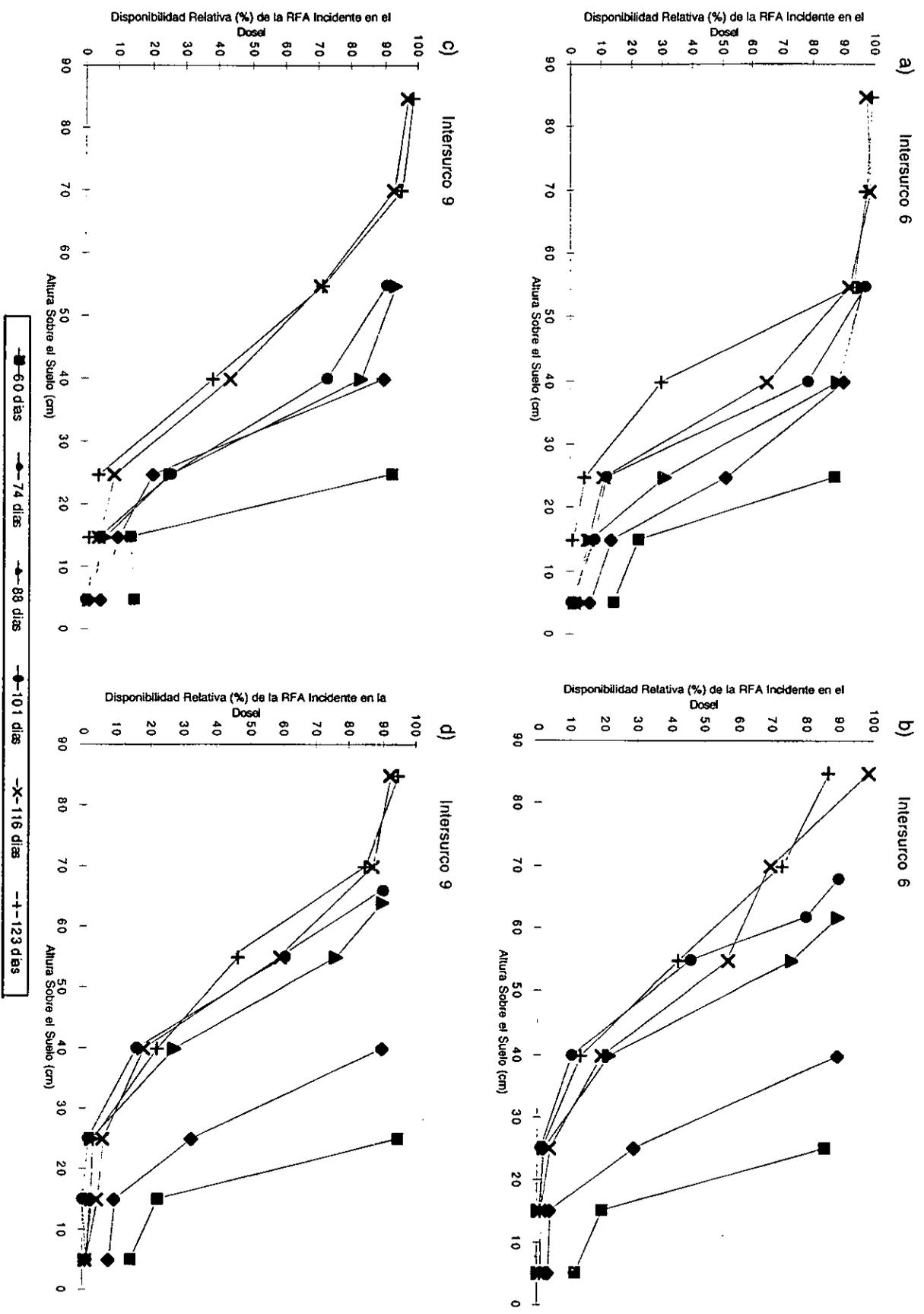


Fig. C.9. Porcentaje de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) incidente que está disponible a diferentes alturas sobre el nivel del suelo, en 6 estadios de desarrollo del sistema (66 a 123 días después de la siembra de A3). (a) intersurco 6; (b) Idem repetición 2; (c) intersurco 9; (d) Idem repetición 2. En el intersurco 6 predominan los rábanos A3 y A2 ; en el intersurco 9 los frijoles B2 y B1.

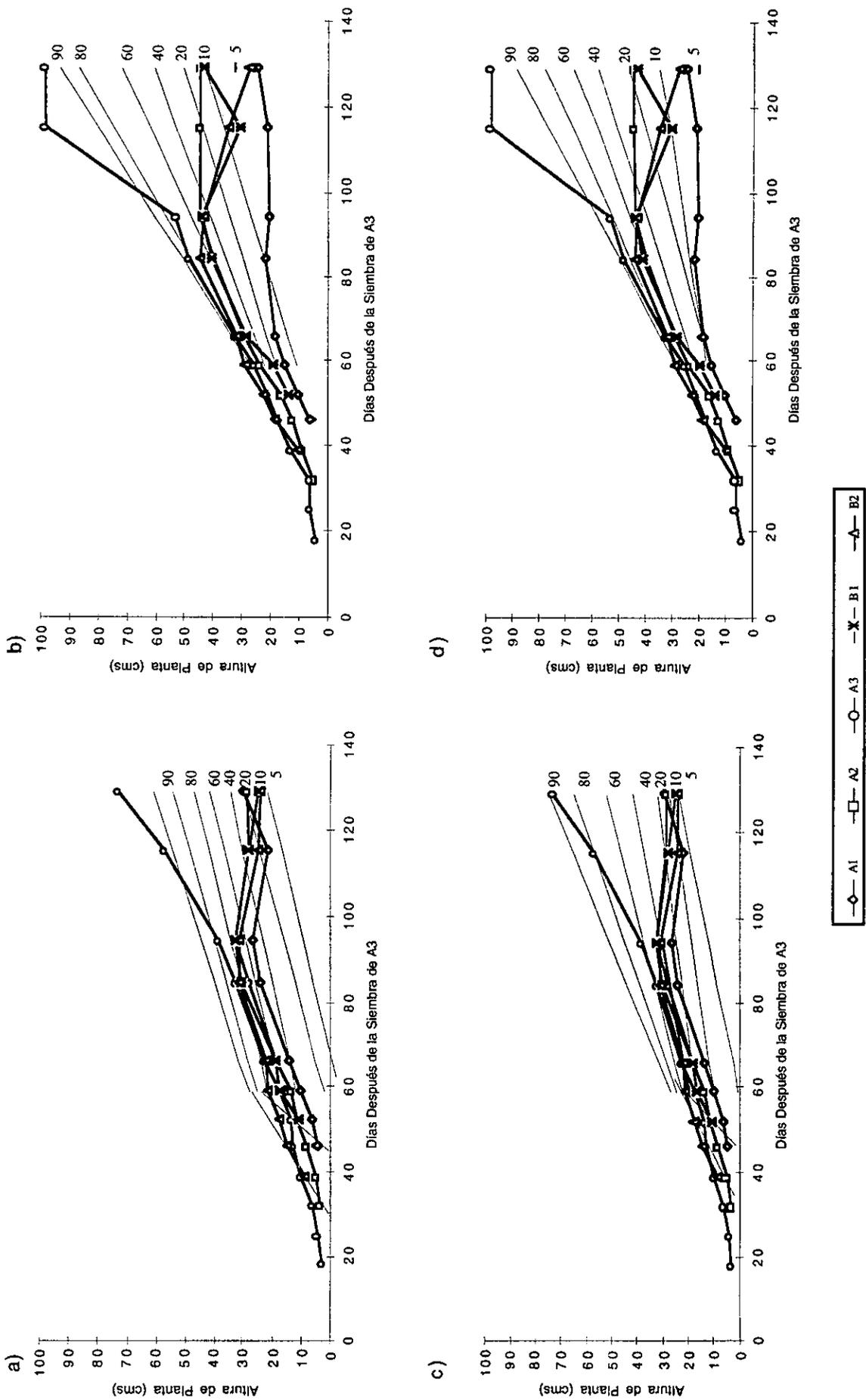


Fig. C.10. Crecimiento en altura de la planta promedio de cada grupo, y % de la RFA total incidente que recibió en promedio su copa en cada momento. Las líneas gruesas son curvas de crecimiento en altura; las líneas delgadas son isolíneas de disponibilidad relativa de RFA. Las isolíneas de cada gráfica fueron calculadas con los datos de las figuras a,b,c y d respectivamente. (a) y (c) corresponden a la repetición 1 del experimento; (b) y (d) a la repetición 2. Las gráficas muestran el cambio relativo en la condición luminica promedio de cada grupo como resultado del crecimiento de toda la comunidad.

El status lumínico promedio de algunos grupos no cambió en forma monotónica con el tiempo sino que tuvo descensos y/o repuntes intermedios. Es decir, la captura de recursos y la habilidad competitiva de cada grupo no fué dinámicamente simple; Sin embargo, podemos decir que, en general, condujo a la creciente dominancia de A3 y la consiguiente reducción de los demás grupos.

Las diferencias en tamaño de semilla, tasa de crecimiento, arquitectura y fenología entre el rábano y el frijol colocó en una condición de competencia por luz muy diferente a las cohortes A1 y B2 durante la primera mitad del experimento, a pesar de haber sido sembradas en la misma fecha.

La posición en el gradiente de altura no solo afectó la disponibilidad de RFA. En la segunda mitad del experimento, una proporción importante de las plantas de frijol sufrió el ataque del hongo *Sclerotinia sclerotiorum* que se agudizó al estar en el ambiente sombrío y cálido-húmedo creado por el dosel de rábano A3. La enfermedad interactuó con los efectos directos de la escasa radiación, redujo aún más el crecimiento, y aceleró la pérdida de hojas. Este fenómeno fue incorporado a los modelos en forma ad hoc.

#### Facilitación e Interferencia en el Sistema Experimental. El tránsito de un efecto neto positivo del vecindario hacia un efecto neto negativo.

A los 35 días el peso fresco de las plantas de los cuatro grupos ya establecidos era ligera pero significativamente mayor en la comunidad que en las plantas aisladas (prueba de Tukey,  $p < 0.05$ ). Esto sugiere un efecto de facilitación directa ó efecto nodriza, cuyos mecanismos, aunque no fueron documentados en esta investigación, parecen haber estado relacionados con una mejor conservación y aprovechamiento de la humedad del suelo en la etapa temprana del crecimiento donde las plantas tuvieron vecinos. En este estudio el término facilitación significa simplemente una ganancia en peso respecto de plantas que perdieron temporal o definitivamente una parte de su potencial de crecimiento por el hecho de estar aisladas y expuestas a factores ambientales adversos.

Conforme las plantas crecieron y el traslape entre individuos aumentó, la diferencia entre las plantas con y sin vecinos cambió de signo y se volvió crecientemente negativa. Esto se aprecia al comparar las curvas de crecimiento del peso fresco con y sin vecinos (figura C.11) y, sobretudo, la dinámica de la razón del peso promedio con vecinos al peso promedio sin vecinos (PCV/PSV) (figura C.12). Cada especie y cohorte tuvo su propia forma de transitar de la facilitación neta a la interferencia neta. El rábano A3 tuvo facilitación neta hasta los 60 días en la repetición uno y hasta los 45 días en la repetición dos. Los grupos A2, A1, B2 y B1 ya no mostraron facilitación neta en la cosecha de 49 días en ninguna de las dos repeticiones. Los frijoles, sin embargo, se mantuvieron en general cerca de la línea divisoria entre ambos efectos netos hasta los 80 días. Esto se explica en parte por la mayor

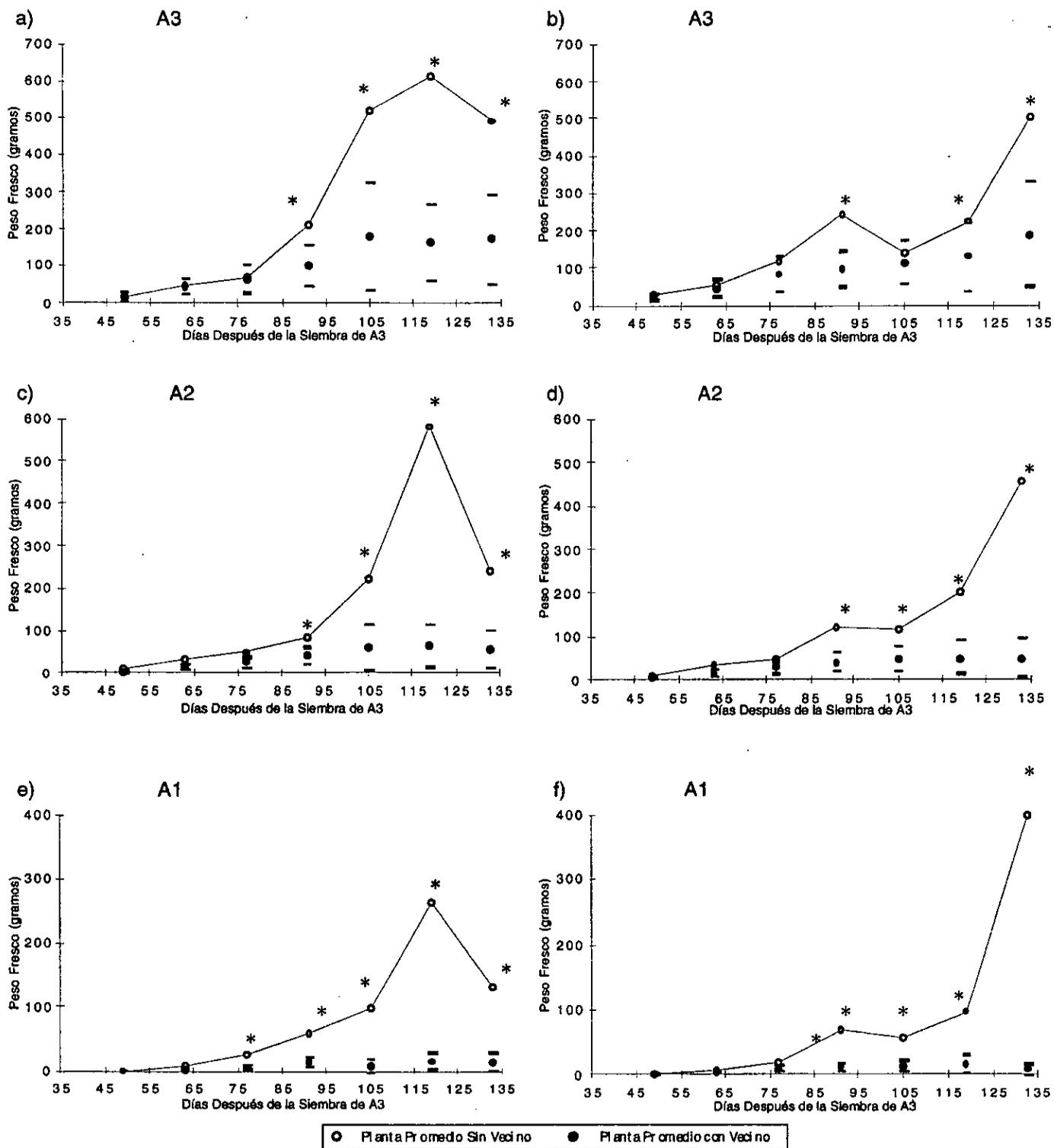
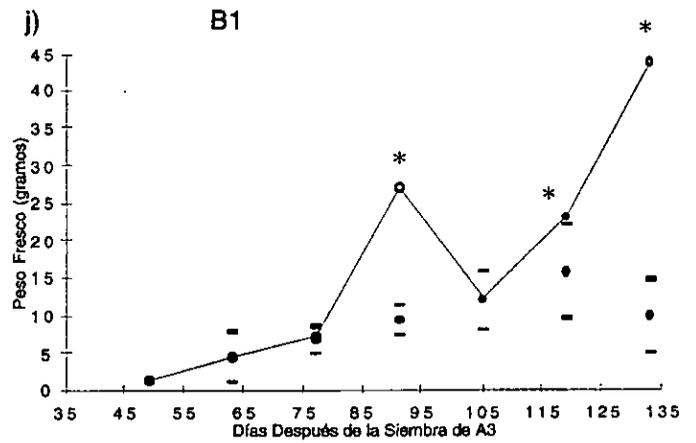
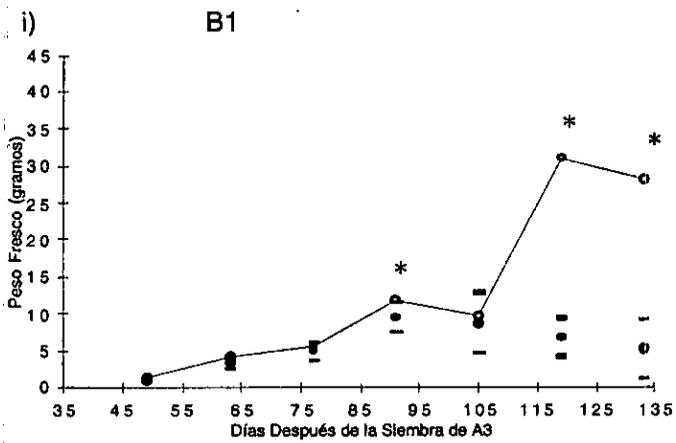
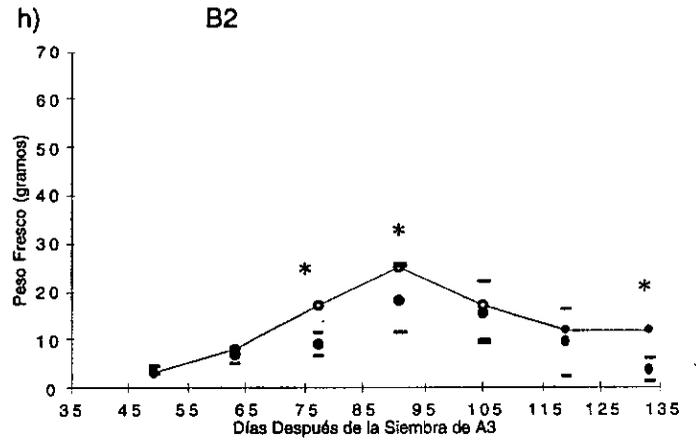
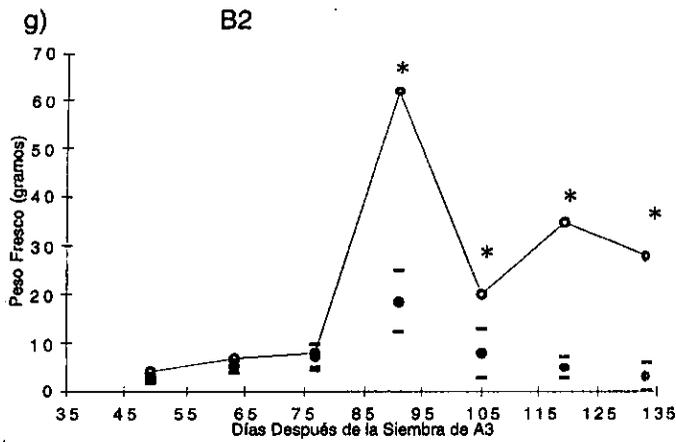


Fig. C.11. Crecimiento en peso de rábanos y frijoles con y sin vecinos. Ver explicación en la siguiente Página.



