



154
2 ej.

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

EFFECTO DE LA COMPETENCIA SOBRE EL RENDIMIENTO Y LA
ARQUITECTURA DE *Chenopodium berlandieri* Moq. Y
Chenopodium berlandieri ssp. nuttalliae Wilson
(CHENOPODIACEAE).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

HORACIO ARMANDO PAZ HERNANDEZ



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está 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.

INDICE GENERAL

1 PRESENTACION GENERAL.	
Presentación general.	1
Objetivos generales.	2
Introducción: Biología de las plantas en estudio.	2
Materiales y métodos: Diseño experimental.	4
2 EFECTOS DE LA DENSIDAD POBLACIONAL SOBRE EL RENDIMIENTO.	
Introducción.	11
Modelos de rendimiento.	11
Modelo potencial	12
Modelo inverso	16
Modelo hiperbólico	17
Modelo de Watkinson	18
Sobre el concepto de competencia y su representación en los modelos de rendimiento densidad.	21
Posibilidades de los modelos en el conocimiento de la mecánica de la competencia.	24
Rendimiento de partes	25
Materiales y métodos	27
Resultados	28
Discusión	30
3 EFECTOS DE LA DENSIDAD EN MEZCLA SOBRE EL RENDIMIENTO.	
Introducción	45
Un esquema conceptual básico.	46
Modelos aditivos.	46
Modelos de sustitución.	48
Críticas a los modelos de sustitución.	48
Metodología de superficies de respuesta	58
Materiales y métodos.	60
Resultados.	62
Discusión.	67
4 EFECTOS DE LA DENSIDAD SOBRE LA ARQUITECTURA DE LOS INDIVIDUOS.	
Introducción.	84
Materiales y métodos	86
Resultados.	87

Discusión.	89
REFERENCIAS.	106
APENDICE. Modelo de competencia de de Wit.	114

Objetivos Generales.

Describir el efecto de la competencia intra e interespecifica sobre cada morfo de *Chenopodium*, utilizando modelos de superficie de respuesta.

Describir el efecto de la competencia intra e interespecifica sobre algunos parámetros de la arquitectura de los individuos de ambos morfios.

Introducción General : Biología de las plantas en estudio

Chenopodium berlandieri ssp. *nuttalliae* (Wilson) y *Chenopodium berlandieri* (Moq) son dos plantas anuales, cuyas poblaciones se encuentran intermezcladas en los terrenos de cultivo en la zona del centro de México. *Chenopodium berlandieri* ssp. *nuttalliae* comúnmente llamada Huauzontle es una planta domesticada utilizada principalmente para el consumo de la inflorescencia (panoja) y, con menor importancia, como quelite (consumo de hojas). *Chenopodium berlandieri* comúnmente llamada Quelite cenizo (a la cual nos referiremos simplemente como quelite) es una planta oportunista o maleza, que coloniza los campos de cultivos como maíz, frijol, chícharo y el mismo huauzontle. Sus hojas son colectadas por la gente para su consumo.

Estas plantas presentan fuertes diferencias morfológicas detectadas tanto en el campo como en condiciones comunes y controladas (Wilson y Heiser, 1979).

Huauzontle

no dispersa los frutos
semillas grandes (4mm)
reducción drástica de
la testa. (color blanco)

Quelite cenizo

si dispersa los frutos
semillas pequeñas (3mm)
presencia de testa (se-
millas color negro).

Ramas de pequeña longitud	ramas de gran longitud
Ramas concentradas hacia el ápice del individuo formando una panoja densa.	ramificación difusa a todo lo largo del tallo

En virtud de las diferencias morfológicas de estas dos subespecies, en ocasiones se utilizará el término morfo para hacer referencia a ellas.

Estas diferencias típicamente corresponden a las encontradas para sistemas de maleza-cultivo, donde uno de los elementos (el cultivo) es una versión domesticada de la otra (Harlan, deWet y Price, 1973).

A partir de amplios estudios sobre la domesticación y el origen de estas plantas, se ha propuesto que el quelite cenizo puede ser la forma a partir de la cual se domesticó el huauzontle (Wilson y Heiser, 1979).

Ambos morfos son polinizados principalmente por viento y se ha demostrado que son interfértiles produciendo descendencia F_1 fértil (Wilson y Heiser, 1979). De hecho en el campo parece existir una gran intergradación de las formas extremas. Sin embargo, un hecho de gran interés es que ambas formas, a pesar de la hibridación, conservan su identidad.

Dentro de los cultivos del huauzontle ocurre un alto reclutamiento de quelites. Sin embargo sus densidades son disminuidas por las prácticas de deshierbe, siendo más altas hacia el final del crecimiento del cultivo (observación personal). Esta práctica parece no ser tan efectiva durante los primeros meses del crecimiento, debido a la dificultad para diferenciar las plántulas y juveniles de ambos morfos. Dado que los quelites también son aprovechados por la gente, el manejo de estos en campos de maíz y otros cultivos es muy variable en el tiempo e incluso de región a

región. En el caso del cultivo del huauzontle al parecer existe una atención especial debido al riesgo de la pérdida de las características comerciales, que a un largo plazo pueden conducir los fenómenos de hibridación. (Observación personal para la zona de San Andrés, D.F.).

Materiales y Métodos: Diseño experimental

El presente trabajo se llevó a cabo en el invernadero del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, durante el verano y otoño de 1987.

La metodología y materiales que a continuación se describen corresponden a un experimento general, utilizado para responder las preguntas expuestas en los diferentes capítulos.

Diseño experimental.

El diseño experimental consistió de cuatro series de reemplazamiento sensu de Wit, 1960, cuyas densidades totales fueron: 115, 373, 1535 y 2357 ind/m². Cada línea de reemplazo contó con 5 proporciones de siembra : 1:0, 2:1, 1:1, 1:2 , 0:1. Las proporciones : 0:1 y 1:0 representan los monocultivos y cuentan con 3 réplicas , en tanto que las proporciones restantes corresponden a las mezclas y cuentan con 2 réplicas. (figura 1). Las unidades experimentales consistieron de cajones fijos de diferente área para cada densidad y de profundidad constante (20 cm.) , los cuales se encontraban integrados a cajas de mayor tamaño La posición de cada unidad en el conjunto de las cajas se eligió al azar.