○ Planta Promedio Sin Vecino    ● Planta Promedio con Vecino

Fig. C.11. Continuación. Crecimiento en peso fresco de rábanos y frijoles con y sin vecinos. Para las plantas con vecinos se presenta el promedio y la desviación estándar; para las plantas sin vecinos sólo el promedio. Los tiempos señalados con \* denotan diferencia significativa entre plantas con y sin vecinos (HSD de Tukey;  $p < 0.05$ ). (a) grupo A3; (b) Idem repetición 2; (c) grupo A2; (d) Idem repetición 2; (e) grupo A1; (f) Idem repetición 2; (g) grupo B2; (h) Idem repetición 2; (i) grupo B1; (j) Idem repetición 2.

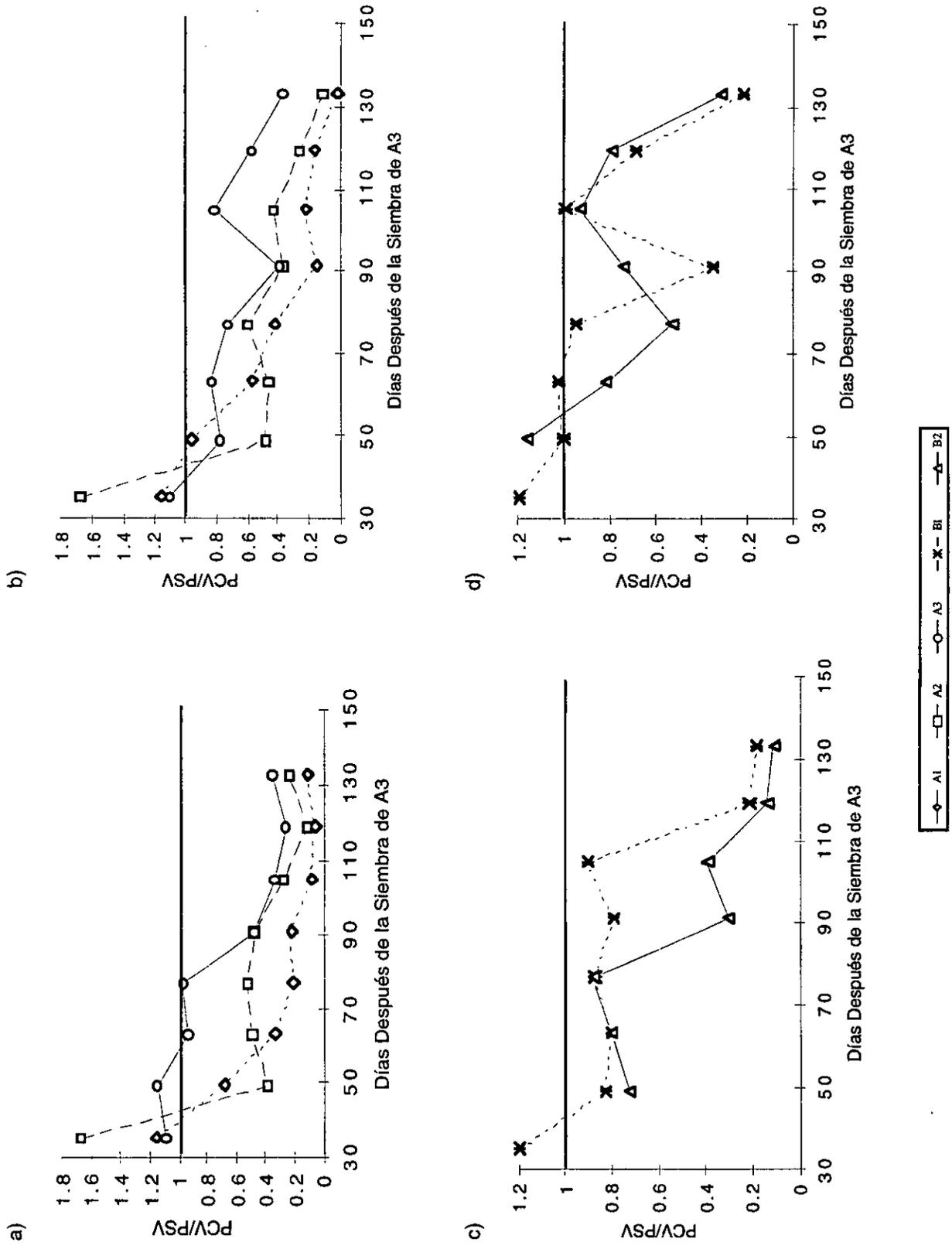


Fig. C.12. Dinámica de la razón entre los pesos promedio de plantas con y sin vecinos (PCV/PSV). Cuando esta razón es mayor que 1, se puede interpretar que el grupo en promedio experimenta facilitación neta; en caso contrario, que experimenta interferencia neta. (a) grupos A3, A2 y A1; (b) Idem repetición 2; (c) grupos B2 y B1; (d) Idem repetición 2.

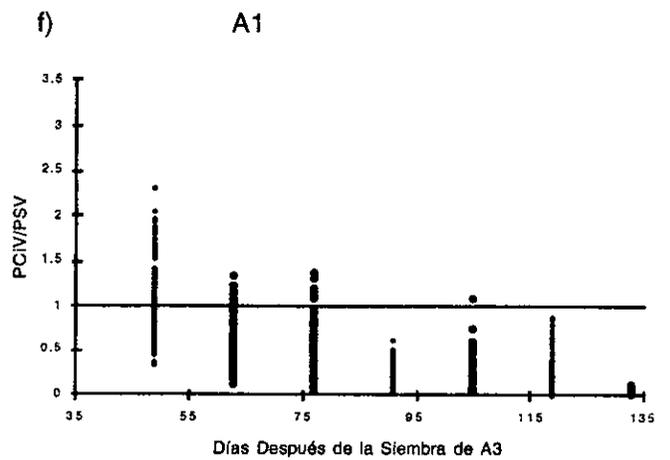
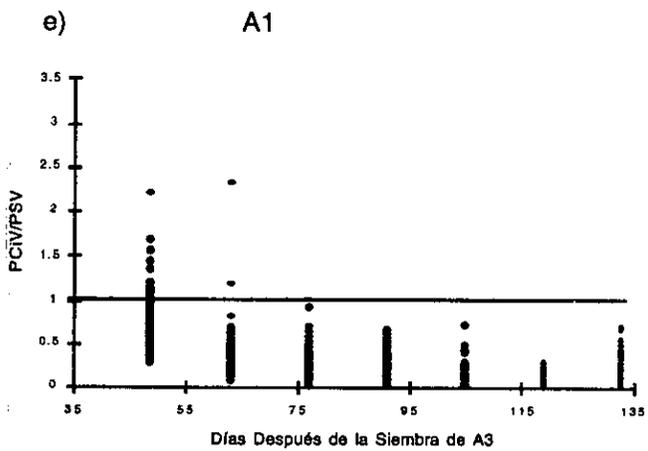
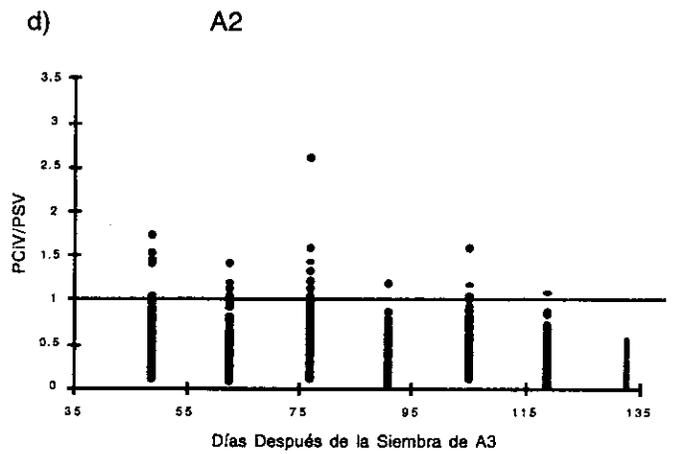
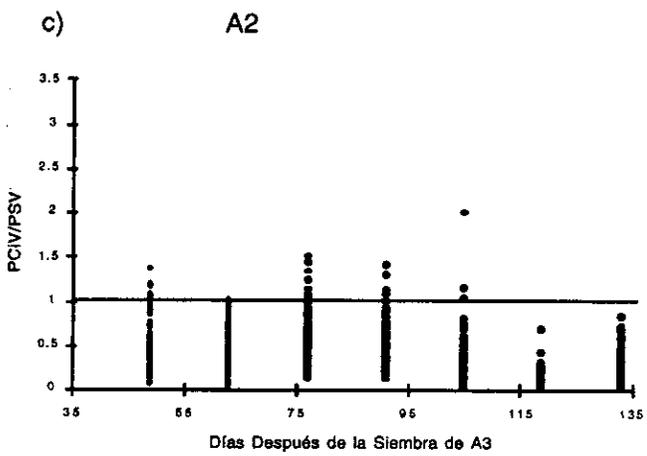
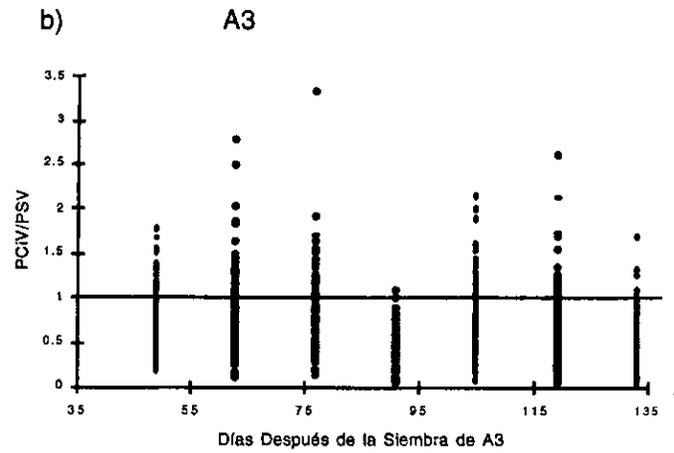
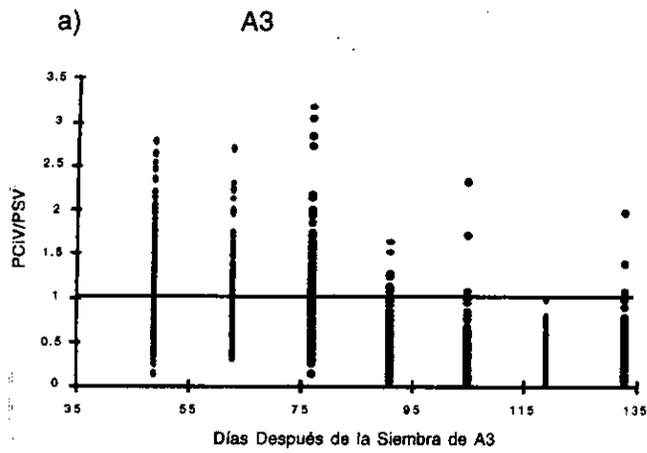


Fig. C.13. Dinámica de la razón entre el peso de plantas individuales con vecinos y el peso promedio de plantas con vecinos (PCiV/PSV). Ver explicación en la siguiente página.

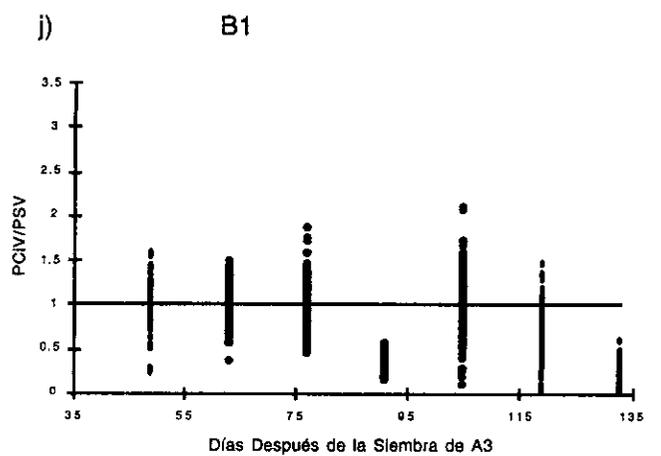
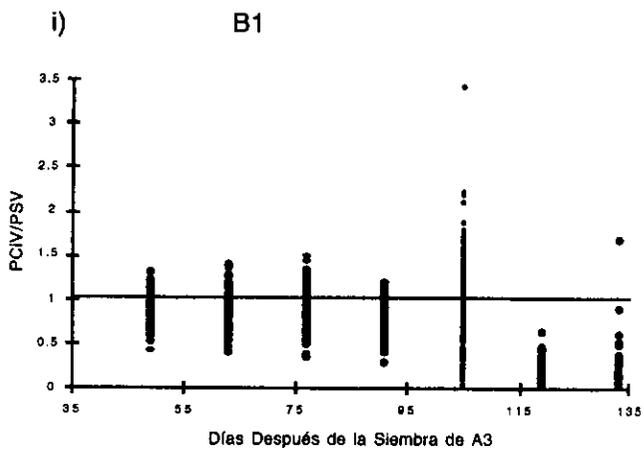
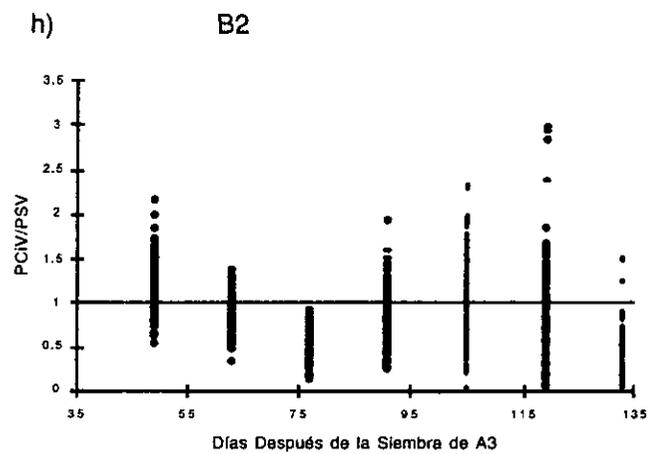
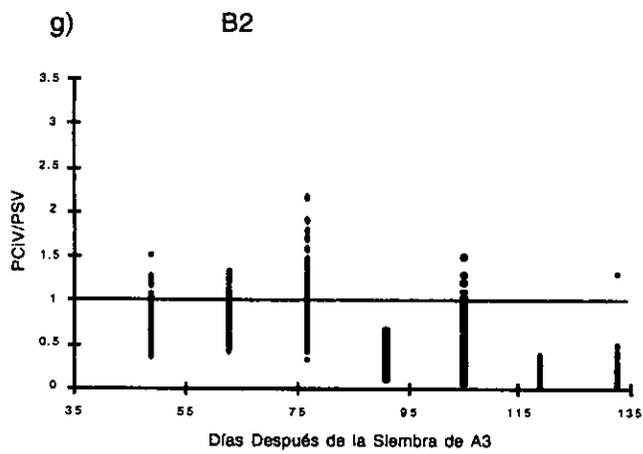


Fig. C.13. Continuación. Dinámica de la razón entre el peso de plantas individuales con vecinos y el peso promedio de plantas con vecinos (PCIV/PSV). Cuando esta razón vale más que 1 ó -más conservadoramente- más que 1.5 se puede interpretar que el individuo experimentó facilitación neta; en caso contrario, que experimentó interferencia neta. (a) grupo A3; (b) Idem repetición 2; (c) grupo A2; (d) Idem repetición 2; (e) grupo A1; (f) Idem repetición 2; (g) grupo B2; (h) Idem repetición 2; (i) grupo B1; (j) Idem repetición 2. Se aprecia que en ciertos momentos, hubo individuos del mismo grupo experimentando facilitación neta e interferencia neta.

sensibilidad de los frijoles al aislamiento y en parte por su mayor permanencia en ó cerca del dosel.

No todos los individuos de un grupo tuvieron la misma dinámica en el tránsito de la facilitación neta hacia la interferencia neta. En algunas cosechas la variación en el cociente PCV/PSV colocó a los individuos de un mismo grupo a ambos lados del lindero entre estos dos efectos (figura C.13). La varianza calculada seguramente está exagerada, pues cada individuo con vecinos se comparó contra el individuo promedio de su misma edad y sin vecinos. A pesar de ello es creíble que, en ciertas etapas, individuos de la misma especie y cohorte hayan experimentado efectos netos opuestos debido a las diferencias en su vecindario particular y a su distinta respuesta fisiológica a las condiciones positivas y negativas generados por éste.

Los grupos muy suprimidos sufrieron un efecto de interferencia más definido: en el caso de los rábanos no hubo después de los 50 días ningún individuo A1 con un PCV/PSV mayor que 1.5 (un lindero facilitación/interferencia más conservador, dado el sesgo en la varianza) mientras que en el grupo A3 fueron comunes hasta los 80 días en la repetición uno y durante todo el experimento en la repetición dos.

#### El efecto de Cohorte sobre el status competitivo de la planta

El retraso en la siembra puede tener en ocasiones efectos más importantes que los de un incremento sustancial en la densidad.

Esto se evidenció en un experimento previo. Este consistió de la asociación de dos cohortes de rábano (Grande=G y chica=c ) a dos distancias de siembra(45 y 90 mm). La diferencia de edad entre cohorte fué de 14 días. Las parcelas tuvieron un arreglo en panal y al centro de cada una de sus 18 celdas hexagonales con competencia completa hubo una planta blanco. Se establecieron 8 tipos de parcela:

GG90 GG45  
Gc90 Gc45  
cG90 cG45  
cc90 cc45

donde p.ej. cG90 significa "planta blanco (central) chica rodeada de 6 grandes a una distancia radial de 90 mm". Los ocho tipos de parcela se cosecharon en dos ocasiones con diferencia de 14 días.

1.El efecto de 14 días de retraso: Las plantas blanco de la parcela cG45 pesaron 44% menos que las de GG45 a edades comparables. A una densidad 4 veces más baja la pérdida no fué mucho menor (35%). La ganancia relativa para las plantas que rodearon a la retrasada fué poca: a densidad alta, las plantas vecinas G aumentaron 6% al tener como blanco una c en vez de una G, y a densidad baja no difirieron significativamente (prueba de Tukey;  $p > 0.05$ ).

2. El efecto de cuadruplicar la densidad: La planta blanco de la parcela cc45 no difirió significativamente de la de cc90 (prueba de Tukey ;  $p > 0.05$ ). La planta blanco de cG45 perdió 26% respecto de la de cG90, menos que el 44% perdido por 14 días de retraso.

En la asociación rábano-frijol se apreció que diferencias aritméticas de 14 días de retraso produjeron diferencias geométricas en las trayectorias del peso de las tres cohortes de rábano a edades comparables (pruebas de Tukey;  $p < 0.05$  a partir de los 63 días) (figura C.14). Por el contrario, en el caso del frijol, las trayectorias no fueron significativamente distintas entre las dos cohortes (pruebas de Tukey;  $p > 0.05$ ) (figura C.14), aún en la fase previa a la enfermedad. Hubo una tendencia de las curvas a separarse en el momento de la fructificación, pero la fungosis la anuló posteriormente. Es evidente, otra vez, que el frijol y el rábano tuvieron una sensibilidad muy distinta al retraso.