El sustrato utilizado fué un suelo de origen volcánico, proveniente de bosques de Pino Encino, el cual se mezcló y fertilizó, añadiendo el compuesto comercial llamado "Triple 17" a

una concentración de 0.2 gr/100 cm² de superficie a sembrar.

Para obtener las plántulas utilizadas en el experimento, se germinaron las semillas en un sustrato de agar y nutrientes en cámaras de germinación tipo comp. a una temperatura de 20 °C y un fotoperíodo de 12 hrs. luz y 12hrs. oscuridad.

Se eligieron los individuos homogeneizando su tamaño en un intervalo de 2 a 2.5 cm. y se trasplantaron dentro de los lotes experimentales en un arreglo hexagonal con el fin de homogeneizar la cantidad de espacio inicial disponible para cada individuo (figura 2). Las plántulas que no sobrevivieron la primera semana después del trasplante fueron reemplazadas. Para obtener las proporciones de siembra en los diferentes lotes experimentales, se sembraron secuencialmente n individuos de la maleza y m individuos de la cultivada en cada renglón de la matriz del diseño (figura 2). El número total de individuos de cada morfo, así como el área inicial disponible para cada individuo por densidad y tratamiento, se muestran en el cuadro 1.

El experimento se inició en la tercera semana de mayo de 1987. A los cuarenta y cinco días de montado el experimento, ocurrió un accidente que provocó la pérdida de aproximadamente el 40% del diseño. Este fué parcialmente reemplazado reduciéndose las proporciones de la densidad máxima (2357 ind/m²), a los casos: 1:0, 0:1, 1:1, así como el número de réplicas de los diferentes unidades experimentales. En consecuencia parte del experimento se desarrolló de mayo a septiembre y el resto de julio a septiembre. No obstante esta diferencia, en virtud de que todos los lotes parecen haber alcanzado su máximo rendimiento, los resultados se analizaron conjuntamente.

Para cada unidad experimental, a los sesenta días de sembrado se

aplicó de manera homogénea sobre la superficie, una solución del fertilizante "Triple 17" así como una de urea comercial, ambas a una concentración de $(0.1 \text{ gr./100cm}^2)$.

A los 5 meses de la siembra se cosechó la parte aérea de todos los individuos, a los cuales se registró: altura total y diámetro a la base del tallo. Cada individuo se guardó en una bolsa de papel y fué secado a una temperatura de 75°C durante 72 hrs. Posteriormente se separaron los tallos de las hojas y semillas y se pesó su biomasa por separado con una precisión de 0.001 gr.

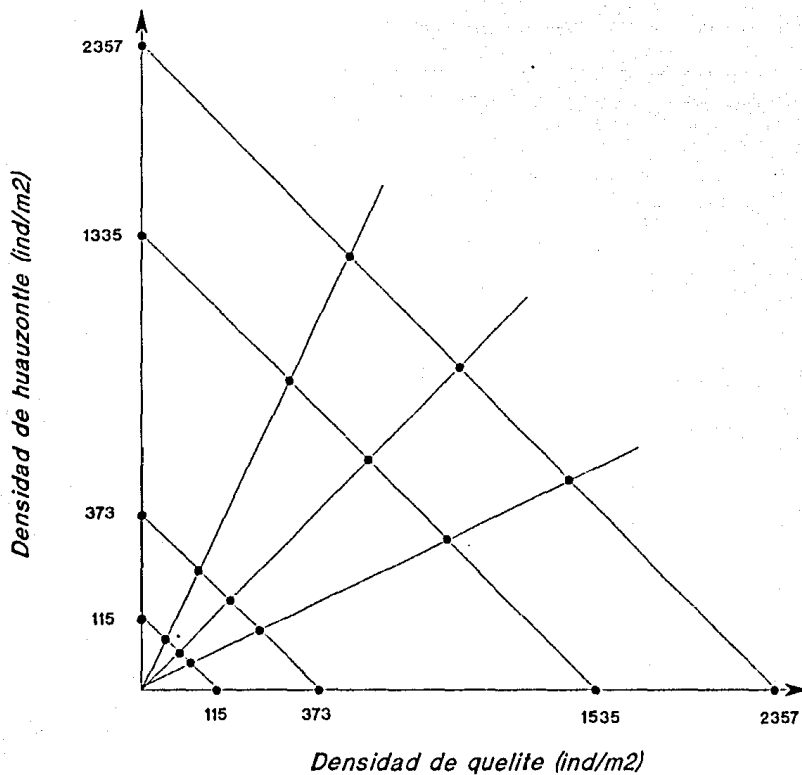


Figura 1. Diseño experimental. El diseño experimental consiste de 4 líneas de reemplazamiento sensu de Wit, para densidades totales de: 115 ind/m²; 373 ind/m²; 1535 ind/m² y 2357 ind/m². Cada línea cuenta con 5 frecuencias de siembra: 1:0, .66:.33, .5:.5, .33:.66 y 0:1.

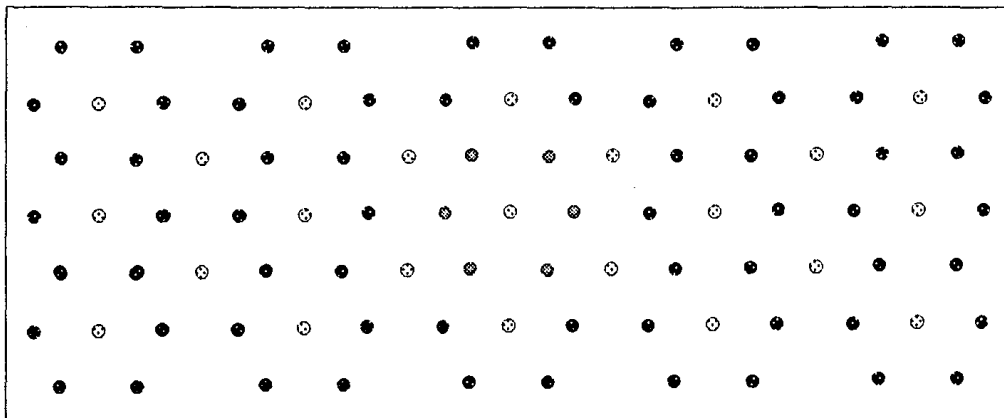


FIGURA 2. Arreglo espacial de los individuos. En este diseño, cada individuo puede verse como el centro de un hexágono formado por los individuos más cercanos ubicados en las aristas. La distancia entre cualquier par de puntos es la misma, y por tanto el área inicial disponible para el crecimiento de cada individuo. Las diferentes proporciones se lograron sembrando las siguientes secuencias en cada renglón: 1C-0M; 2C-1M; 1C-1M; 1C-2M; 0C-1M donde: C = Cultivada y M = Maleza.