#### Conductas de las plantas que contrarrestan la interferencia de la RFA por los vecinos.

Las plantas sometidas a una cantidad menor de RFA que la que satura su aparato fotosintetizador detectan esta merma (Ballaré et al., 1995), y sufren cambios en su forma y fisiología que aumentan su probabilidad de tener un mayor acceso a la radiación. Los procesos más evidentes son el crecimiento en la dirección de la máxima radiación, la etiolación de tallos, pecíolos y láminas, el desprendimiento de las hojas con aparente balance energético negativo, y la mayor asignación de recursos a los órganos fotosintetizadores en detrimento de los no fotosintetizadores.

El hipocotilo del rábano crece como órgano de reserva. En el individuo sin vecinos la razón entre el peso seco del hipocotilo y el peso seco de los órganos fotosintetizadores (PSH/PSOF) sigue una trayectoria aproximadamente parabólica (figura C.15). Quince días después de la siembra su valor es muy modesto (0.10-0.15); crece hasta alcanzar el máximo alrededor de la mitad del desarrollo (0.60), y disminuye en adelante hasta un valor próximo al inicial (0.10-0.30) cuando ocurre la fructificación. Esta caída se debe al desarrollo de un pesado pedúnculo floral, y no tanto al consumo de una parte de las reservas en este proceso, pues la función más importante del hipocotilo es otra: la especie silvestre de la que proviene el rábano cultivado vive dos o tres años, y las reservas del hipocotilo sirven fundamentalmente para garantizar recursos a los rebrotes del año siguiente.

Los rábanos A3 de la asociación mantuvieron esta razón de pesos en valores similares a los de la planta aislada hasta los 50 días (figura C.15). Después las trayectorias se alejaron para volverse a juntar al final del experimento. La trayectoria de éste índice siguió teniendo un máximo a la mitad del desarrollo. Por el contrario, en los rábanos A1, el valor de esta razón se mantuvo prácticamente constante y en su valor más bajo durante todo el crecimiento. Los rábanos A2 tuvieron un comportamiento intermedio. En las tres cohortes disminuyó significativamente la proporción de recursos asignados a la reserva y en la cohorte más suprimida este cambio fué muy acentuado.

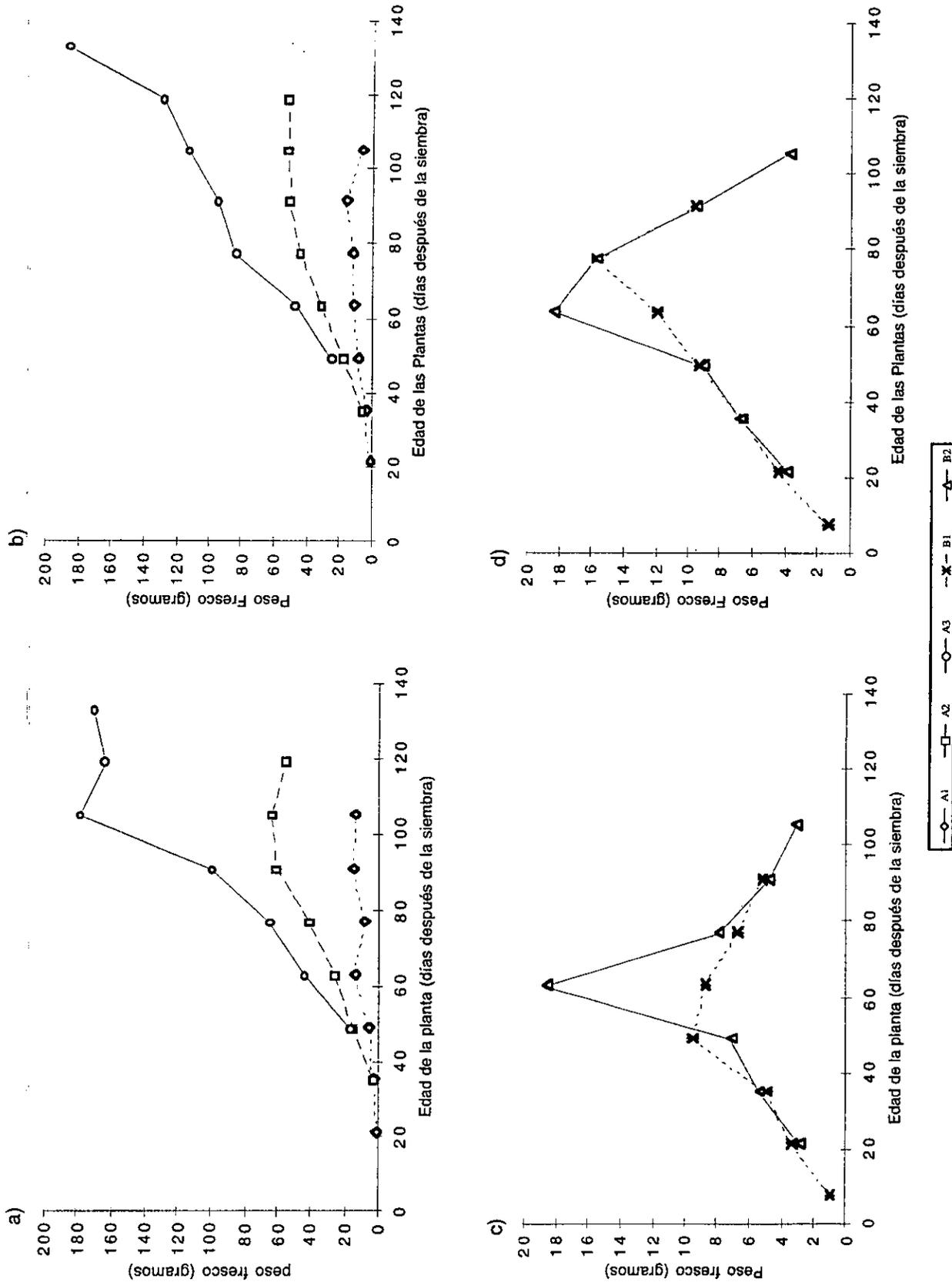


Fig. C.14. Compara el crecimiento promedio de las cohortes de una especie a edades equivalentes. (a) Grupos A3, A2 y A1; (b) Idem repetición 2; (c) Grupos B2 y B1; (d) Idem repetición 2. Se aprecia que el efecto de cohorte hizo diverger fuertemente las trayectorias en el caso del rábano, y sólo temporalmente en el caso del frijol.

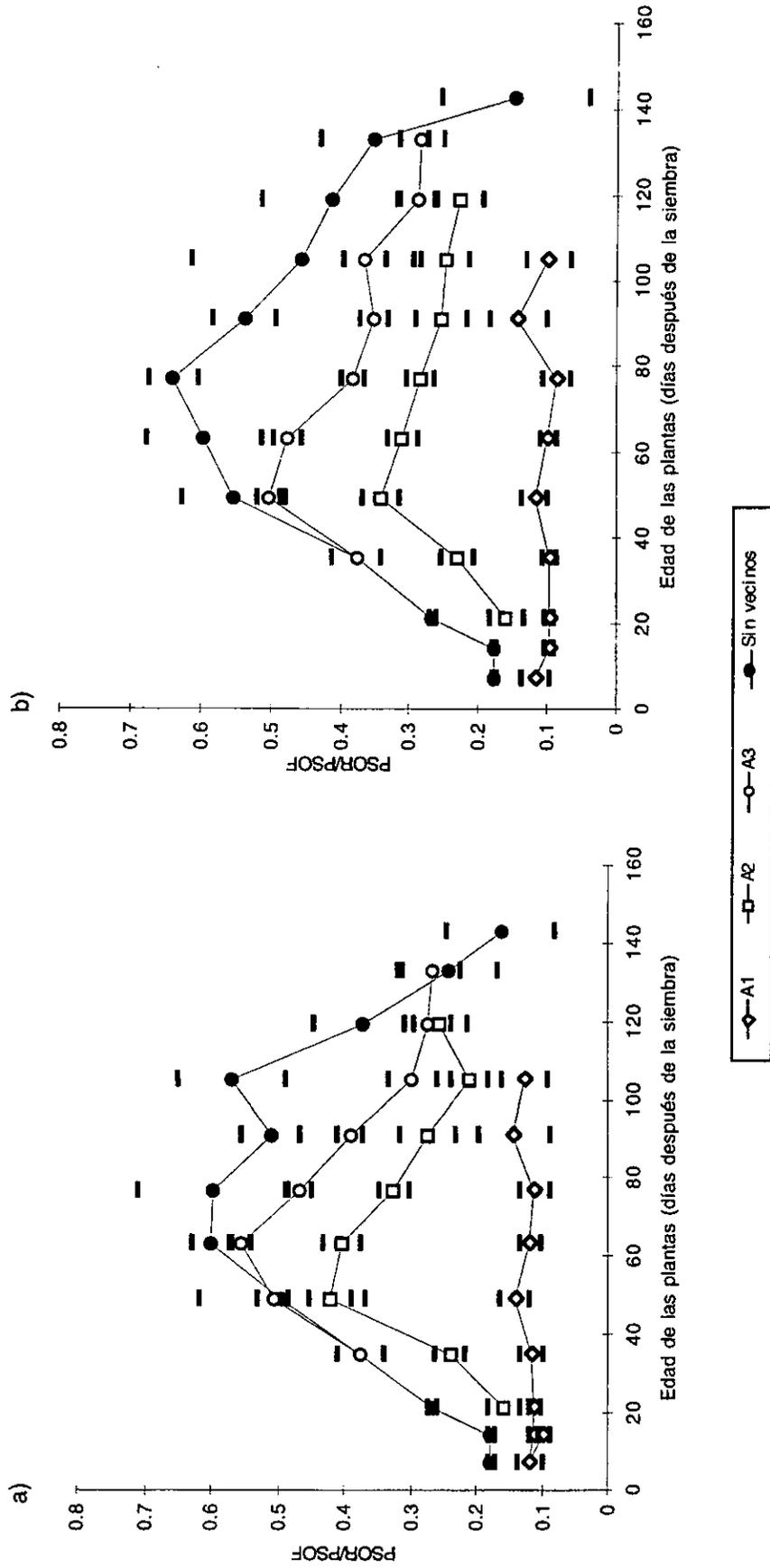


Fig. C. 15. Cambios en la asignación de recursos a los órganos en las distintas cohortes de rábano. (a) Dinámica de la razón entre el peso seco del órgano de reserva y el peso seco del follaje en la planta de rábano sin vecinos y en los grupos A3, A2 y A1, a edades equivalentes. Se presenta la media  $\pm$  el error estándar de esta razón PSOR/PSOF en cada caso. Se aprecia que la forma típicamente parabólica de esta dinámica en la planta sin vecinos se modifica no linealmente conforme es más joven - y por lo tanto más interferida- la planta con vecinos. (b) Idem repetición 2.

A mayor desventaja en el gradiente lumínico hubo mayor elongación de las plantas de rábano durante la fase temprana del crecimiento (figura C.16). Los individuos en desventaja dispusieron en forma erecta sus hojas, alargaron su pecíolos e hicieron sus láminas más angostas. En algunos casos el hipocotilo se alargó para aumentar la altura de la planta. En otro experimento previo con rábano y con maíz (García-Barrios, datos inéditos) encontramos para ambas especies que las plantas etioladas tuvieron, en su fase temprana de crecimiento, un vástago ligera pero significativamente más pesado que sus congéneres no etiolados sembrados a menor densidad. Esto es consistente con los efectos de facilitación temprana producidos por las mismas condiciones que propician la etiolación y con los cambios en la asignación de recurso que experimenta la planta etiolada. Evidentemente este mayor peso es un fenómeno pasajero, pero en algunos casos puede tener consecuencias positivas y perceptibles en el estado final de la planta.

El patrón de asignación de recursos a distintos órganos se modificó poco en el caso del frijol (figura C.17). Aunque éste mostró signos de etiolación, la diferencia entre la altura de planta de las dos cohortes no fué significativa (figura C.18). Sin embargo, las hojas cotiledonarias se dispusieron claramente más arriba y más erectas en la cohorte tardía B1, pues ésta germinó en un ambiente lumínico ya afectado por los vecinos (figura C.19).

#### El Efecto de la Configuración del Vecindario.

La naturaleza sésil de las plantas y el conocido efecto de la densidad de población sobre su crecimiento y rendimiento hacen esperar una relación estrecha entre el desempeño de una planta blanco y uno ó más atributos del vecindario. Esta relación ha resultado sin embargo evasiva y experimentalmente poco robusta, y se ha descrito como una débil señal en medio de ruido estocástico en la mayoría de los estudios sobre el tema. Comenzaremos por exponer algunas observaciones y conjeturas sobre los diversos factores que determinan la sensibilidad de la planta blanco a la configuración de su vecindario. Después estudiaremos si el cambio de configuración de vecindario diferenció significativamente a los subgrupos de cada grupo de plantas en distintos momentos del desarrollo de nuestra comunidad experimental.

El status competitivo de una planta blanco se modifica cuantitativa y cualitativamente con el desarrollo del sistema sin seguir necesariamente una dirección única. En una comunidad de alta densidad como la construida el individuo promedio transita por tres estadios de interacción con su vecindario:

a) En una primera etapa, las plantas están ecológicamente aisladas, sea porque todas son muy jóvenes y están relativamente distantes, o bien porque la plántula aún depende fundamentalmente de sus propias reservas. No hay relación entre el índice del vecindario y el peso de la planta blanco. Evidentemente, las plántulas que

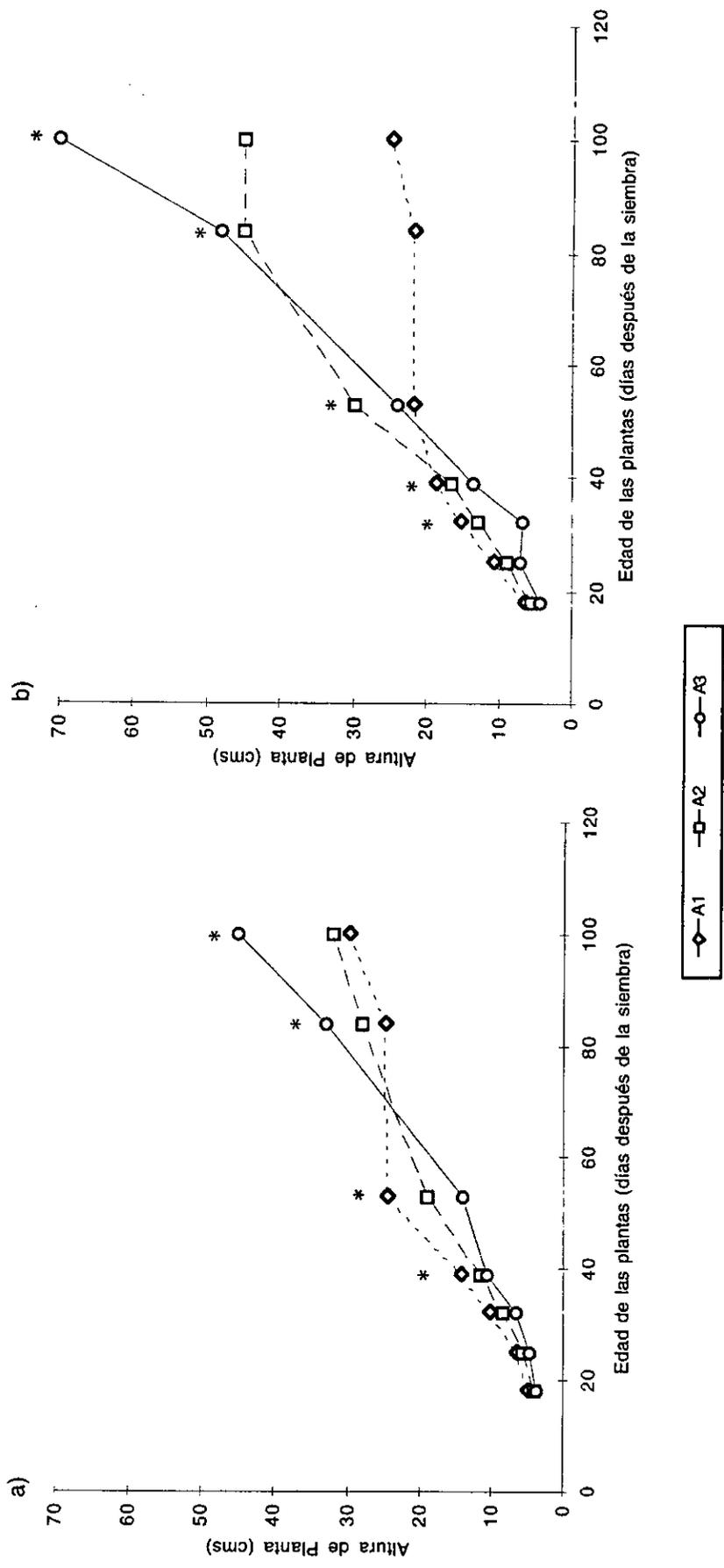


Fig. C.16. (a) Crecimiento promedio en la altura de los grupos A3, A2, y A1. Los tiempos señalados con \* denotan diferencia significativa entre las medias de A3 y A1 (HSD de Tukey;  $p < 0.05$ ). Se aprecia la mayor elongación al inicio de su crecimiento las cohortes con una condición lumínica menos favorable. (b) Idem repetición 2.