Cuadro 1. Area inicial disponible para el crecimiento de un individuo promedio al comienzo del experimento, de acuerdo a la densidad de siembra.

Densidad de siembra (ind/m ²)	Area inicial disponible (cm ²)
115	86.71
373	26.81
1535	6.51
2357	4.24

EFFECTO DE LA DENSIDAD POBLACIONAL SOBRE EL RENDIMIENTO

Introducción

El conocer como reaccionan las plantas a la densidad es de gran importancia tanto para entender los mecanismos implicados en la regulación del tamaño poblacional y su dinámica en el tiempo, como para entender cuáles son sus efectos sobre el rendimiento de los cultivos (Harper, 1977; Watkinson, 1981; Antonovics y Levin, 1980). Es posible reconocer tres fases generales del efecto de la densidad sobre el desempeño de las plantas. Estas fases son: a) a bajas densidades la interacción entre los individuos es baja y el efecto sobre el rendimiento es despreciable; en este rango ocurre entonces un incremento lineal de la biomasa por unidad de área conforme la densidad aumenta. b) a densidades mayores la interferencia entre los individuos provoca respuestas plásticas como la reducción de la biomasa individual promedio (tamaño); en este rango el incremento en biomasa por unidad de área comienza a frenarse hasta alcanzar un valor independiente de la densidad. c) a densidades mucho mayores, la interferencia es tan alta, que ocurre mortalidad de algunos individuos, proceso llamado autoaclareo. Estas respuestas han sido descritas a partir de relaciones empíricas, de las cuales se han podido inferir algunos aspectos de la mecánica global del proceso. Sin embargo, cabe señalar que el grado de interpretación biológica de los parámetros es muy variable entre los distintos modelos que se han utilizado para describir el fenómeno de interferencia. Estos modelos se resumen a continuación.

Modelos de rendimiento.

Los patrones típicos en la respuesta del rendimiento por unidad de área con respecto a la densidad consisten en curvas crecientes monotónicamente, las cuales convergen de manera asintótica hacia un máximo independiente de la densidad poblacional (figura 3a).

Esto ha sido llamado ley del rendimiento final constante (Kira et.al. ,1953). Por otro lado, el rendimiento individual promedio disminuye con la densidad de manera inversa o hiperbólica (Kira et.al. 1953; Bleasdale y Nelder, 1960; Holliday, 1960; Mead, 1970; Watkinson, 1980). Este comportamiento se muestra en la figura 3b.

Modelo potencial (Kira, Ogawa y Sakasaki)

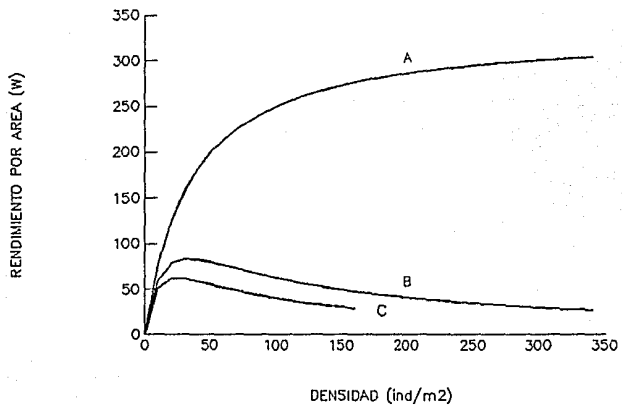
Uno de los primeros intentos por describir las relaciones rendimiento-densidad , es el modelo propuesto por Kira, Ogawa y Sakasaki (1953). Estos autores proponen que el rendimiento individual promedio (w) puede ser descrito por dos relaciones; como una constante a bajas densidades (cuando la interferencia es despreciable) y como una función potencial a densidades donde la interferencia es intensa. Estas dos situaciones pueden expresarse respectivamente como:

$$\begin{array}{ll}
 \text{baja densidad} & \text{alta densidad} \\
 w = C & \text{ec.(1a)} \quad w = k (ND)^{-\rho} \quad \text{ec (1b)}
 \end{array}$$

donde k y ρ son constantes ($\rho > 0$, $k > 0$); ρ ha sido llamado índice de competencia-densidad ("C-D index"). Estas relaciones se han obtenido en condiciones experimentales de campo e invernadero para un amplio número de especies, a partir de regresiones lineales cuando las variables son expresadas en escala logarítmica. En estos estudios se ha observado que los parámetros k y ρ aumentan conforme transcurre el crecimiento de las poblaciones a través del tiempo. El valor de ρ aumenta desde un valor de 0 cuando comienza el crecimiento al tiempo de siembra, hasta alcanzar un valor aproximado de 1 , cuando el rendimiento total por unidad de área (W) ha llegado a ser independiente de la densidad. Cuando el espacio inicial disponible en promedio para cada planta ($S = 1/N$) es sustituido por la densidad (ND), el modelo puede expresarse como:

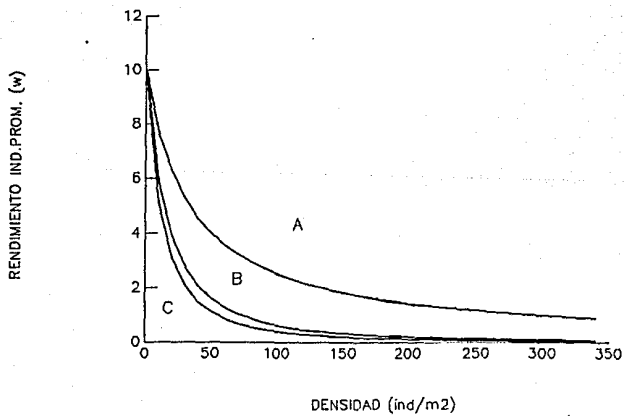
a)