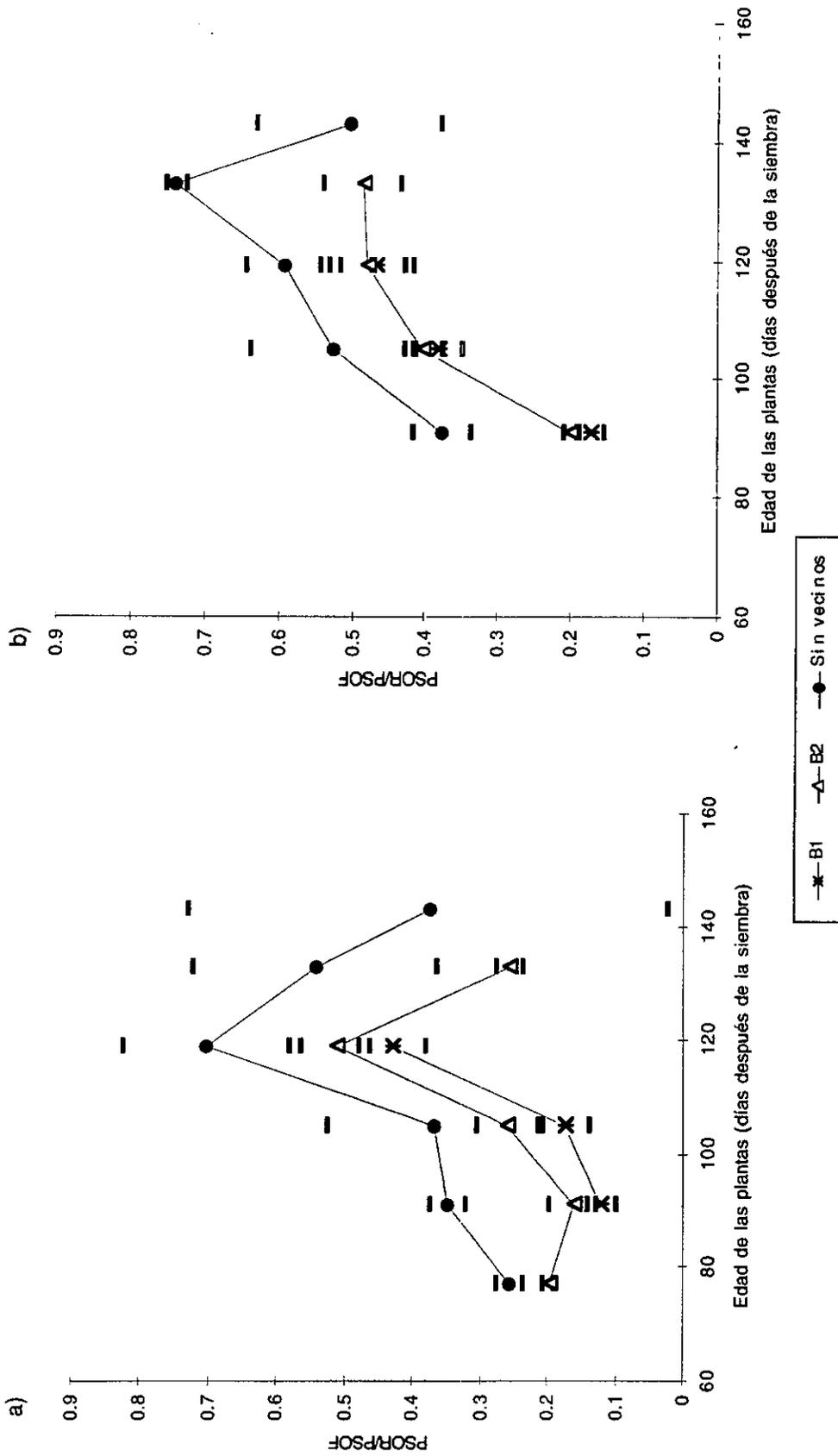


Fig. C.17. Cambios en la asignación de recursos en la planta de frijol. (a) Dinámica de la razón entre el peso seco de vainas y el peso seco de tallo + hojas en la planta sin vecinos y en los grupos B2 y B1, a edades equivalentes. Se presenta la media +- el error estándar de esta razón PSV/PSFH en cada caso. b) Idem repetición 2.

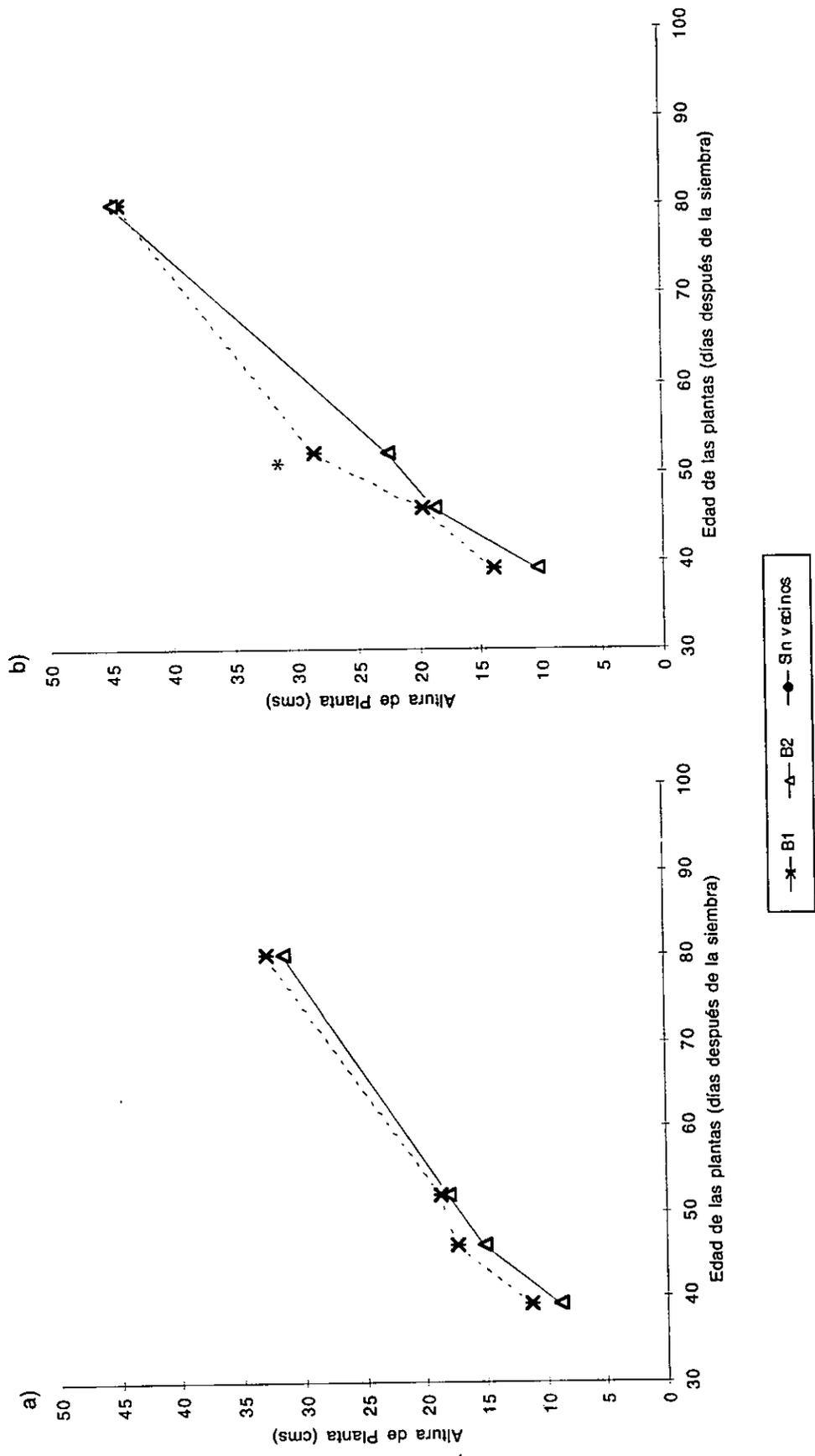


Fig. C.18. (a) Crecimiento promedio en la altura de los grupos B2 y B1. Los tiempos señalados con \* denotan diferencia significativa entre las medias de B2 y B1 (HSD de Tukey;  $p < 0.05$ ). (b) Idem repetición 2.

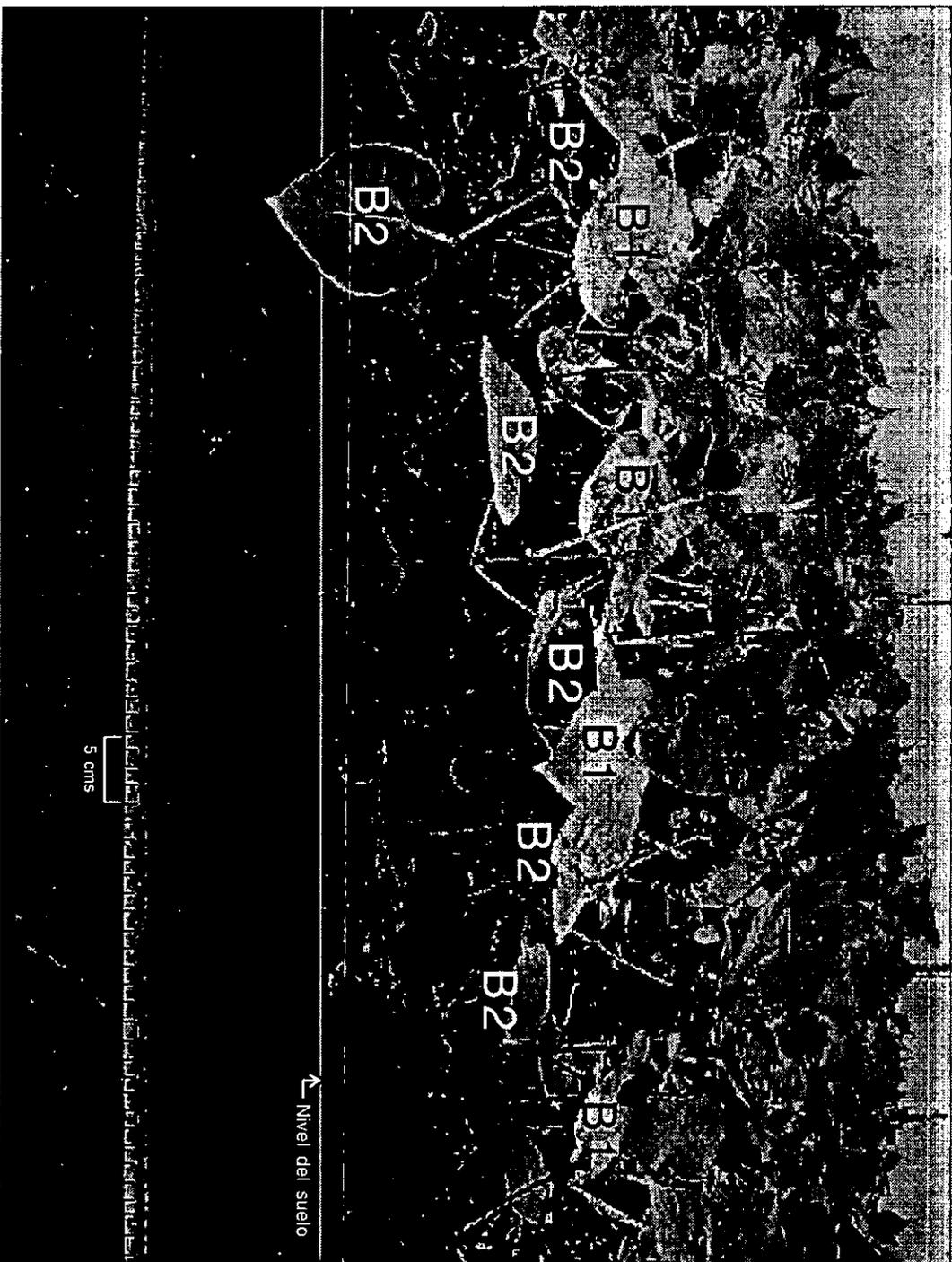


Fig. C.19. Perfil del surco 9 (diseño #1) a los 63 días después de la siembra de A3. Se alternan individuos de Frijol B1 y B2. La cohorte más tardía (B1) muestra mayor elongación del tallo y hojas coltedonarias más erectas, lo cual las coloca entre 5 y 8 cms más arriba que las de la cohorte avanzada (B2).

nacen bajo o muy cerca de individuos mayores que ellas pueden transitar por esta etapa en forma muy rápida e imperceptible.

b) En una segunda etapa, las plantas y sus vecinos acercan su follaje a tal grado que hay facilitación neta. Una vez que ésta ha actuado por tiempo suficiente, se espera una relación positiva entre el peso de la planta blanco y el de sus vecinos. (Cuando la fertilidad del suelo es heterogénea y en parches, puede presentarse también una correlación positiva que se confunde con la primera ; la diferencia es que la segunda es por lo común más persistente).

c) En una tercera etapa, el traslape del follaje produce interferencia neta. Una vez que esta interferencia ha actuado por tiempo suficiente, se espera una relación negativa entre planta blanco y vecindario. Conforme la comunidad crece, el efecto se acentúa (no linealmente) si la planta queda en desventaja frente a otras.

El status competitivo de una planta puede modificarse no solo en la dirección temporal descrita; ésta puede cambiar de sentido más de una vez: así, plantas en algún momento en desventaja pueden eventualmente alcanzar el dosel y no solo reducir la interferencia de sus vecinos sino volver a beneficiarse de ellos. Plantas que han alcanzado esta posición privilegiada pueden perderla nuevamente al desarrollarse otros individuos dominantes. Estas situaciones pueden parecer poco comunes en un cultivo convencional muy simple, pero son posibles en sistemas de cultivo diversificado más complejos.

La sensibilidad a diferencias en la configuración del vecindario depende en forma no lineal del status competitivo de la planta blanco: en general puede esperarse que las plantas que dominan muy claramente el dosel y cuya biomasa es mucho mayor que la de sus vecinos sean relativamente insensibles a cambios pequeños en la configuración de su vecindario, sobretodo cuando la competencia es asimétrica. Lo mismo podría esperarse de las plantas muy suprimidas a pesar de estar en el extremo opuesto de la jerarquía, pues su acceso a los recursos no mejora con cambios pequeños en el dosel que las cubre. Las plantas más sensibles podrían ser las que tienen un status competitivo intermedio, pues perciben más la "textura" del vecindario.

El grado de diferenciación de un vecindario respecto de otro no muy distinto también cambia de manera no lineal con el tiempo: cuando los vecinos son pequeños y/o están distantes, y la interacción es débil ó nula, las diferencias entre una configuración de vecindario y otro son intrascendentes. Más adelante, cuando los follajes se aproximan y traslapan parcialmente, las diferencias de configuración se traducen en distinta geometría del dosel y por lo tanto diferencian el crecimiento de plantas blanco por lo demás similares. Cuando el traslape de follajes es muy alto, el efecto del dosel tiende a homogeneizarse espacialmente y diferencias pequeñas en la configuración del vecindario se desdibujan o desaparecen. Esta dinámica depende obviamente de qué atributo del vecindario se haya usado para

diferenciar configuraciones (especies, biomasa, diámetro de copa, geometría detallada del dosel, RFA, etc), pero en general es válida para la mayoría de los criterios comúnmente usados.

Es pertinente mencionar que modificaciones no muy fuertes en la densidad de siembra del sistema experimental estudiado pueden verse simplemente como un cambio en la escala de tiempo en la que ocurren los dos procesos no lineales descritos (i.e., cuanto más denso, más apretadamente ocurrirá en el tiempo este tránsito en el status competitivo de la planta y en la efectividad de una diferencia de vecindario). Si hubiéramos manejado una densidad un poco menor, habríamos visto en esencia lo mismo en más tiempo; sin embargo, con una densidad mucho más baja las no linealidades habrían sido quizás menos claras.

Los individuos de una misma especie y cohorte - colocados en idéntico ambiente externo a la planta - acumulan biomasa, la asignan a sus órganos y la distribuyen en el espacio de manera a veces muy distinta, pues pequeñas diferencias en su genotipo devienen en fuertes diferencias fenotípicas que son amplificadas por la realimentación positiva propia del crecimiento.

Cuando la planta crece en la vecindad de otros individuos, sus interacciones también realimentan estas diferencias y las hacen crecer con el tiempo si el sistema es divergente. Es decir, la varianza en estos sistemas no puede verse simplemente como ruido blanco (i.e., ruido estocástico o error experimental), sino que tiene un fuerte componente determinista. Son excepcionales los casos en que pequeñas diferencias aleatorias en la biomasa, tamaño, área foliar de las plantas (por ejemplo, las provocadas por herbivoría) no son amplificadas por las interacciones entre plantas en un sistema divergente.

Debido a lo anterior, en casos extremos, los distintos miembros de un subgrupo de plantas pudieran diverger lo suficiente como para confundirse con las sometidas a otros vecindarios nominalmente distintos.

En esta investigación sometimos cada uno de cinco grupos de plantas blanco (diferentes en especie y/o edad) a no menos de 10 vecindarios, potencialmente distintos en cantidad y calidad de biomasa. Previo al análisis, presentamos en forma desagregada los pesos de los distintos subgrupos de cada grupo en siete edades del sistema (figura C.20). Se aprecia de inmediato que en cada cosecha solo algunas distribuciones son presumiblemente diferentes entre sí y que las diferencias se desdibujan conforme pasa el tiempo. Lo primero es de esperarse porque las diferencias entre vecindarios también fueron sutiles, y lo segundo porque la varianza crece considerablemente en un sistema divergente como éste.

El efecto del vecindario local de las plantas fué bastante más sutil y complejo que el efecto de cohorte. La variación de peso entre los tipos de vecindarios a los que se sometió una cohorte fué alta (el vecindario más pesado fué dos a cuatro veces

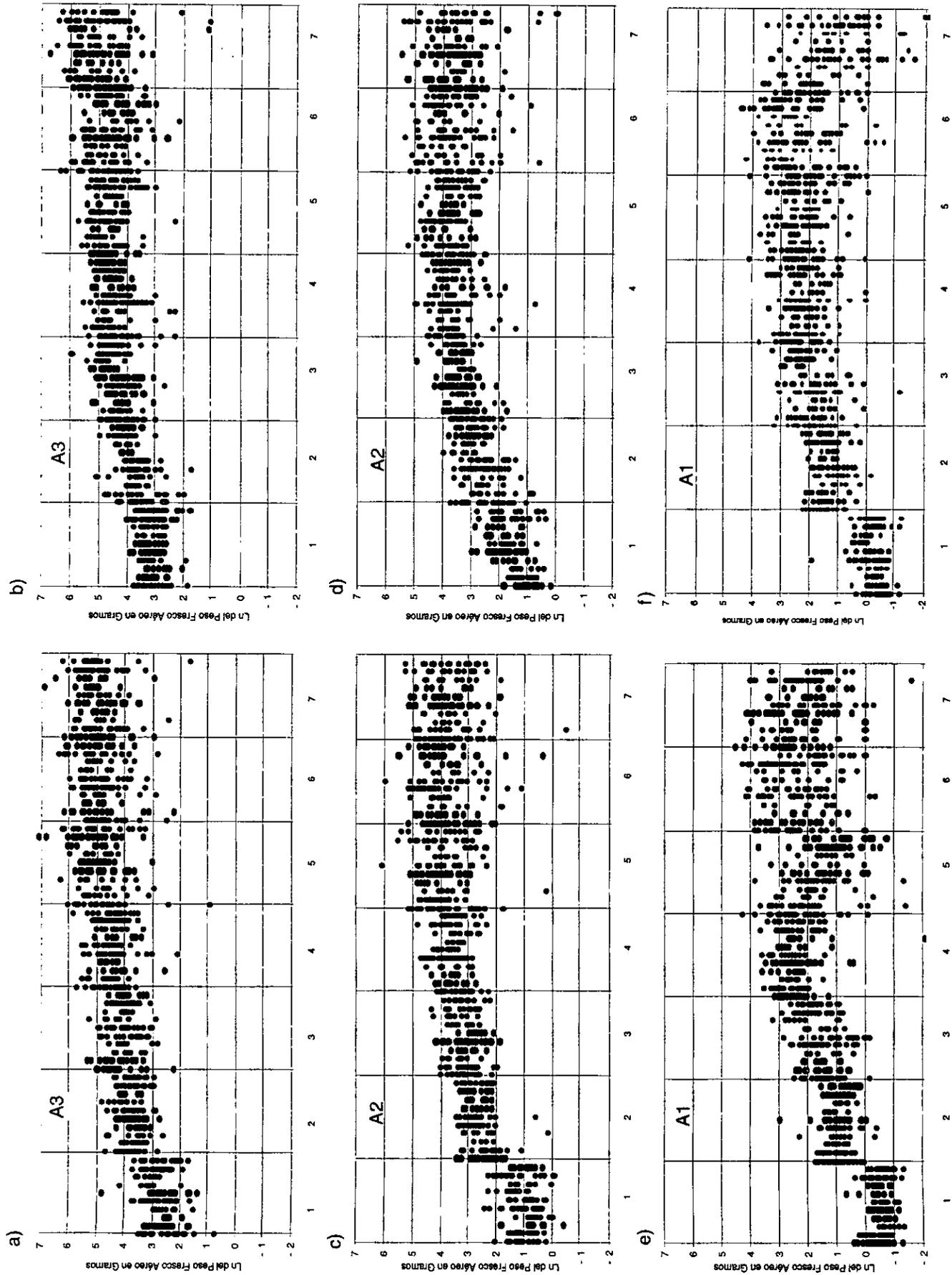


Fig. C.20. Representación gráfica del peso de todas las plantas con vecindario completo, cosechadas en siete estadios de crecimiento. Ver explicación en la siguiente página.