RENDIMIENTO POR UNIDAD DE AREA



b)

RENDIMIENTO INDIVIDUAL PROM.



c)

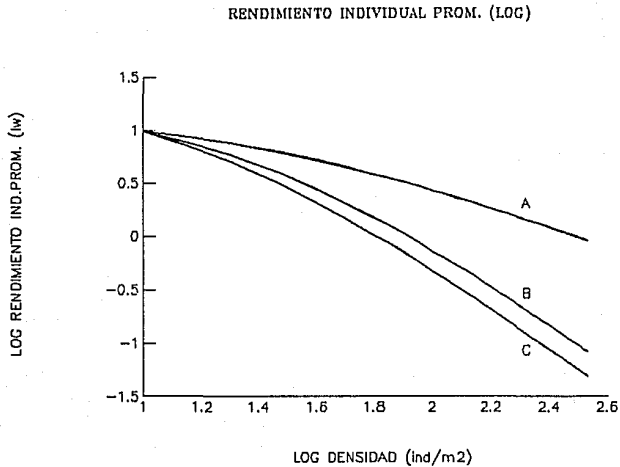


Fig 3. Patrones generales del efecto de la densidad sobre el rendimiento esperado de acuerdo al modelo: $w = w_{max} (1 + aN)^{-b}$. La curva A representa el caso cuando: $w_{max} = 10$, $a = .03$, $b = 1$. La curva B representa el caso cuando: $w_{max} = 10$, $a = .03$, $b = 2$. La curva C representa el caso cuando: $w_{max} = 10$, $a = .06$, $b = 2.5$. La grafica a) representa el rendimiento por unidad de area, la grafica b) representa el rendimiento individual promedio y la c) la misma variable en escala logaritmica.

$$w = k (S)^{\rho} \quad \text{ec (2)}$$

De aquí se desprende que dada una densidad (N) el efecto de la limitación de espacio ($S = 1/N$) sobre el tamaño individual depende del valor ρ . Dado que el valor de ρ aumenta conforme los individuos crecen es posible entender por un lado, a este parámetro como un indicador de que tan completo es el uso de los recursos contenidos en el espacio inicial disponible ($S = 1/N$), a medida que los individuos crecen. Y por otro lado como un indicador de la intensidad de la competencia conforme el crecimiento. Para una densidad dada N este parámetro aumenta conforme los individuos crecen, hasta el punto donde todos los recursos en S han sido utilizados. En este punto ρ alcanza un valor de uno (Kira et al., 1953).

El rendimiento por unidad de área puede ser obtenido a partir de la ec (1), ya que $W = w(N)$, obteniéndose:

$$W = k(N)^{1-\rho} \quad \text{ec (3)}$$

donde W es el rendimiento por unidad de área. Puede observarse que cuando ρ alcanza su valor máximo ($\rho=1$), entonces:

$$W = k \quad \text{ec (4)}$$

es decir el rendimiento es constante. En este caso, k representa el rendimiento máximo por unidad de área alcanzado por la población (rendimiento final constante). Entonces, cuando cada individuo ha utilizado el total del espacio inicialmente disponible, el aumento de la densidad es compensado de manera exacta por la disminución en el tamaño individual (w), manteniéndose el rendimiento total constante (k).

La contribución más importante en este modelo es, primero el enfoque mecanístico, a través de la idea de que la intensidad o eficiencia en el uso del espacio cambia con el estado de

crecimiento de los individuos en la población, lo cual es posible de estimar con un parámetro (ρ). En segundo lugar, que este parámetro puede reflejar de manera intuitiva la intensidad de la competencia. Sin embargo, cabe señalar que en este modelo no hay un concepto claro que ligue la intensidad del uso del espacio conforme los individuos crecen y, el efecto de la competencia conforme la densidad va en aumento. Una limitante fuerte en esta propuesta es la dificultad para saber a partir de que densidades puede considerarse que la competencia es apreciable, y por tanto cuando la relación propuesta cambia de ser constante a potencial (Shinozaki et.al., 1956; Harper, 1977). La dificultad de fondo es que parte en dos secciones y de manera arbitraria, una respuesta continua, que en un rango lo suficientemente amplio incluye las tres fases antes mencionadas.

Modelo inverso (Shinozaki y Kira)

Shinozaki y Kira (1956) propusieron un modelo más general que incluye la respuesta a la densidad en un rango amplio de valores. Este es construido partiendo del crecimiento logístico individual considerando que los parámetros característicos del crecimiento son modificados por la densidad y considerando además, que las poblaciones alcanzan la ley del rendimiento final constante. El modelo propuesto es el siguiente:

$$w^{-1} = A + BN \quad \text{ec (5)}$$

donde A y B son constantes, cuyo significado biológico es poco claro. Este modelo describe, en escala logarítmica, una curva con una fase lineal a altas densidades análoga a la ec (2) (donde A es despreciable, $B^{-1} = k$ y $\rho = 1$) y una fase asintótica hacia A^{-1} cuando N tiende a cero. De aquí se desprende que A^{-1} representa el rendimiento máximo promedio alcanzado por un individuo solitario.

Este modelo solo es capaz de describir curvas de rendimiento por unidad de área asintóticas, lo cual no ocurre cuando se trata de describir el rendimiento de alguna parte de las plantas (Bleasdale y Nelder, 1960).

Además, dado que este modelo considera $\rho = 1$, no es posible estimar el grado de utilización del espacio conforme el estado de crecimiento de los individuos (índice C-D). Se considera que los individuos ocupan el total de los recursos en cualquier fase, del crecimiento. La intensidad de la competencia es vista como la tasa de disminución del rendimiento individual conforme la densidad aumenta:

$$a = - d\log(w) / d\log(CN) \quad \text{ec (6)}$$

Este nuevo descriptor es una función de la densidad y es referido a un estado de crecimiento en el cual, la totalidad de los recursos inicialmente disponibles para cada individuo han sido utilizados. Es interesante señalar que este modelo y el potencial, enfatizan dos aspectos complementarios en la descripción de la intensidad de la competencia. En el inverso se establece cual es el efecto de la densidad conforme esta aumenta y, en el potencial se enfatiza que el efecto real de la densidad aumenta conforme los individuos crecen.

Modelo hiperbólico (Bleasdale-Nelder)

Bleasdale y Nelder (1960), propusieron una modificación al modelo inverso (ec 5), la cual permite describir una gama mucho más amplia de comportamientos en el rendimiento por unidad de área. El modelo es:

$$w = (A + BN)^{-1/\theta} \quad \text{ec (7)}$$

donde θ es una constante mayor que cero, cuyo significado biológico es el mismo que el índice C-D en la ec (1). En este caso además, θ constituye un parámetro que da flexibilidad al modelo ya que el

comportamiento de las curvas de rendimiento por unidad de área dependen de este (Mead, 1970). Si $\theta = 1$ la ec (7) es idéntica a la ec (5). En este caso, el rendimiento máximo por unidad de área (W) converge al valor $B^{-1/\theta}$, en tanto que el rendimiento individual (w) converge a $A^{-1/\theta}$ cuando $N \rightarrow 0$. Si $\theta < 1$ se describe una curva parabólica donde el rendimiento por área (W) alcanza un máximo a cierta densidad (óptima) y entonces comienza a disminuir con la densidad. Este es el caso para cuando se consideran partes de la planta tales como raíz, semillas o tallos (Bleasdale, 1966). Si $\theta > 1$ el rendimiento por área (W) aumenta monotónicamente. Esta última situación no ha sido reportada en la literatura (Bleasdale, 1966, Mead, 1970, Watkinson, 1980). Si bien este modelo permite describir una gama muy amplia de comportamientos, el significado biológico de sus parámetros es poco claro.

Modelo de Watkinson

Watkinson (1980) propuso una reparametrización del modelo de Bleasdale y Nelder (1960), generando una estructura idéntica a la del modelo de densodependencia propuesto por Hassell (1975) para describir el crecimiento de poblaciones de insectos con generaciones discretas. El modelo propuesto es el siguiente:

$$w = w_m (1 + \alpha N)^{-b} \quad \text{ec (8)}$$

donde $w_m = (A^{-1/\theta})$ es el rendimiento máximo alcanzable por un individuo aislado (en ausencia de competencia), $\alpha = (B/A)$ es el área requerida por una planta para alcanzar un rendimiento w_m , y b describe la efectividad con la cual los recursos son tomados de esa área (α). Todos estos parámetros cambian con el tiempo o aumentan con el estado de crecimiento de los individuos en la población (Watkinson, 1984, 1985). Esta versión tiene la ventaja de que sus parámetros tienen una interpretación biológica más clara y es capaz

de describir una gamma amplia de comportamientos densodependientes (Hassell, 1975; Bellows, 1981). Esta ecuación puede ser utilizada como una función densodependiente para poblaciones anuales de plantas, cuando únicamente se considera el rendimiento de semillas (Watkinson, 1980). Otra más de las características que hacen atractivo este modelo es que existen análisis detallados del comportamiento de la dinámica poblacional, para una buena cantidad de combinaciones en los valores de los parámetros w_m y b (Hassel, Lawton y May, 1976). Al igual que en el modelo inverso, la idea de la intensidad de la competencia es concebida como la tasa de disminución del rendimiento individual debida al incremento de la densidad en una escala logarítmica. Si representamos el modelo en forma logarítmica; $\log(w) = \log(w_m) - b \log(1 + \alpha N)$, la pendiente es :

$$d \log(w) / d \log(N) = b (\alpha N / (1 + \alpha N)). \quad \text{ec (9)}$$

La intensidad de la competencia, entonces, es una función de la densidad, así como de los parámetros b y α , los cuales cambian con el estado de crecimiento individual. Es decir, la competencia es más intensa a medida que aumenta la densidad poblacional, así como a medida que transcurre el crecimiento. Puede verse que a bajas densidades la pendiente es función de la densidad mientras que a densidades altas converge al valor b . Es decir:

donde ;

$$\left[\begin{array}{l} \text{si } N \rightarrow 0 ; b (\alpha N / (1 + \alpha N)) \rightarrow 0 \\ \text{si } N \rightarrow \infty ; b (\alpha N / (1 + \alpha N)) \rightarrow b \end{array} \right.$$

Por tal razón el valor del parámetro b es utilizado como indicador del grado de utilización de los recursos, así como medida relativa o comparativa de la intensidad de la competencia a altas densidades (Hassell, 1975). El parámetro α es un factor de escala que esta relacionado con la densidad a la cual la intensidad de la

competencia es apreciable (Hassell, 1975). Watkinson (1980) argumenta que el valor α representa justo el área requerida para alcanzar el tamaño individual promedio máximo o potencial (w_m) y que el valor $1/\alpha$ representa la densidad crítica, antes de que la interferencia sea apreciable, pudiendo representar la vecindad ecológica sensu Antonovics y Levin (1980). Es importante señalar que esto constituye una imprecisión ya que cuando el área disponible para cada individuo ($S=1/N$) es igual que α , en la ecuación (8) se tiene;

$$w = w_m (1 + \alpha/\alpha)^{-b}$$

$$w = w_m / (2)^b \quad \text{ec (10)}$$

es decir, que (α) representa el área con la cual el rendimiento máximo o potencial se ha reducido por una fracción $(1/2^b)$. Además, ya que el modelo propuesto en la (ec.8) sólo describe un decaimiento potencial en el rendimiento individual, incluso a bajas densidades (ver fig.3b, cuando $N \rightarrow 0$), no es posible lograr un estimador de la densidad o el área críticas, equiparables con un concepto de vecindad ecológica. Asimismo el modelo no es el más adecuado para describir el efecto a bajas densidades (Bellows, 1981). Este autor destaca, que un modelo más general, capaz de describir la fase de densoindependencia a bajas densidades, es el propuesto por Maynard Smith y Slatkin (1973), cuya forma en el caso del rendimiento individual sería;

$$w = w_m (1 + (\alpha N)^b)^{-1} \quad \text{(ec.11)}$$

donde todos los parámetros pueden ser interpretados como en el modelo de la ecuación 8 y en donde $1/\alpha$ representa la densidad a la cual el rendimiento máximo ha disminuido en un 50% (Bellows, 1981). Es posible que tal flexibilidad en el modelo permita una descripción más adecuada de los patrones del rendimiento en plantas. Sin

embargo, su uso no ha sido explorado.