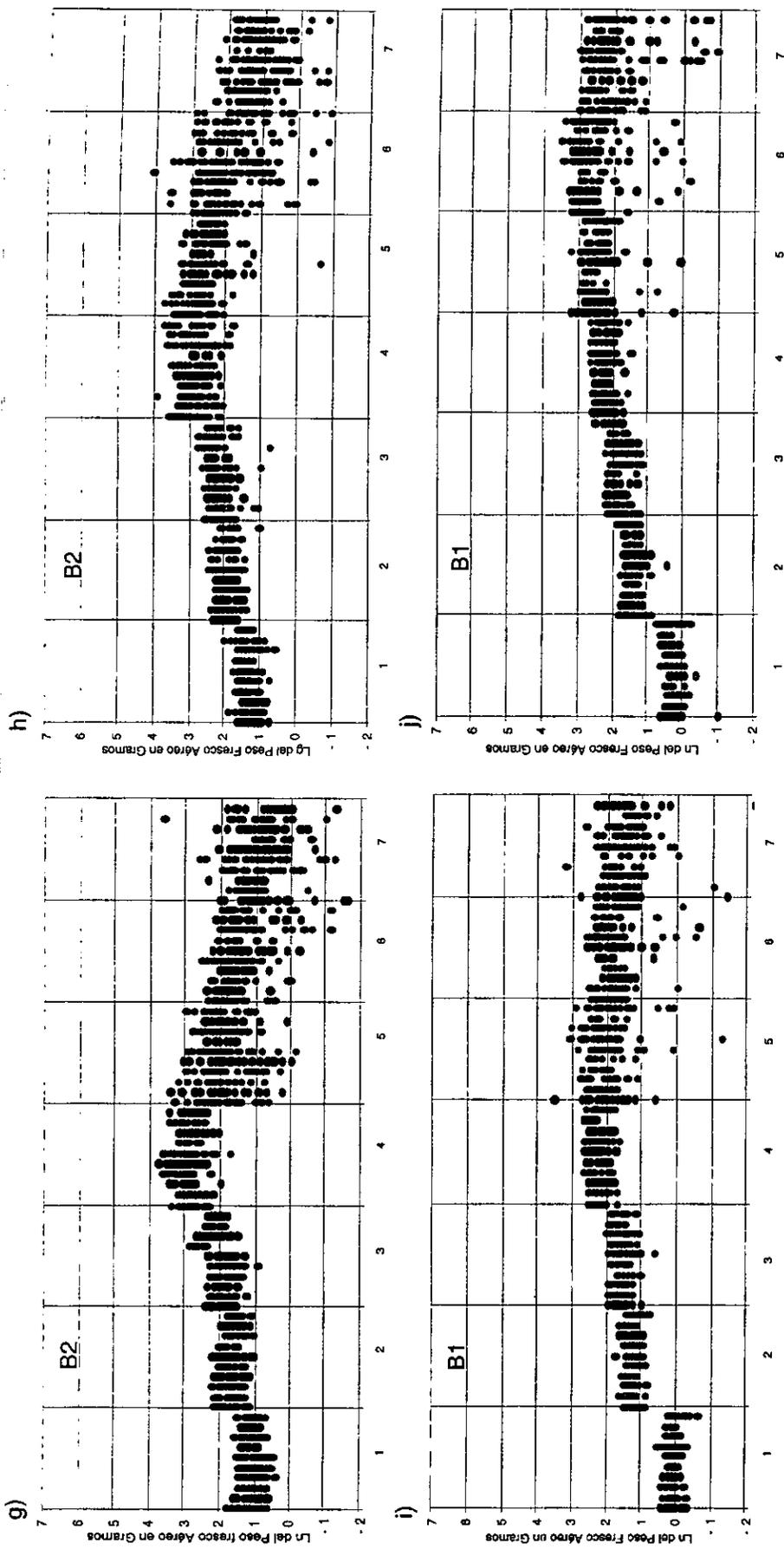


Fig. C.20. Continuación. Representación gráfica del peso de todas las plantas con vecindario completo, cosechadas en siete estadios de crecimiento. (a) grupo A3; (b) Idem repetición 2; (c) grupo A2; (d) Idem repetición 2; (e) grupo A1; (f) Idem repetición 2; (g) grupo B2; (h) Idem repetición 2; (i) grupo B1; (j) Idem repetición 2.

mayor que el más ligero en todos los casos) pero esta variación fué hasta un orden de magnitud más intensa entre las plantas de la cohorte y se expresó fundamentalmente como una alta variación entre plantas sometidas al mismo tipo nominal de vecindario y en menor grado como una diferencia significativa entre estos subgrupos.

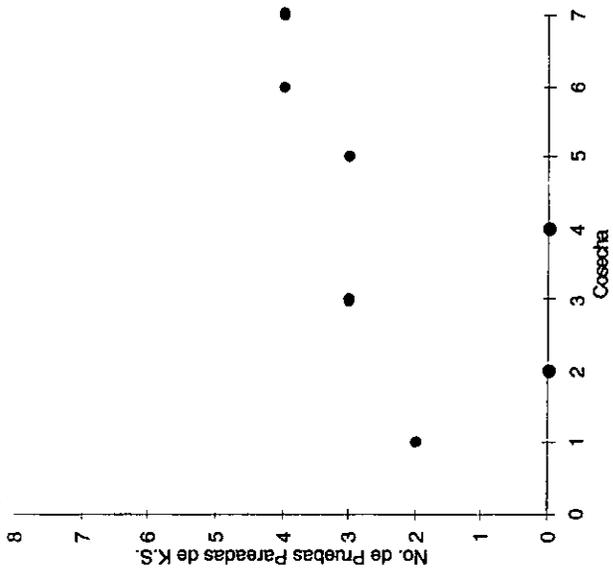
Investigamos si las plantas de los distintos subgrupos de un grupo fueron significativamente diferentes entre sí en algún momento del crecimiento. Para cada grupo y cosecha del sistema hicimos todas las posibles pruebas pareadas de Kolmogorov-Smirnoff entre subgrupos. El nivel de significancia para rechazar la hipótesis nula de no diferencia fué muy rigurosa ( $p < 0.001$ ) a fin de contrarrestar el sesgo que genera realizar numerosas pruebas pareadas (Sokal y Rohlf 1981). Repetimos esta experiencia para comparar el peso de los vecindarios no ponderados.

En cada grupo y cosecha, sólo entre 15 y 30% de los vecindarios (no ponderados) fueron significativamente distintos entre subgrupos (figura C.21) y lo mismo ocurrió entre las plantas blanco respectivas (figura C.22). La poca diferenciación de los subgrupos pudo deberse a que plantas de la misma cohorte con pequeñas diferencias en su momento de germinación y en sus tasas intrínsecas de crecimiento, cuando son sometidas a interferencia fuerte, pueden diverger más debido a estos factores que a su diferencia o similitud de vecindario.

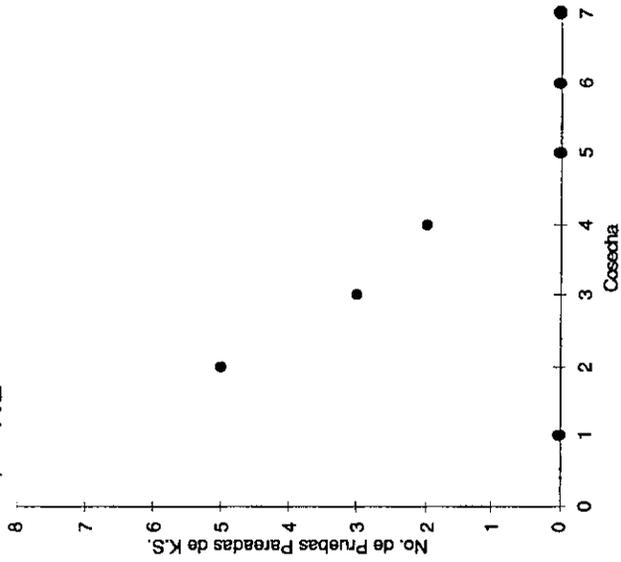
La diferencia sutil entre los pesos promedio de subgrupos no compromete el requisito de independencia lineal de los índices de vecindario de los sistemas diferenciales determinísticos (pues esta depende más bien de que los anillos de vecinos tengan diferentes combinaciones de individuos de las distintas cohortes de una especie, y estas sí se diferenciaron claramente) pero seguramente contribuye a hacer menos nítidas algunas de las señales deseables para la evaluación de las premisas del modelo. Para el caso del sistema experimental estudiado, la situación que los modelos deben reproducir no es entonces la de una clara diferenciación entre subgrupos sino, por el contrario, su relativa semejanza a pesar de su diferente composición nominal. La otra predicción importante que se espera del modelo es el aumento en la varianza intrasubgrupo con el paso del tiempo. Esto último es considerado explícitamente en las versiones estocásticas del modelo de Vandermeer y modelos afines.

Buscamos más detenidamente algún tipo de evidencia que mostrara la manera en que cambia la sensibilidad de la planta blanco a su vecindario según el status de ambos a lo largo del tiempo. Seleccionamos pares de vecindarios trihexagonales con cohortes permutadas que hubieran resultado significativamente distintos en la mayoría de los estadios del sistema. Encontramos tales pares para dos subgrupos de plantas blanco A3 y para otros dos de plantas blanco A1. En cada caso comparamos las plantas blanco correspondientes en los siete estadios de crecimiento. Encontramos un patrón ruidoso pero acorde a las conjeturas cualitativas sobre el efecto de vecindario hechas párrafos atrás: En el caso del grupo A3 dominante

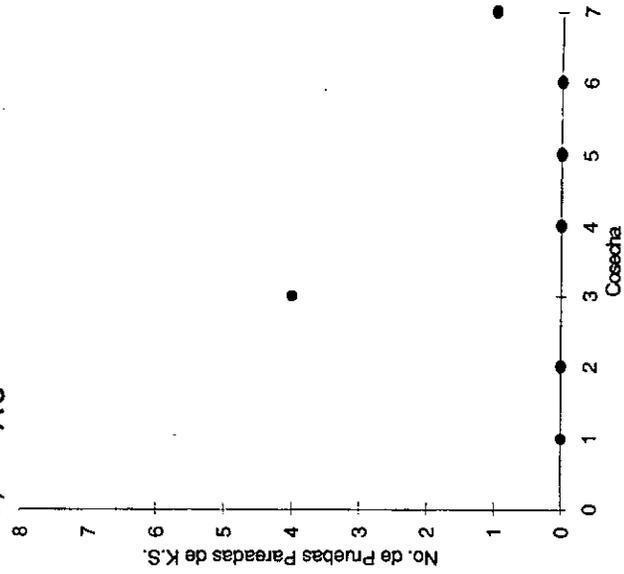
a) A1



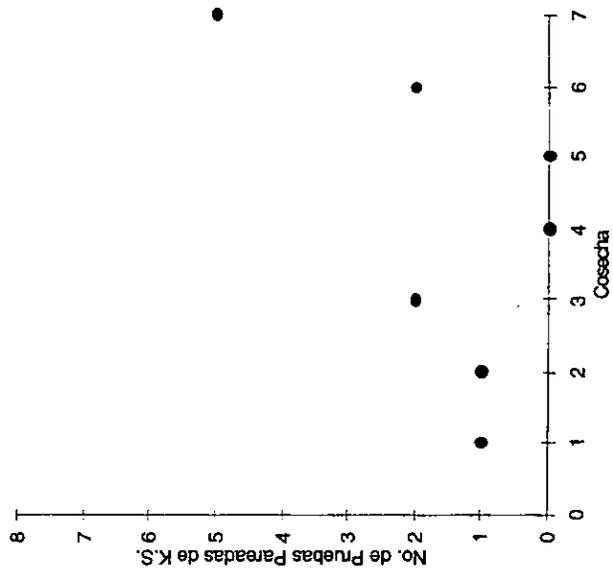
c) A2



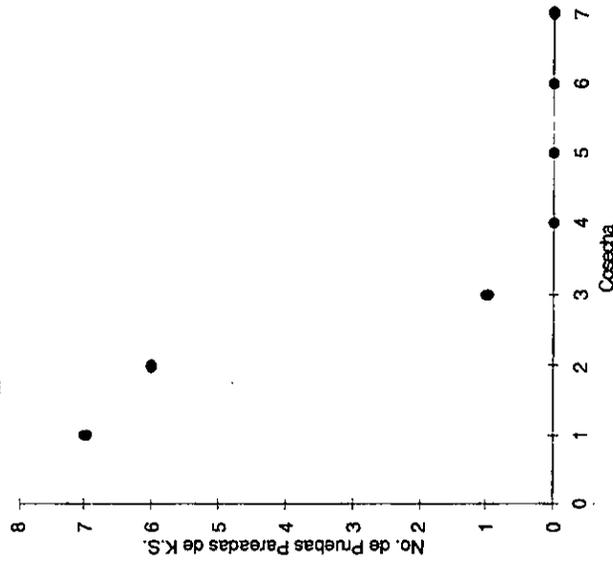
e) A3



b) A1



d) A2



f) A3

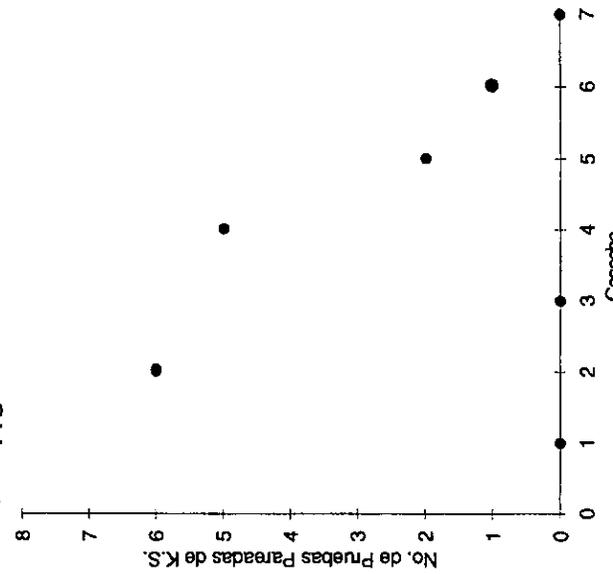


Fig. C.21. Número de pruebas pareadas de Kolmogorov Smirnov que resultaron significativas ( $P < 0.001$ ) en cada cosecha. Ver explicación en la página siguiente.

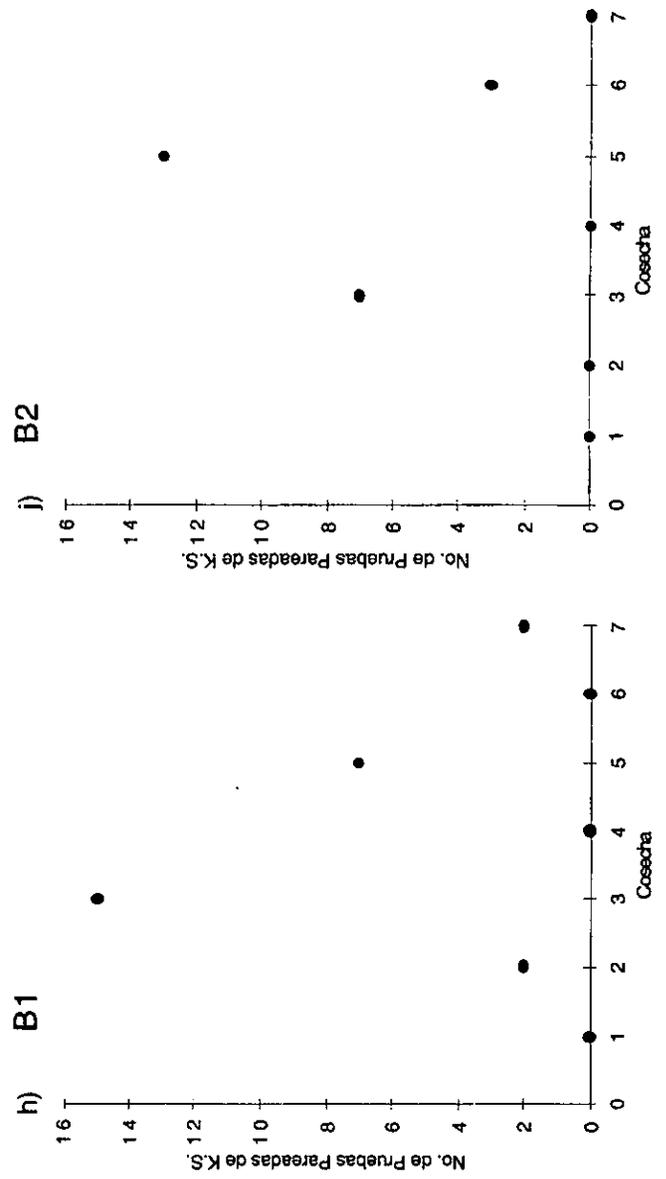
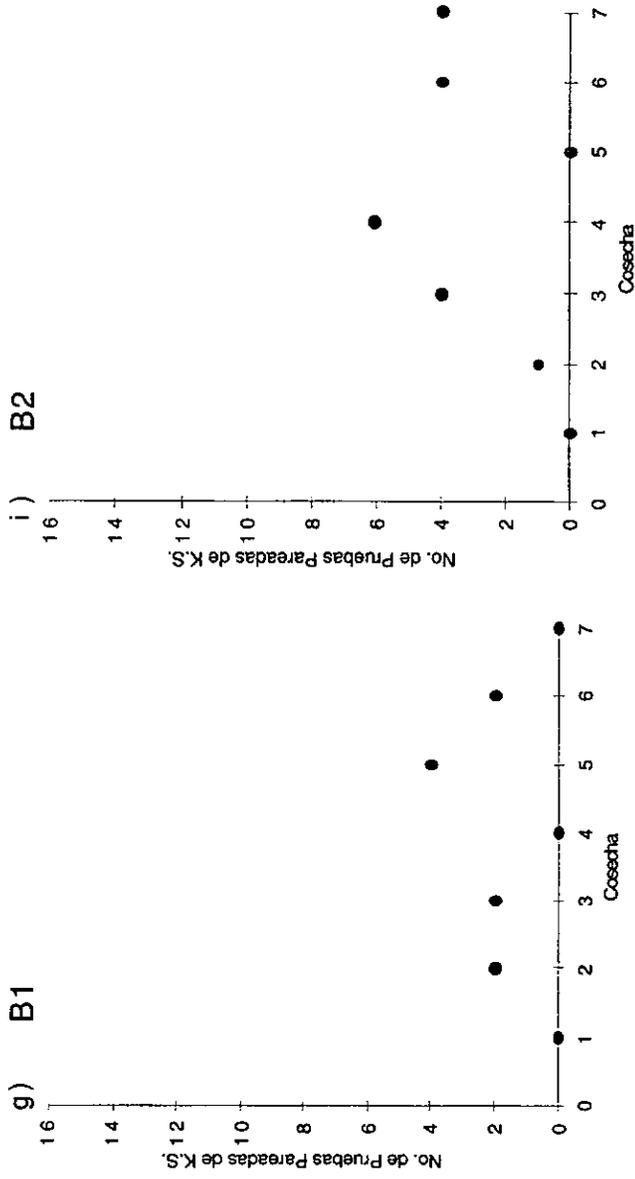


Fig. C.21. Continuación. Número de pruebas pareadas de Kolmogorov Smirnov que resultan significativas ( $p < 0.001$ ) en cada cosecha. Cada prueba compara las distribuciones del Ln del peso de dos subgrupos de plantas blanco. Para cada grupo de rábano hay 25 pruebas pareadas ; para cada grupo de frijol hay 64.