Sobre el concepto de competencia y su representación en los modelos rendimiento-densidad.

En todos los modelos antes esbozados esta implicado de manera explícita o implícita que el valor del coeficiente (b, ρ, θ) tiene relación con la intensidad de la competencia, así como con la eficiencia de utilización de los recursos. Sin embargo, por un lado, dichas relaciones están poco detalladas y por otro, no es claro cómo estos parámetros pueden reflejar el concepto biológico de la competencia. A continuación se intenta explicitar dichas relaciones.

La idea intuitiva de la competencia es que se trata de una interacción que se lleva a cabo entre individuos por lograr satisfacer los requerimientos de un recurso o recursos limitados y, conduce a la reducción de la sobrevivencia, crecimiento y reproducción de los individuos (Begon, Harper y Townsend, 1986). En consecuencia habrá competencia siempre que la demanda de los individuos sea mayor que el aporte o cantidad de recursos utilizables. Su efecto aumentará conforme mayor sea esta diferencia. Si suponemos que el área (α) satisface una cierta fracción fija de la demanda de cada individuo para alcanzar su tamaño máximo potencial (w_m) , entonces la intensidad de la competencia (limitación de recursos), será inversamente proporcional a la fracción de α que represente la cantidad de recursos disponibles, dada una cierta densidad. Esto puede desprenderse a partir del comportamiento del modelo propuesto en la ec (8) a altas densidades:

$$w = w_m (\alpha N)^{-b} \quad \text{ec (12)}$$

si en la ecuación introducimos un término que involucre el área

disponible para cada individuo ($S = 1/N$), tenemos ; $N = S^{-1}$ y entonces ;

$$w = w_m (\alpha S^{-1})^{-b} ; \quad w = w_m (S/\alpha)^b$$

$$w = w_m (S/\alpha)^b \quad \text{ec (13)}$$

de lo cual se puede desprender, que la intensidad de la competencia evaluada a través de la disminución del tamaño individual, depende de dos factores: a) el área disponible para crecer, vista como una fracción del área necesaria para alcanzar el tamaño máximo potencial sin interferencia (S/α), y b) el valor del parámetro b, el cual modula la cantidad real de recursos utilizados en el área disponible (S/α). Es decir, el factor $(S/\alpha)^b$ expresa el efecto real de la densidad en la limitación de recursos para cada individuo o la intensidad de la competencia.

En las primeras etapas del crecimiento de los individuos en la población, típicamente b es menor que uno, lo cual implica que los recursos contenidos en el área (S/α) no han sido totalmente utilizados. En este sentido se habla de una baja eficiencia de utilización. A medida que los individuos crecen la cantidad de recursos contenidos en (S/α) van siendo utilizados de manera más completa, hasta alcanzar el uso total cuando $b = 1$.

Es importante distinguir el caso cuando el efecto de la competencia es considerado como el efecto que ejerce cada individuo sobre la población (efecto competitivo per capita). En este caso, el efecto competitivo se concibe como el efecto de la disminución en la disponibilidad de recursos que ejerce cada individuo sobre los demás organismos de la población (Slatkin, 1975; Connolly, 1980 ; Begon, Harper y Townsend , 1986). Es decir, en que medida la actividad de cada organismo disminuye la cantidad de recursos disponibles para sus vecinos. Este concepto puede ser representado

directamente por la tasa de disminución del rendimiento con respecto a la densidad (dw/dN). Para todos los modelos mencionados, puede verse que esta función depende del tamaño de los individuos. Por tanto, dado que el tamaño individual disminuye potencialmente con la densidad (Connolly, 1980), también disminuye el efecto competitivo per capita. Si nuestra intención desde el punto de vista de la dinámica poblacional es obtener un índice comparativo de competencia intraespecífica per capita es posible hacerlo comprando las funciones (dw/dN) para tamaños individuales iguales (Connolly, 1980). De nuevo, la magnitud del coeficiente depende de los parámetros w_m , α y b , y estará asociado a un estado dado de crecimiento de los individuos de la población, independientemente de la densidad. Por tanto para fines comparativos es posible utilizar el parámetro b como indicador de la intensidad de la interacción en un estado de desarrollo dado.

Finalmente, cabe mencionar que en los modelos propuestos para animales la interpretación del parámetro de densodependencia b no se ha enfatizado en términos de la eficiencia de utilización de los recursos, sino más bien en términos de la severidad de la interacción a altas densidades. Esta severidad ha sido caracterizada como un gradiente entre dos tipos extremos; "contest" donde $b > 0$ implica que existe algún grado de compensación entre la proporción de muertes y el aumento de la densidad y "scramble" donde $b \rightarrow 0$ implica que a altas densidades, la densidad provoca la mortalidad de todos los individuos (Nicholson, 1954). Este autor resalta que la variable importante es el grado de similitud en la forma y requerimientos de recursos entre los individuos de la población. En la actualidad se ha documentado ampliamente que no todos los individuos ocupan la misma proporción del recurso

disponible en la población (Harper, 1977; Begon, Harper y Townsend, 1986) y además que la probabilidad de sobrevivencia depende de esta cantidad (Tamm, 1956). Por tanto, el valor de b o el grado de compensación dependerá no de la eficacia de utilización de un individuo promedio, sino de atributos de la población tales como la variación interindividual en la captación de recursos (jerarquías de utilización sensu Harper, 1967), así como del riesgo de muerte (cantidades mínimas de recurso requeridas para sobrevivir). Podemos concluir que en términos del efecto de la competencia sobre la mortalidad, la intensidad esta relacionada con los atributos poblacionales antes mencionados, cuyo efecto sería de gran interés explorar tanto en un terreno teórico como experimental.

Posibilidades de los modelos en el conocimiento de la mecánica de la competencia

Como se ha mencionado anteriormente, el patrón temporal en b puede reflejar el proceso de ocupación de espacio disponible para cada planta conforme esta crece (zona de influencia sensu Mitchell, 1969 en Watkinson, 1984). La comparación de estos valores en distintas especies o en distintas condiciones, tomando en cuenta diferentes tiempos de crecimiento, puede reflejar las diferencias en la eficacia o rapidez con la cual la proliferación de sus sistemas de ejes aéreos y radiculares llenan el espacio (Watkinson, 1984). Estas comparaciones son interesantes cuando se trata de conocer la eficacia con la cual diferentes arquitecturas llenan el espacio. En términos prácticos esta comparación puede servir para conocer dadas dos especies o condiciones distintas, cuánto hay que reducir el área para que el espacio sea utilizado con una eficacia dada.

Rendimiento de partes.

Uno de los aspectos de mayor interés en las relaciones rendimiento-densidad es el efecto de la densidad poblacional sobre el rendimiento de partes de la planta, esto es, sobre hojas, semillas, tallos, etc. Desde el punto de vista teórico, el efecto de la densidad sobre la producción de semillas (fecundidad) es uno de los factores más importantes en la regulación del tamaño poblacional (Harper, 1977). Desde el punto de vista práctico, en muchos cultivos, como cereales y frutales, el interés se centra en la producción de alguna parte de la planta.

Los patrones encontrados en el rendimiento por unidad de área para las diferentes partes incluyen curvas asintóticas (como el caso para el rendimiento de toda la planta) así como curvas parabólicas, en las cuales existe una densidad donde el rendimiento es máximo (Bleasdale y Nelder, 1960; Harper, 1977) (figura 3a casos A y B, respectivamente). La forma más generalizada para describir estos patrones ha sido establecer una composición entre el efecto de la densidad sobre la biomasa total individual (w), y la relación alométrica entre la biomasa total (w) y la biomasa de la parte considerada (w_p) (Hozumi, 1954; Kira et al. 1953; Shinozaki et al. 1956; Bleasdale, 1967; Spitters, 1980; Harper, 1977; Watkinson, 1980, 1981, 1982, 1984, 1985).

La relación alométrica general (sensu Richards, 1955) está dada por;

$$w = c (w_p)^\beta \quad \text{ec (14)}$$

donde c y β son constantes. β es llamada la constante alométrica y representa la tasa relativa de crecimiento de la parte p con respecto a la tasa de crecimiento de toda la planta (Richards, 1955). El modelo básico de rendimiento puede ser cualquiera de los

discutidos anteriormente. En particular, para el caso de el modelo de Watkinson se puede desarrollar la siguiente expresión:

de la ecuación 14 se tiene; $w_p = (w_m / c)^{1/\beta}$ ec (15)

sustituyendo (8) en (15); $w_p = (w_m (1 + \alpha N)^{-b})^{1/\beta} (c)^{-1/\beta}$

rearrreglando ; $w_p = (w_m^{1/\beta} c^{-1/\beta}) (1 + \alpha N)^{-b/\beta}$

y finalmente ; $w_p = (w_m^*) (1 + \alpha N)^b$ ec (16)

se tiene el mismo modelo básico, en donde (w_m^*) representa el rendimiento máximo de la parte p alcanzado por un individuo sin interferencia y $b^* = b/\beta$ informa sobre el grado de limitación real de los recursos asignables hacia la parte p. El valor de b^* no necesariamente es igual a uno y depende de la tasa de asignación de energía hacia el crecimiento de esa estructura por parte de la planta. Vale la pena mencionar que cuando se ha alcanzado el rendimiento final constante para la biomasa total, y la parte dada ha crecido menos rápido que la planta ($\beta < 1$), el coeficiente b^* es mayor que uno y como consecuencia, el efecto real de la densidad sobre la biomasa de la parte es mayor que el esperado por la reducción del área disponible (ver página 15).

Otra propuesta , planteada por Bleasdale y Nelder (1980), ha sido utilizar directamente un modelo general (como podría ser el hiperbólico o el de Watkinson) para el rendimiento de la parte p , en el cual los parámetros del modelo son estimados de manera directa. Esta opción puede ser ventajosa ya que es posible hacer pruebas de hipótesis sobre los parámetros.

Materiales y Metodos.

Metodo experimental

Con el fin de obtener los efectos de la densidad sobre el rendimiento de cada morfo, se analizó el rendimiento individual total, así como el de tallos, hojas y semillas obtenidos en los tratamientos correspondientes a los monocultivos del experimento general antes descrito.

Métodos de Ajuste de los Modelos.

Típicamente los valores de rendimiento individual (w) obtenidos en los experimentos de densidad no presentan homogeneidad de varianzas para las distintos niveles del tratamiento. Por regla general la varianza aumenta hacia los valores más altos de rendimiento i.e. valores más bajos de la densidad (Nelder 1966; Mead, 1970). En esta situación se ha propuesto que la suposición más cauta es asumir que el $\log(w)$ tiene varianza homogénea (Nelder, 1966; Bleasdale, 1966; Mead 1970; Mead y Pike, 1975; Mead y Curnow, 1984) y entonces utilizar esta variable para obtener los parámetros de máxima verosimilitud (MLEs). Esta suposición tiene la desventaja de que los errores obtenidos para los parámetros son solo una fracción de los reales, por lo cual se puede correr el riesgo de establecer una relación significativa entre las variables cuando esta es espuria. Una opción en este sentido es ajustar modelos no lineales utilizando las variables reales, no obstante ello no supera el primer problema. Al parecer entonces, la metodología para el ajuste parece ser una disyuntiva entre la necesidad de cumplir con los requisitos de los análisis de regresión y el riesgo de crear relaciones espurias.

Con el fin de obtener una relación que describiera el cambio del rendimiento individual con la densidad, así como de estimar algunos

parámetros de relevancia biológica, se procedió a ajustar un modelo de rendimiento. Se eligió el modelo propuesto por Kira et. al. (1953) ver (ec. 1), como un modelo general . que describe el rendimiento en situaciones donde se ha alcanzado rendimiento final constante, con la virtud de incluir parámetros con un significado biológico claro y comparable con otros estudios .

Los modelos se ajustaron utilizando tanto las variables reales, así como las logarítmicas. Los modelos que no presentaron consistencia en cuanto a las pruebas de hipótesis sobre sus parámetros, con ambos métodos, fueron obviados.