- (a) Grupo de A1; (b) Idem repetición 2;
- (c) Grupo de A2; (d) Idem repetición 2;
- (e) Grupo de A3; (f) Idem repetición 2;
- (g) Grupo de B1; (h) Idem repetición 2;
- (i) Grupo de B2; (j) Idem repetición 2;

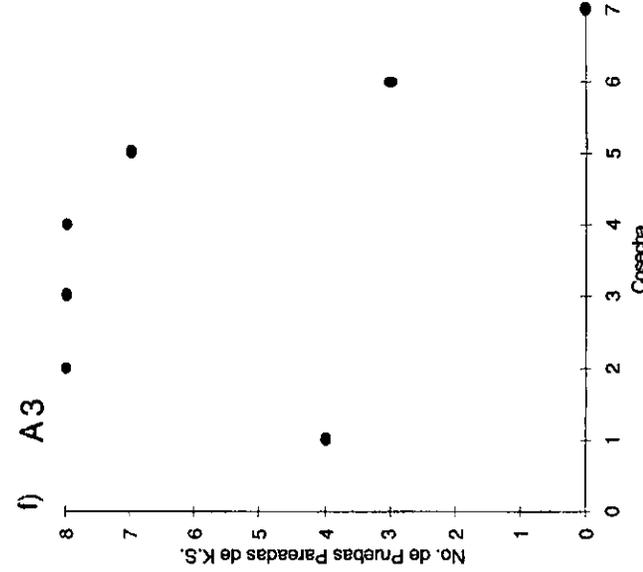
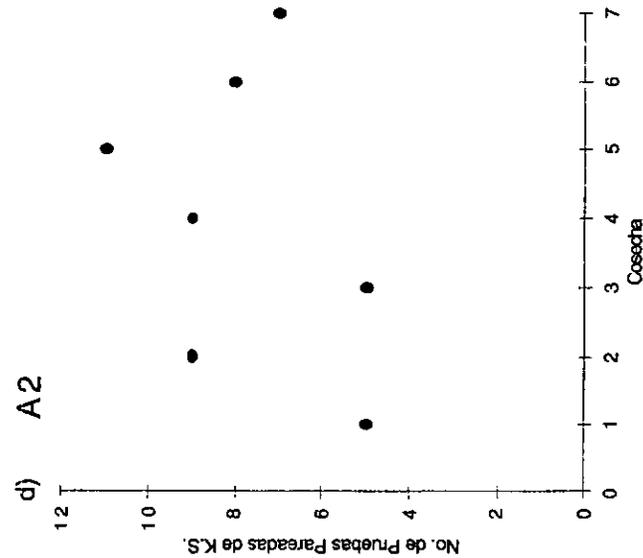
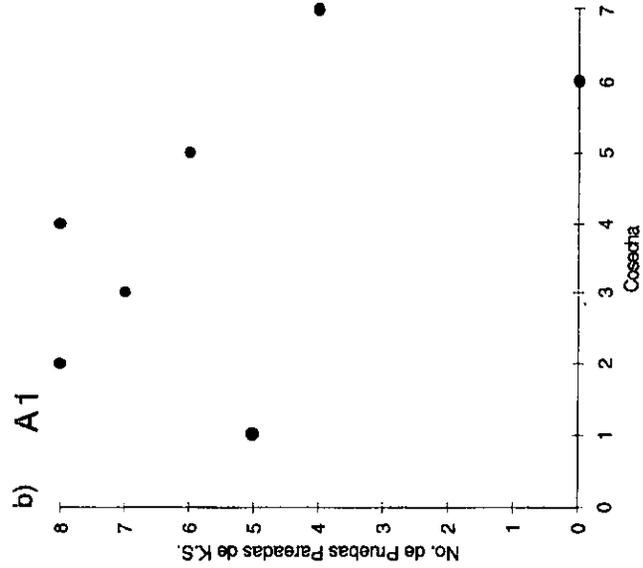
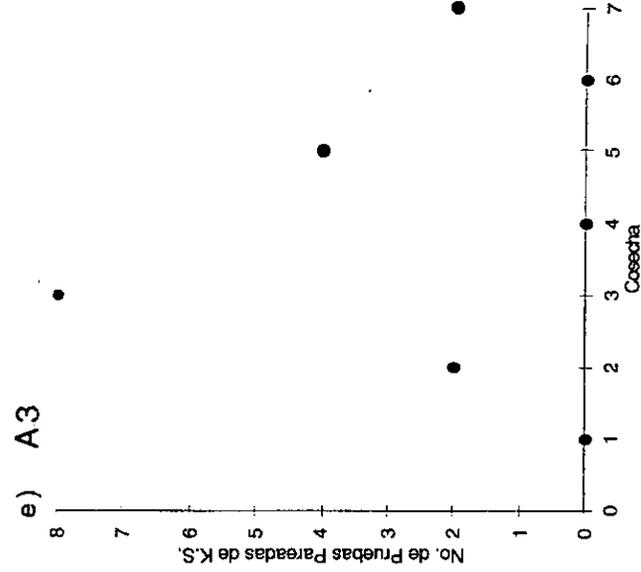
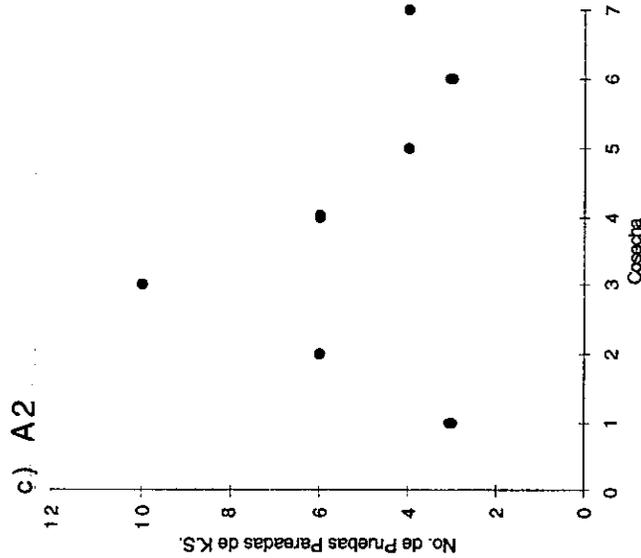
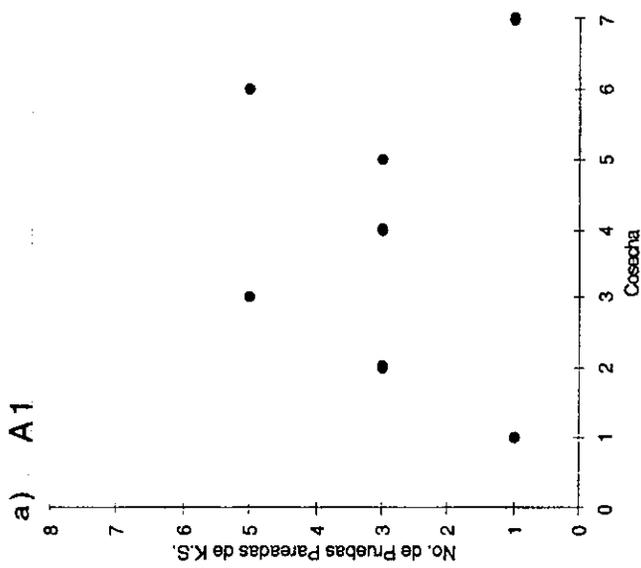


Fig. C.22. Número de pruebas pareadas de Kolmogorov Smirnov que resultaron significativas ( $p < 0.001$ ) en cada cosecha. Ver explicación en la siguiente página.

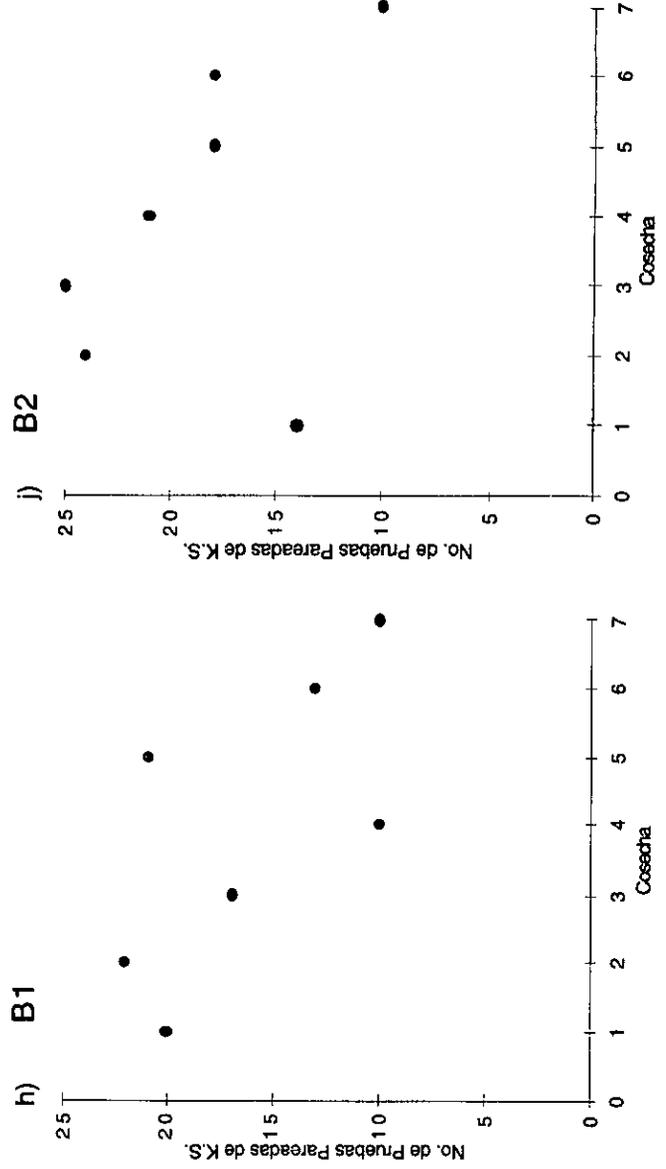
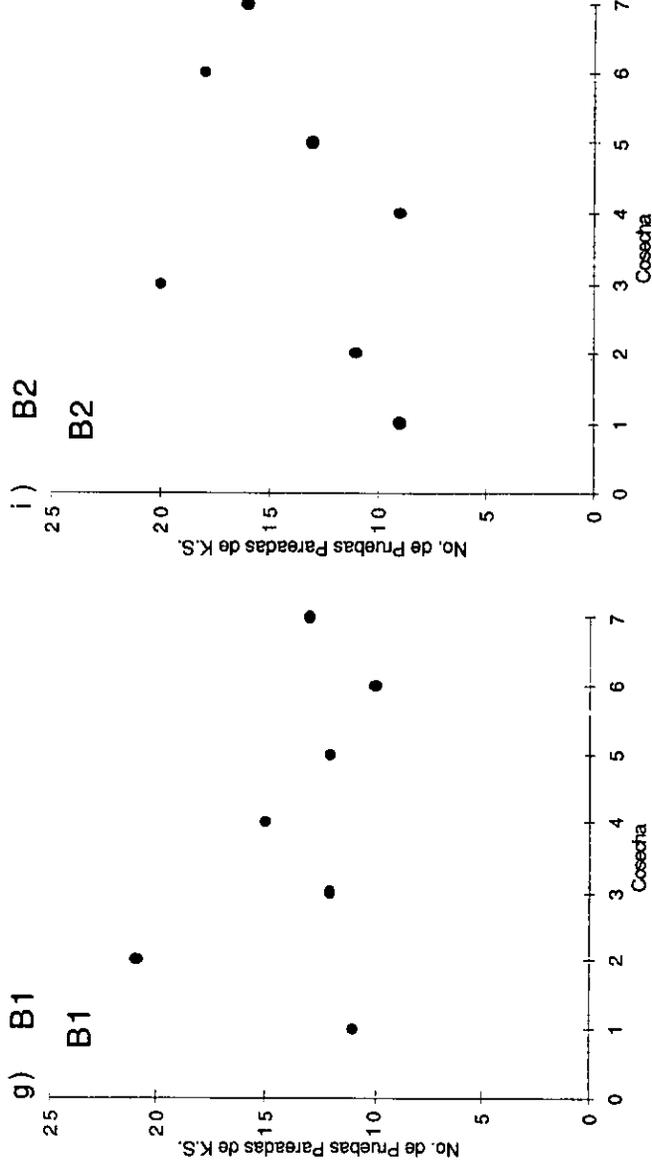
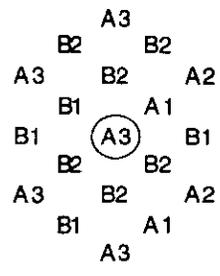


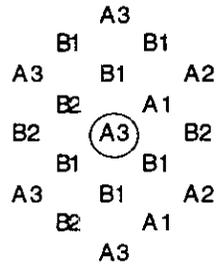
Fig. C.22. Continuación. Número de pruebas pareadas de Kolmogorov Smirnov que resultaron significativas ( $p < 0.001$ ) en cada cosecha. Cada prueba compara las distribuciones de peso de los vecindarios de dos subgrupos de plantas blanco. Para cada grupo de rábano hay 25 pruebas pareadas; para cada grupo de frijol hay 64.

- (a) Grupo de A1; (b) Idem repetición 2;
- (c) Grupo de A2; (d) Idem repetición 2;
- (e) Grupo de A3; (f) Idem repetición 2;
- (g) Grupo de B1; (h) Idem repetición 2;
- (i) Grupo de B2; (j) Idem repetición 2;

Planta blanco A<sub>3</sub><sub>2</sub>  
del Diseño 2  
(surco 30)

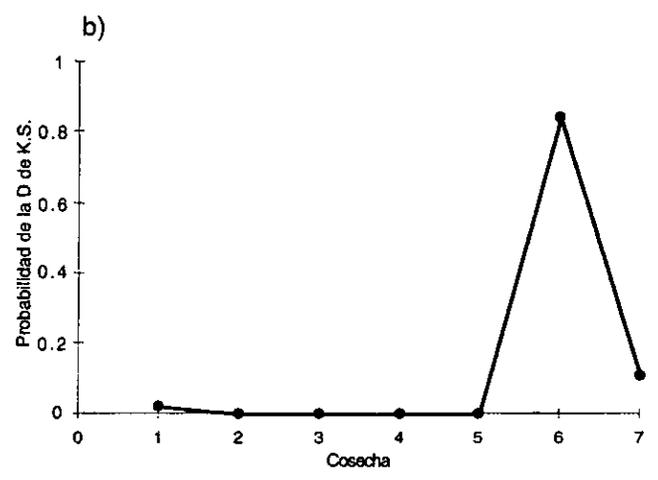
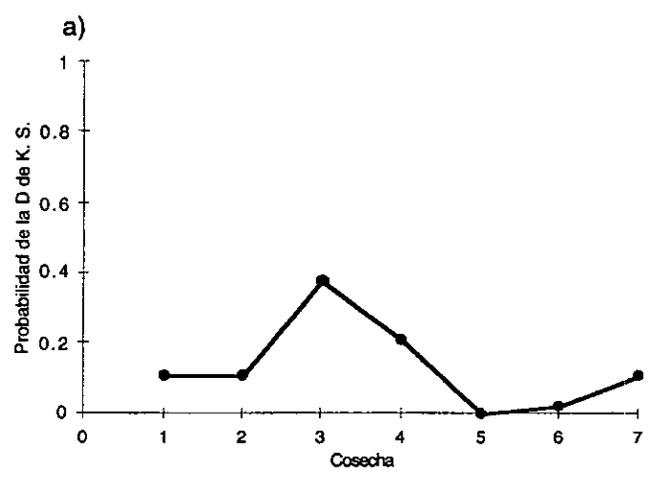


Planta blanco A<sub>3</sub><sub>2</sub>  
del Diseño 3  
(surco 50)



Tenemos dos subgrupos de plantas blanco A<sub>3</sub> cuyos vecindarios difieren como resultado de substituir vecinos B1 por B2 y viceversa. ¿Son semejantes estos subgrupos en el peso de su vecindario y en su propio peso a lo largo del proceso de crecimiento?

Semejanza entre los vecindarios



Semejanza entre las plantas blanco

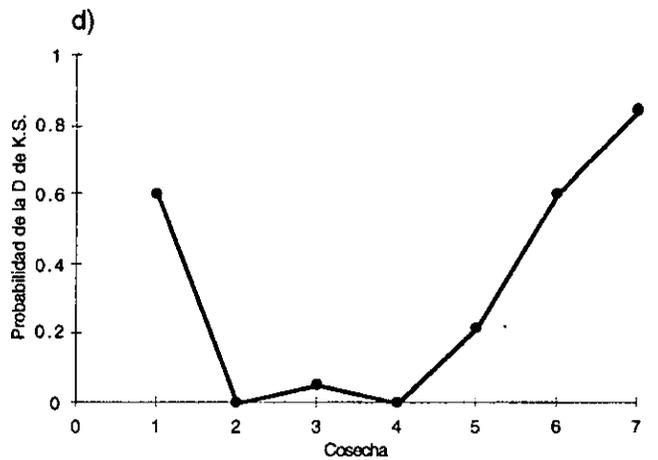
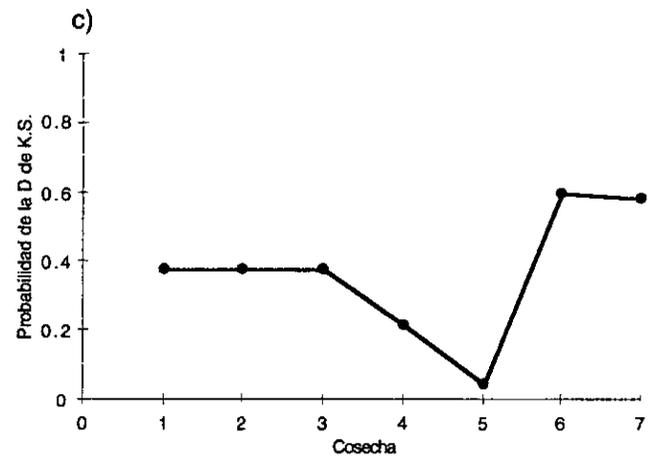


Fig. C.23. Probabilidad de la semejanza entre 2 subgrupos de plantas blanco A<sub>3</sub> y entre el peso de sus vecindarios en siete estadios de crecimiento. La probabilidad evaluada es la del estadístico D de Kolmogorov-Smirnov. (a) Semejanza entre sus vecindarios; (b) Idem repetición 2; (c) Semejanza de plantas blanco; (d) Idem repetición 2.

Planta blanco A<sub>1</sub><sub>2</sub>  
del Diseño 2  
(surco 31)

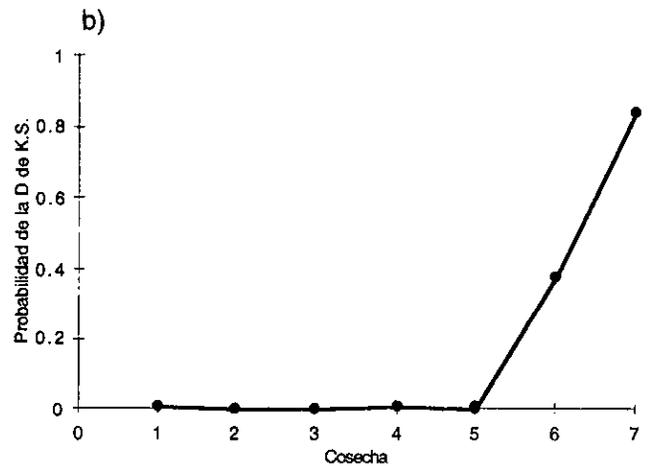
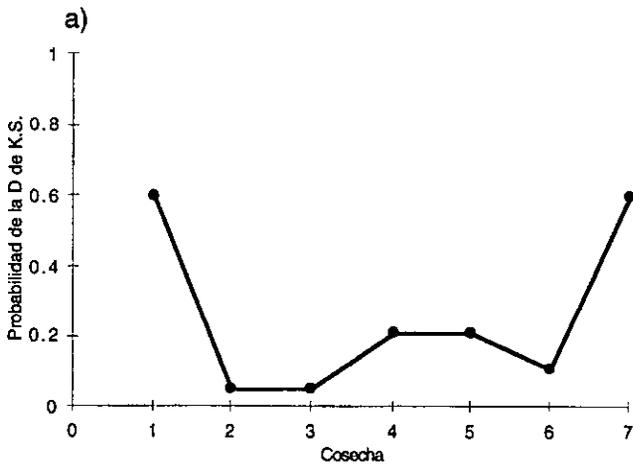
	A1	
A3	B1	
B2	B2	A1
B2	A2	
B1	A1	A2
A3	B1	
B2	B2	A1
B2	A2	
A1		

Tenemos dos subgrupos de plantas blanco A<sub>1</sub> cuyos vecindarios difieren como resultado de substituir vecinos B1 por B2 y viceversa. ¿Son semejantes estos subgrupos en el peso de su vecindario y en su propio peso a lo largo del proceso de crecimiento?

Planta blanco A<sub>1</sub><sub>2</sub>  
del Diseño 3  
(surco 51)

	A1	
A3	B2	
B1	B1	A1
B1	A2	
B2	A1	A2
A3	B2	
B1	B1	A1
B1	A2	
A1		

Semejanza entre los vecindarios



Semejanza entre las plantas blanco

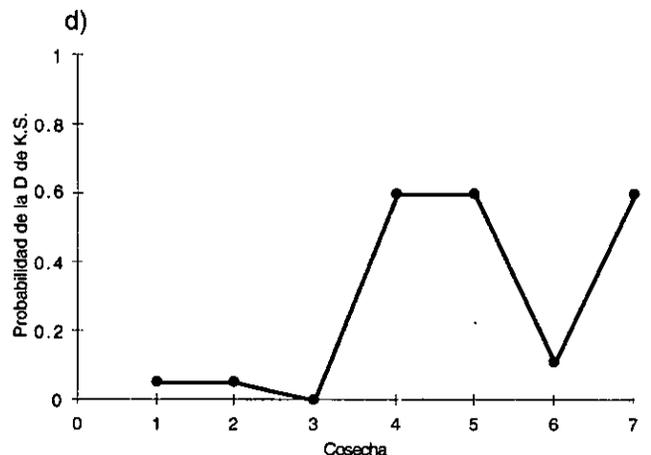
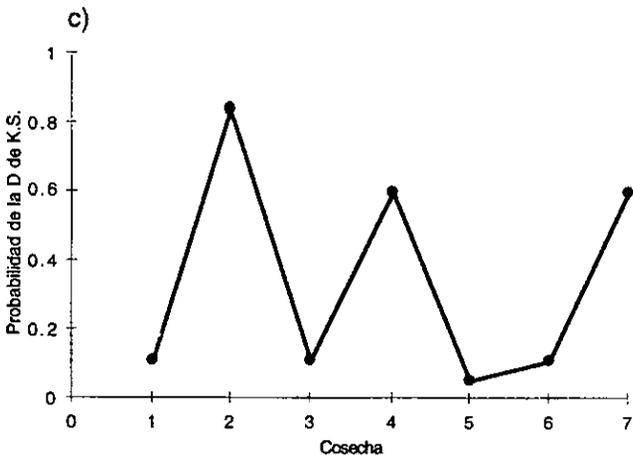


Fig. C.24. Probabilidad de la semejanza entre 2 subgrupos de plantas blanco A<sub>1</sub> y entre el peso de sus vecindarios en siete estadios de crecimiento. La probabilidad evaluada es la del estadístico D de Kolmogorov-Smirnov. (a) Semejanza entre sus Vecindarios; (b) Idem repetición 2; (c) Semejanza entre las plantas blanco; (d) Idem repetición 2.

(figura C.23), parece haber una baja sensibilidad inicial al vecindario cuando las plantas se sobrelaparon poco, seguida de una etapa intermedia de sensibilidad cuando el grupo có-dominó el dosel con el frijol B2 y finalmente una nueva etapa de insensibilidad cuando A3 se hizo claramente dominante y rebasó en altura a todos los demás grupos. Este patrón es más claro en la repetición dos y sólo se sugiere en la repetición uno. En el caso del grupo suprimido A1 (figura C.24), las diferencias de la planta blanco fueron mucho más erráticas e infrecuentes y no mostraron un patrón temporal, como se podría esperar.

#### Síntesis del anexo:

La comunidad que construimos experimentalmente fué más diversificada y compleja que un dicultivo convencional. Esta complejidad obedeció a la estrategia que adoptamos para validar el modelo. El establecimiento y crecimiento de la comunidad fué exitoso, a pesar de la enfermedad del frijol.

Las plantas sin vecinos vieron mermado su crecimiento presumiblemente por las condiciones ambientales moderadamente adversas a las que estuvieron expuestas a causa de su aislamiento. Esto hizo más patente los efectos de facilitación neta que ocurrieron en la comunidad previo a su hacinamiento.

Los cinco grupos de plantas transitaron de la facilitación neta a la interferencia neta con una dinámica que dependió de su especie y edad. La facilitación neta fué en general un fenómeno relativamente breve. La interacción más importante en intensidad y duración fue la interferencia neta. No estudiamos la competencia por recursos edáficos pero suponemos que fué mucho menos intensa que la competencia por RFA, pues las plantas crecieron en un suelo fértil y suficientemente húmedo.

Cada grupo tuvo un ambiente lumínico cambiante, en algunos casos complejo y sensiblemente diferente al de otros. Las plantas respondieron activamente a la interferencia con cambios morfológicos y fisiológicos capaces de atenuar temporalmente la interferencia de la radiación. Destacaron la etiolación y el cambio en la asignación de recursos a órganos no fotosintetizadores. Ambos fenómenos fueron más notorios en el rábano que en el frijol, pues la habilidad competitiva de la primera especie fué mucho más afectado por el efecto de cohorte (o retraso en la siembra) que la segunda debido a sus diferencias morfológicas, fisiológicas y fenológicas.

Dentro de cada grupo hubo plantas sometidas a vecindarios con distinta configuración (i.e., subgrupos). Los pesos de los vecindarios que afectaron a un grupo variaron de dos a cuatro veces y el peso de las plantas blanco entre diez y cincuenta veces. Esta dispersión respondió más a la variación dentro de cada subgrupo que a las diferencias entre los subgrupos de una misma especie y cohorte. La diferencias entre subgrupos fueron pequeñas y significativas sólo entre las configuraciones más contrastantes.

Tanto la tendencia central de crecimiento como la varianza tuvieron una dinámica cuantitativa y cualitativamente distinta en cada uno de los cinco grupos.

El rábano sin vecinos creció en forma sigmoïdal. En asociación, el grupo A3 dominó la comunidad y el peso medio siempre fué en aumento. El grupo A2 tendió a un peso medio estable. El grupo A1 redujo su peso medio durante la segunda mitad del crecimiento en una clara tendencia a ser a la larga excluido de la comunidad. El efecto de cohorte hizo diverger significativamente las trayectorias de los tres subgrupos y diferenció sus varianzas, y fué notablemente más marcado que el efecto de configuración del vecindario.

La varianza de los logaritmos naturales del peso del rábano sin vecinos fué homogénea pero la de los rábanos con vecinos fué creciente, y mayor cuanto más suprimido el grupo. Esto puede interpretarse como evidencia de una amplificación de la varianza intrínseca de los individuos por efecto de la interacción con otros en un sistema de interferencia intensa como el estudiado.

Durante la primera mitad del desarrollo del sistema, el frijol creció en forma similar a sus congéneres sin vecinos (i.e., la merma que sufrieron estos últimos fué equivalente al resultado neto de la facilitación y la interferencia que experimentaron los primeros). En esta etapa el efecto de cohorte fué pequeño, aunque empezó a sentirse más al iniciarse la fructificación. En la segunda mitad, el cambio en el ambiente lumínico de esta especie y la fungosis hicieron crecer considerablemente la varianza y diluyeron las diferencias entre grupos.

En suma, el sistema fué gobernado la mayor parte del tiempo por la interferencia neta y sus consecuencias secundarias, fue claramente no lineal y divergente, evidenció poca diferenciación ante configuraciones de vecindario nominalmente distintas, y el crecimiento de las plantas mostró suficiente riqueza de comportamientos cuantitativos y cualitativos para poner ampliamente a prueba el modelo de Vandermeer y otros modelos afines.

### Bibliografía Citada

- Adler, F. y W. Morris. 1994. A general test for interaction modification. *Ecology* 75(6) :1552-1559.
- Aggarwal, P. 1995. Uncertainties in crop, soil and weather inputs used in growth models: implications for simulated outputs and their applications. *Agricultural Systems* 48 : 361-384.
- Aikman, D. 1992. Modeling of growth and competition in plant monocultures. En DeAngelis, D. and L. Gross, Editores. *Individual-based models and approaches in ecology. Populations, communities and ecosystems*. Routledge, Chapman & Hall. USA. pp. 472-491.
- Aikman, D. y A. Watkinson. 1980. A model for growth and self-thinning in even-aged monocultures of plants. *Annals of Botany* 45: 419-427.
- Altieri, M. 1992. *Biodiversidad, agroecología y manejo de plagas*. Cetal Ediciones. Chile. 162 pp.
- Amer, F.A. y W.T. Williams. 1957. Leaf growth in *Pelargonium zonale*. *Annals of Botany*. 21: 339-42.
- Arias, F.; H. Dapaah; S. Ennin y M. Gyampoh. 1990. Effect of chronological arrangement, spatial arrangement and varietal combination on yield and economic feasibility of Maize + Cowpea intercropped. En Waddington, S.; A. Palmer and O. Edje, eds. *Research Methods for Cereal/Legume Intercropping: Proceedings of a Workshop on Research Methods for Cereal/Legume Intercropping in Eastern and Southern Africa*. México, D.F. CIMMYT. pp.81-88.
- Ballaré, C.; L., Scopel; M. Roush; S. Radosevich. 1995. How plants find light in patchy canopies. A comparison between wild-type and phytochrome-B-deficient mutant cucumber plants. *Functional Ecology* 9 : 859-868.
- Bascompte J. y R. Solé. 1995. Rethinking complexity: modelling spatiotemporal dynamics in ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 10(9) : 361-366.
- Bates, D.M. y D.G. Watts. 1988. *Nonlinear regression and its applications*. Wiley series in probability and mathematical statistics. John Wiley and Sons. New York, N.Y. 365 pp.
- Benjamin, L. 1988. A single equation to quantify the hierarchy in plant size induced by competition within monocultures. *Annals of Botany* 62 : 199-214.
- Benjamin, L. y R. Sutherland. 1992. A comparison of models to simulate the competitive interactions between plants in even-aged monocultures. En DeAngelis, D. and L. Gross, Editores. *Individual-based models and approaches in ecology. Populations, communities and ecosystems*. Routledge, Chapman & Hall. USA. pp. 455-471.
- Berry, G. 1967. A mathematical model relating plant yield with arrangement for regularly spaced crops. *Biometric* 23 (3) : 505-515.

- Bertness, B. y R. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9(5) : 191-193.
- Biging, G. y M. Dobbertin. 1992. A comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees. *ForestScience* 38 (3) : 695-720.
- Billick I. y T. Case. 1994. Higher order interactions in ecological communities: What are they and how can they be detected ? *Ecology* 75 (6) : 1529-1543.
- Bonan, G. 1988. The size structure of theoretical plant populations: spatial patterns and neighborhood effects. *Ecology* 69 (6) : 1721-1730.
- Bonan, G. 1993. Analysis of neighborhood competition among annual plants: implications of a plant growth model. *Ecological Modelling* 65 : 123-136.
- Boucher, D.H. 1985. *The biology of mutualism: ecology and evolution*. Crom Helm, London 388 pp.
- Bouman, B.; H. van Keulen; H. van Laar; R. Rabbinge. 1996. The "School of de Wit" crop growth simulation models: a pedigree and historical overview. *Agricultural Systems* 52 (2/3) : 171-198.
- Briones, O. ; C. Montaña; E. Ezcurra. 1996. Competition between three Chihuahuan desert species: evidence from plant size-distance relations and root distribution. *Journal of Vegetation Science* 7 : 453-460.
- Cain, M.; Pacala, S.; Silander, J.; Fortin, M. 1995. Neighborhood models of clonal growth in the white clover *trifolium repens*. *The American Naturalist* 145 (6) : 889-917.
- Caldwell, R. y J. Hansen. 1993. Simulation of multiple cropping systems with Cropsys. In Penning de Vries et al. (eds.), *Systems Approaches for Agricultural Development*, Kluwer Academic Publishers, Printed in The Netherlands. pp. 397-412.
- Callaway, R. 1994. Facilitative and interfering effects of *Arthrocnemum subterminale* on winter annuals. *Ecology*, 75 (3) : 681-686.
- Casti J.L. 1992 *Reality Rules. Picturing the world in mathematics*. John Wiley and Sons, New York. 409 pp.
- Caswell, H. 1989. *Matrix population models: construction, analysis and interpretation*. Sinauer associates. Sunderland, MA.
- Caswell, H. y A.M. John. 1990. From individual to the population in demographic models. En: DeAngelis, D. and L. Gross, Editores. 1992. *Individual-based models and approaches in ecology. Populations, communities and ecosystems*. Routledge, Chapman & Hall. USA. pp. 36-61.
- Causton, D.R. & J.C. Venus. 1981. *The Biometry of Plant Growth*. Edward Arnold, 307 pp.
- Connolly, J. 1986. On difficulties with replacement series methodology in mixture experiments. *Jour.Appl.Ecology* 23: 125-137.

Costanza R. y F. Sklar. 1985. Articulation, accuracy and effectiveness of mathematical models: a review of freshwater wetland applications. *Ecological Modelling* 27: 45-68.

Cousens, R. 1985. An empirical model relating crop yield to weed and crop density and a statical comparison with other models. *Journal Agric. Science, Camb.* 105 : 513-521.

Cousens, R.; P. Brain; J. Donovan y P. O'Sullivan. 1987. The use of biologically realistic equations to describe the effects of weed density and relative time of emergence on crop yield. *Weed Science* 35 : 720-725.

Crawley, M. y R. May 1987. Populations dynamics and plant community structure: competition between annuals and perennials. *J. theor. Biol.* 125 : 475-489.

Czárán, T. y S. Bartha. 1992. Spatiotemporal dynamics models of plant populations and commuties. *Trends in Ecology and Evolution* 7 (2) : 38-42.

Chargoy C. 1996. Indicadores matemáticos del comportamiento de asociaciones de plantas cultivadas. *Chapingo, Año. XI.* 52-53, abril-sept: .82-90.

Charles-Edwards, D.A. 1982. *Phisyological Determinants of Crop Growth.* Academic Press. 160 pp.

Chavero, C. y V.Fernández. 1994. Efecto de las densidades de población en diferentes arreglos topológicos en la producción de huazontle (*Chenopodium nuttalliae* Saff.) en Chapingo, México. *Revista Chapingo, serie Horticultura* 2: 115-118.

Daniels, R.; H. Burkhart; T. Clason. 1986. A comparison of competition measures for predicting growth of loblolly pine trees. *Can. J. For. Res.* 16 : 1230-1237.

De Wit, C.T. 1960. On competition. *Instituut voor biologisch en scheikundig onderzoek van landbouwgewassen. Verslagen Landbouwkundige Onderzoekingen.* Wageningen.

DeAngelis, D. y K. A. Gross. 1992. Which individual-based approach is most appropriate for a given problem? En DeAngelis, D. and L. Gross, Editors. 1992. *Individual-based models and approaches in ecology. Populations, communities and ecosystems.* Routledge, Chapman & Hall. USA. pp. 67-87.

Diggle, P. 1976. A spatial stochastic model of inter-plant competition. *J. Appl. Prob.* 13 : 662-671.

Donald, C.M. 1958. The interaction of competition for light and for nutrients. *Aus. Journ. Agric. Research* 9 : 421-35.

Draper, N.R. y H y Smith 1981. *Applied Regression Analysis.* John Wiley and Sons. New York, N.Y.

Edwards, C. 1989. The importance of integration in sustainable agricultural systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 27 : 25-35.

- Edwards, C.; T. Grove; R. Harwood; C. Pierce Colfer. 1993. The role of agroecology and integrated farming systems in agricultural sustainability. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 46: 99-121.
- Ellison, A. y D. Rabinowitz. 1989. Effects of plant morphology and emergence time on size hierarchy formation in experimental populations of two varieties of cultivated peas (*Pisum sativum*). *American Journal of Botany* 76(3) : 427-436.
- Federer, W. T. 1993. Statistical design and analysis for intercropping experiments. Vol. 1: Two crops. Springer Series in Statistics. Springer-Verlag. 298 pp.
- Firbank, L. y A. Watkinson. 1987. On the analysis of competition at the level of the individual plant. *Oecologia (Berlin)* 71: 308-317.
- Firbank, L. y A. Watkinson. 1990. On the effects of competition: from monocultures to mixtures. En Grace, J. y D. Tilman, eds. *Perspectives on plant competition*. Academic Press, San Diego, California, USA. pp. 165-192.
- Ford E. y P.J. Diggle. 1981. Competition for light in a plant monoculture modelled as a spatial stochastic process. *Annals of Botany*. 48 : 481-500.
- Ford, D. y K. Sorrensen. 1992. Theory and models of inter-plant competition as a spatial process. En DeAngelis, D. y L. Gross, Editores. 1992. *Individual-Based Models and Approaches in Ecology. Populations, communities and ecosystems*. Routledge, Chapman & Hall. USA. pp.363-407.
- Fowler, N. 1984. The role of germination date, spatial arrangement, and neighbourhood effects in competitive interactions in *Linum*. *Journal of Ecology* 72 : 307-318.
- Fowler, N. 1990. Disorderliness in plant communities: comparisons, causes, and consequences. En Grace, J. and D. Tilman, eds. *Perspectives on plant competition*. Academic Press, San Diego, California, USA. pp. 291-306.
- Francis, Ch. 1990. Sustainability issues with intercrops. In Waddington, S.; A. Palmer and O. Edje, eds. *Research Methods for Cereal/Legume Intercropping: Proceedings of a Workshop on Research Methods for Cereal/Legume Intercropping in Eastern and Southern Africa*. México, D.F. CIMMYT. pp.194-199.
- Franco, M. y J. Harper. 1988. Competition and the formation of spatial pattern in spacing gradients: an example using *Kochia scoparia*. *Journal of Ecology* 76: 959-974.
- Fukai, S. y B. Trenbath. 1993. Processes determining intercrop productivity and yields of component crops. *Field Crops Research*, 34, pp.247-271.
- García-Barrios L. y R. García-Barrios 1992. La modernización de la pobreza: dinámicas de cambio técnico entre los campesinos temporaleros de México. *Rev. Estudios Sociológicos* .El Colegio de México.10(29): 263-288.
- García-Barrios L., E. Esquivel B. ; H. Reyes G., J. Valdovinos A. (s/f) Tendencias al mono y policultivo en el área de agricultura intensiva del Carst Chamula, Chiapas. Documento inédito. ECOSUR.

- García-Barrios, L. 1994 . AGRODINAMICA. Programa gráfico de simulación espacio-temporal del crecimiento y rendimiento de mono y policultivos. Escrito en lenguaje Think C para Macintosh.Video Clip de demostración en el disco compacto "ECOSUR: 20 años de Investigación en Chiapas." ECOSUR, Chiapas Mexico, 1995.
- García-Barrios, L. y J. Kohashi 1994. Efecto de la densidad de siembra sobre la asignación de materia seca aérea en un maíz criollo de Los Altos de Chiapas: Consecuencias sobre el rendimiento máximo y la eficiencia del rendimiento. Revista Turrialba (Inst. Interamericano de Cooperación Agrícola OEA. 44 (4) : 205-219.
- Gates, D.J. 1982. Competition and skewness in plantations. *J. Theor. Biol.* 94 : 909-922.
- Gerry, A. y S. Wilson. 1995. The influence of initial size on the competitive responses of six plant species. *Ecology* 76(1) : 272-279.
- Giordano, F. y Weir, M. 1991. *Differential Equations. A modeling approach.* Addison-Wesley Publishing Company. 672 pp.
- Golberg, D. 1990. Components of resource competition in plant communities. En Grace, J. y D. Tilman, eds. *Perspectives on plant competition.* Academic Press, San Diego, California, USA. pp. 27-49.
- Gompertz, B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.* 36: 513-85.
- Grace, J. 1995. In search of the Holy Grail: explanations for the coexistence of plant species. *Trends in Ecology and Evolution* 10 (7) : 263-264.
- Gregory, F. G. 1928. The analysis of growth curves- a reply to criticism. *Ann. Bot.* 42: 531-9.
- Guowei, S.; C. Qiwu; S. Bo. 1991. A new mathematical model of interspecific competition-an expansion of the classical Lotka-Volterra competition equations. *Ecological Modelling* 58 : 273-284.
- Hakanson, L. 1995. Optimal size of predictive models. *Ecological Modelling* 78 : 195-204.
- Hara, T. 1986. Effects of density and extinction coefficient on size variability in plant populations. *Annals of Botany* 57 : 885-892.
- Hara, T. 1988. Dynamics of size structure in plant populations. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 129-133
- Harms, W.R.1981. A competition model for tree and stand growth models. General Technical Report, Southern Forest Experiment Station, USDA Forest Service No. SO-34 pp.179-183.
- Harper, J. 1990. *Population biology of plants.* Academic Press Ltd London, NW1. First edition 1977. (eighth impression) 890 pp.
- Hart, J.W. 1988. *Light and Plant Growth.* Unwin Hyman Ltd. 203 pp.

- Hatfield, J. y D. Keeney. 1994. Challenges for the 21st Century. In Sustainable Agriculture Systems. J. Hatfield and D. Karlen. (Edits.) Lewis Publishers.USA.
- Houghton, R. 1994. The worldwide extent of land-use change. *BioScience* 44 (5): 305-313.
- Houston, M. y D. DeAngelis. 1994. Competition and coexistence: the effects of resource transport and supply rates. *The American Naturalist* 144 (6) : 954-977.
- Hubbell, S.P. y R.B. Foster. 1986. Biology, Chance and History and the structure of tropical rain forest tree communities. En: Diamond and T.J. Case (Eds.) *Community Ecology*. Harper and Row Publ. Inc. New York.N.Y. pp.314-329
- Huston, M. 1992. Individual-based forest successions models and the theory of plant competition. In DeAngelis, D. y L. Gross, Editores. 1992. *Individual-based models and approaches in ecology. Populations, communities and ecosystems*. Routledge, Chapman & Hall. USA. pp.408-420.
- Judson, O. 1994. The rise of the individual-based model in ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 9 (1) : 9-14.
- Kanwar, J. 1993. Influence of spacing and time of sowing on growth and seed yield of radish (*Raphanus sativus*). *Indian Journal of Agricultural Sciences* 63(6) : 351-3.
- Kass, D. 1978 . Polyculture cropping systems: review and analysis. *Cornell International Agric. Bull.* No.32 69 pp.
- Keddy, P. A. 1989. *Competition*. Chapman and Hall. N. Y. USA 202 pp.
- Kiniry, J.; J. Williams; P. Gassman; P. Debaeke. 1992. A general, process-oriented model for two competing plant species. *Transactions of the ASAE*. Vol. 35(3): 801-810.
- Koyama H. y T. Kira. 1956. Intraspecific competition among higher plantas.VIII Frecuency distributionof individual plant weight as affected by the interaction among plants. *J.Inst.Polytech.Osaka City Univ.* 7 : 73-84 .
- Kropff, M. y L. Lotz. 1992. Optimization of weed management systems: the role of ecological models of interplant competition. *Weed Technology* 6 : 462-470.
- Kropff, M.; S. Weaver; A. Smits. 1992. Use of ecophysiological models for crop-weed interference: Relations amongst weed density, relative time of weed emergence, relative leaf area, and yield loss. *Weed Science* volume 40 : 296-301.
- Liebman, M. 1989. *Polyculture Cropping Systems*. En Miguel Altieri, *Agroecology. The Science of Sustainable Agriculture*. Cambridge University Press. 9: 205-218.
- Lilliefors,H.W. 1967. On the Kolmogorov Smirnov test for normality with mean and variance unknown. *Jour. of the Am. Stat. Assoc.* 64: 399-402.
- Lindquist, J.; D. Rhode; K. Puettmann; B. Maxwell. 1994. The influence of plant population spatial arrangement on individual plant yield. *Ecological Applications* 4(3) : 518-524.

- Lotka , A.J. 1925 . Elements of Physical Biology. Baltimore, Williams and Wilkins.
- Luckyanov, N. 1993. On adequacy of ecological models. *Ecological Modelling* 68 : 51-65.
- Mack, R. y J. Harper. 1977. Interference in dune annuals:spatial pattern and neighbourhood effects. *Journal Ecol.* 65 : 345-363.
- May, R. (ed.) 1981. Theoretical Ecology. Principles and Applications. Second edition. Blackwell Sci.Publ.London.489 pp.
- Mayer,D. y L. García-Barríos 1996. VCROPS. Programa de simulación espacio temporal del crecimiento y rendimiento de dicultivos y de estimación de parámetros de sistemas diferenciales autónomos en la biomasa.
- Mead, R. 1967. A mathematical model for the estimation of interplant competition *Biometrics* June:189-25.
- Murdoch, W.; E. McCouley; R. Nisbet; W. Gurney ; A. de Ross. 1992. Individual-based models: combining testability and generality. En DeAngelis, D. and L. Gross, Editores. *Individual-based models and approaches in ecology. Populations, communities and ecosystems.* Routledge, Chapman & Hall. USA. pp.18-35.
- Natarajan, M. 1990. Spatial arrangement of the component crops in developing intercropping systems: some concepts and methodologies. In Waddington, S.; A. Palmer and O. Edje, eds. 1990. *Research Methods for Cereal/Legume Intercropping: Proceedings of a Workshop on Research Methods for Cereal/Legume Intercropping in Eastern an Southern Africa.* México, D.F. CIMMYT. pp.68-73.
- Niklas K. 1993. *Plant Allometry. The scaling of form and process.* The University of Chicago Press. 395 pp.
- Pacala, S. 1986. Neighborhood models of plant population dynamics. 2. Multi-species models of annuals. *Theoretical Population Biology* 29 : 262-292.
- Pacala, S. y J. Silander Jr. 1985. Field tests of neighborhood population dynamic models of two annual weed species. *Ecological Monographs* 60(1) :113-134.
- Pachepsky, L. y B. Acok. 1996. An adequate model of photosynthesis-II. Dependence of parameters on environmental factors. *Agricultural Systems* 50 : 227-238.
- Pant, M. 1979. Dependence of plant yield on density and planting pattern. *Annal of Botany* 44 : 513-516.
- Perfecto, I.; R. Rice ; R. Greenberg; M. Van der Voort. 1996. Shade cofee: a disappearing refuge for biodiversity. *BioScience* 46, (8) : 598-608.
- Press ,W.H.,B.P. Flannery,S.A. Teukolsky, W. T. Vetterling. 1988. *Numerical Recipes in C .The Art of scientific computing.*Cambridge University Press. Cambridge.735 pp.
- Press ,W.H.,B.P. Flannery,S.A. Teukolsky, W. T. Vetterling. 1988. *Numerical Recipes in Pascal. The Art of scientific computing.*Cambridge University Press. Cambridge. 730 pp.

- Pugnaire, F.; P. Haase; J. Puigdefábregas. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology*, 77(5) : 420-1426.
- Rackso, P. and M. Semenov. 1989. Analysis of mathematical principles in crop growth simulation models. *Ecological Modelling* 47: 291-302.
- Ramírez N.; M. Gonzáles y E. García-Moya. 1996. Establecimiento de *Pinus* spp. y *Quercus* spp. en matorrales y pastizales de Los Altos de Chiapas, México. *Agrociencia* 30: 249-257.
- Reed, H.S. y R. H. Holland. 1919. The growth rate of an annual plant *Helianthus. annus* Pro. Nat. Acad. Sci. Wash. 5:135-44.
- Reed, H.S. 1920. The nature of the growth rate. *J Gen. Phys.* 2: 545-61.
- Rejmánek, M.; G. Robinson; E. Rejmánková 1989. Weed-crop competition: experimental designs and models for data analysis. *Weed Science* 37 : 276-284.
- Richards, F. J. 1959. A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Bot.* 10:290-300.
- Richter, O. y D. Söndegrath, 1990. Parameter estimation in ecology. The link between data and models. VCH Publ. New York N.Y. 218 pp.
- Robertson, T.B. 1923. The Chemical basics of growth and senescence. Loppincott, Philadelphia and London. 103 pp.
- Ross S.M. 1990. A course in simulation. MacMillan Publ.Co. New York N.Y. 202 pp.
- Ross, M. y J. Harper. 1972 Occupation of biological space during seedling establishment. *J.Ecol.*60: 77-88
- Russell, G., Marshall y Jarvis, P.G. (Edits). 1990. Plant canopies: their growth, form and function. Cambridge University Press. 178 pp.
- Scientist. 1995. MicroMath Scientific Software. Scientist for experimental data fitting/Microsoft Windows Version 2.0. 513 pp.
- Seber, G.A.F. y C.J.Wild 1989. Nonlinear regression . John Wiley and Sons. New York, N.Y. 753 pp.
- Shinozaki, K. y T. Kira. 1956. Intraspecific competition among higher plants. VII, Logistic theory of the C-D effect. *J. Inst. Polytech. Osaka Cy. Univ.* 7: 3-72.
- Siegel, S. 1985. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. Trillas. 344 pp.
- Silvertown, J. y R. Law. 1987. Do plants need niches? Some recent developments in plant community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 2 (1) : 24-26.
- Singh, N.B.; P.P. Singh; K.P. Nair. 1986. Effect of legume intercropping on nitrogen enrichment, bacterial activity, and productivity of associated maize crops. *Exp. Agric.* 22: 339-44.

Slatkin, M. y John Anderson. 1984. A model of competition for space. *Ecology* 65(6) : 840-1845.

Soetono H. y D. Puckridge. 1982. The effect of density and plant arrangement on the performance of individual plants in barley and wheat crops. *Aust. J. Agric. Rs.* 33 : 171-177.

Sokal, R.R. y F.J.Rohlf. 1981 *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research.* Freeman and Co. San Francisco. 850 pp.

Strang, G. 1982. *Algebra lineal y sus aplicaciones.* Addison-Wesley Iberoamericana. 454 pp.

Swift, M.J. y S.I. Ingram 1996. Effects of global change on multispecies agroecosystems. Implementation plan CGTE activity 3.4 .Global change and Terrestrial Ecosystems report 13. Published by CGTE focus group 3 office Wallingford, UK. 55pp.

Thomas, S. and J. Weiner. 1989. Including competitive asymmetry in measures of local interference in plant populations. *Oecologia* 80 : 349-355.

Thornley, J. and I. Johnson. 1990. *Plant and crop modelling.* Clarendon Press-Oxford. USA. 669 pp.

Thornton, P.; J. Dent; R. Caldwell. 1990. Applications and issues in the modelling of intercropping systems in the Tropics. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 31 : 133-146.

Tilman, D. 1987. On the meaning of competition and the mechanisms of competitive superiority. *Functional Ecology* 1(4) : 304-315.

Tilman, D. 1990. Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition. In Grace, J. and D. Tilman, eds. *Perspectives on plant competition.* Academic Press, San Diego, California, USA. pp.117-141.

Tilman, D. 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, 77(2) : 350-363.

Tilman D.; D.Wedin; J.Knops 1996 Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379. 22 feb. : 718-720

Trenbath, B. 1974 Biomass productivity of mixtures. *Adv. Agron.*26: 177-210

Uchmanski, J. y V. Grimm. 1996. Individual-based modelling in ecology: what makes the difference? *Trends in Ecology and Evolution* 11(10) : 437-441.

Uehara G. y G.Y Tsuji. 1993. The IBSNAT project. In: Penning de Vries et al. (eds) *Systems Approach for Agricultural Development,* Kluwer Academic Publ. The Netherlands. pp.505-513

Vanclay , J.K. 1994 *Modelling Forest Growth and Yield. Applications to Mixed Tropical Forests.* CAB international . 274 pp.

- Vandermeer, J.H. 1969. The competitive structure of communities: an experimental approach with protozoa. *Ecology* 50 (3) : 362-371.
- Vandermeer, J.H. 1981. The interference production principle: an ecological theory for agriculture. *BioScience* 31(5) : 361-364.
- Vandermeer, J.H. 1984. Plant competition and the yield-density relationship. *Journal of theoretical Biology* 109 : 393-399.
- Vandermeer, J.H. 1986. A computer based technique for rapidly screening intercropping designs. *Exp. Agric.* 22 : 215-32.
- Vandermeer, J.H. 1989. *The ecology of intercropping*. Cambridge University Press. 237 pp.
- Vandermeer, J.H. 1990. *Elementary Mathematical Ecology*. Krieger Publ Co. Malabar Florida. Original edition 1981, reprinted 1990.
- Vandermeer, J.H. 1995. The ecological basis of alternative agriculture. *Annu.Rev. Ecol. Sust.* 26: 201-24.
- Vandermeer, J.H. 1996(a). Agroecosystems and biodiversity. En Rosenthal, J. (Ed.)-Symposium Volume .Documento Inédito
- Vandermeer, J.H. 1996(b). Efecto y respuesta, competencia y facilitación: conceptos claves para analizar policultivos. Documento inédito sometido a : *Revista de Agricultura Orgánica . Cuba*
- Vandermeer, J.H. ; R.J. Ambrose; M.K.Hansen; H.McGuiness; I.Perfecto; C. Phillips; P. Rosset; B. Schultz. 1984. An ecologically based approach to the design of intercrop agroecosystems and intercropping system of soybeans and tomatoes in Southern Michigan. *Ecological Modelling* 25: 121-150.
- Volterra V. 1926 Variations and fluctuations in the number of individuals in animal species living together . *J. Cons. perm. int.Ent.. Mer.* 3: 3-51.
- Von Bertalanffy, L. 1957. Quantitative laws for metabolism and growth. *Quart. Rev. Biol.* 31:217-31.
- Waddington, S.R.; Palmer, A.F.E. and Edje, O. T. Edits. 1990. *Research Methods for Cereal/Legume Intercropping*. Proceedings of a Workshop on Research Methods for Cereal/Legume Intercropping in Eastern and Southern Africa Held at Lilongwe, Malawi. 23-27 January 1989. CIMMYT, Mexico. 250 pp.
- Waltner, T. D. 1996. Ecosystem health-a framework for implementing sustainability in agriculture. *BioScience* 46 (9) : 686-689.
- Watkinson, A. 1980. Density-dependence in single-species population of plants. *J. Theor.Biol.* 83 : 345-357.
- Watkinson, A.R. 1983. A neighbourhood approach to self-thinning. *Oecologia (Berlin)* 56: 381-384.

Weaver, S.; M. Kropff; R. Groeneveld. 1992. Use of ecophysiological models for crop-weed interference: the critical period of weed interference. *Weed Science* 40 : 302-307.

Weiner J. 1982. A neighbourhood model of plant interference. *Ecology* 63 : 1237-1241.

Weiner J. y O. Solbrig. 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecologia(Berl...)* (1984) pp. 334-336.

Weiner, J. 1982. A neighborhood model of annual-plant interference. *Ecology*, 63(5), pp.1237-1241.

Westoby, M. 1984. The self-thinning rule. *Advances in ecological research* 14 : 167-225.

White, J. 1979. The plant as a metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syts.* 10: 109-145.

Wilkinson, L. ; M.Hill; J. P. Welna ; G.K. Birkenbeuel. 1992. *Systat for Windows. Version 5* Systat Inc. Evanston Ill.USA.740pp.

Wilson, B. 1988. The effect on initial advantage on the course of plant competition. *OIKOS* 51 : 19-24.

Willey, R. 1979. Intercropping-its importance and research needs. Part 2. Agronomy and research approaches. *Fields crop abstracts* 32 (2) : 72-85

Willey, R.W. y S.B. Heath. 1969. The quantitative relation between plant population and crop yield. *Adv.Agron.* 21: 281-321

Wolfram, S. 1991. *Mathematica. A system for doing mathematics by computer.* Addison-Wesley Publishing Company. 961 pp.

Wootton, T. 1994. Putting the pieces together: testing the independence of interactions among organisms. *Ecology* 75 (6) : 1544-1551.

Zeide,B.1993. Analysis of growth equations. *Forest Science*, August: 594-616.