Para este fin se utilizó una rutina de regresión minimizando las funciones:

$$\sum (\log(w)_i - g_i(ND))^2 \text{ y } \sum (\log(w_{hs})_i - g_i(ND))^2$$

donde; $g(ND)$ es una función que describe el rendimiento con respecto a la densidad , para el peso seco total de las plantas (w) y el peso seco conjunto de hojas y semillas (w_{hs}), respectivamente. Para evaluar la bondad de los modelos ajustados se obtuvieron los coeficientes de determinación (R^2).

Resultados.

Efectos de la densidad sobre el rendimiento.

El rendimiento total por unidad de área presenta una fuerte variación no monotónica con respecto a la densidad, lo cual sugiere variación alrededor de un valor constante (figura 4a y 4b). Para probar esta idea, se realizó una regresión lineal con la hipótesis nula de que las pendientes no difieren de cero. Esto fue aceptado para ambas formas. El rendimiento de hojas y semillas en cambio, disminuye con la densidad, siguiendo un comportamiento potencial (figuras 5a y 5b y cuadro 2).

El rendimiento total promedio de los individuos disminuyó

fuertemente con la densidad poblacional, tanto para el caso de la maleza como para la cultivada (figuras 6a y 6b). Esta disminución ocurrió con un patrón potencial típico, que a simple vista en las gráficas no presenta diferencias apreciables entre las formas. Un comportamiento similar presenta el rendimiento individual para el caso de hojas y semillas (figuras 7a y 7b).

Modelos de rendimiento.

Al ajustar los modelos utilizando las variables reales, para la biomasa total por individuo, tanto para la maleza como para la cultivada, se observó que el parámetro k (rendimiento de un individuo aislado cuando ocurre rendimiento final constante), no fué significativo. Estos presentaron un comportamiento variable dependiente de los valores iniciales en la iteración. Sin embargo el parámetro b (eficiencia de utilización del recurso por parte de la población) se mantuvo estable fluctuando ligeramente alrededor de 1. Con los modelos logarítmicos, en cambio todos los parámetros fueron significativos. Ya que los valores k representan extrapolaciones a regiones muy alejadas del rango experimental de densidades, su valor es altamente sensible a pequeños cambios en el parámetro b . Debido a esta razón, así como a la inconsistencia entre los resultados con las diferentes variables, se decidió estimar este parámetro por fuera del modelo. Dado que en todo el rango de densidades experimentales se alcanzó el rendimiento final constante se optó por fijar el parámetro k obtenido como el rendimiento promedio por unidad de área para cada morfo. Como antes se ha mencionado, el rendimiento por unidad de área para la forma cultivada (334 gr/m^2) es mayor que el alcanzado para la maleza (285 gr/m^2), en tanto que la eficiencia de utilización del recurso no difirió significativamente del valor 1 para ninguno de los morfos.

Los estadísticos de los modelos ajustados fijando k se muestran en el cuadro 3.

En el caso del rendimiento de hojas y semillas se encontró que el parámetro k tampoco fué significativo en los modelos de variable real, en tanto que con la variable transformada si lo fueron. Debido a esta inconsistencia se decidió no hacer ninguna interpretación acerca de estos valores, y sólo se utilizaron para la representación gráfica. La eficiencia de utilización de recursos fué significativamente mayor que uno para el caso de la cultivada en tanto que para la maleza este no difirió de uno (cuadro 4). las predicciones del modelo se muestran en las figuras 7a y 7b.

Se exploró el comportamiento de la proporción de individuos reproductivos (que produjeron semillas no vanas) con respecto a la densidad (p_{rn}). A bajas densidades prácticamente todos los individuos de ambos morfos se reprodujeron ($p_{rnc} = .96$ y $p_{rim} = .97$). En el caso del huauzontle, la probabilidad de reproducción (p_{rn}) disminuyó linealmente con la densidad, hasta un valor donde el 45 % de los individuos no produjeron semillas (cuadro 5, figuras 8a y 8b) En el caso de la maleza, si bien la probabilidad de reproducción presenta una fuerte variación en densidades intermedias, los valores a altas y bajas densidades ($115, 1535, 2357 \text{ ind/m}^2$) son similares, obteniéndose que no existe un efecto (cuadro 5, figura 8b).

Discusión.

Rendimiento total

Si bien se presentó una gran variación en el rendimiento total por unidad de área, las regresiones realizadas, indican que en cada uno de los morfos, se mantiene un valor constante para todo el

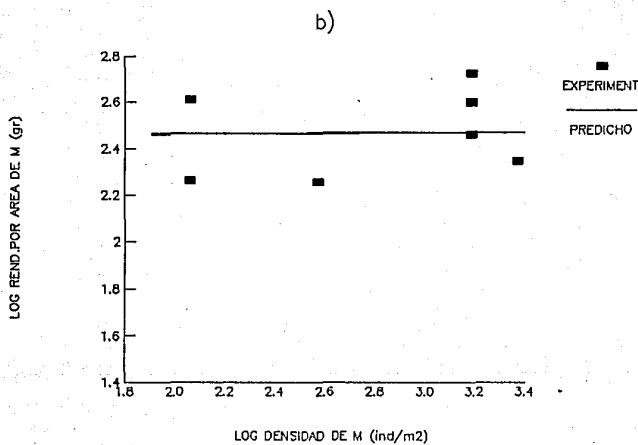
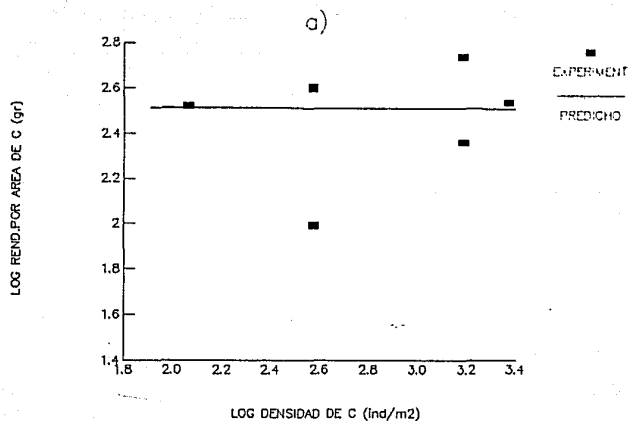


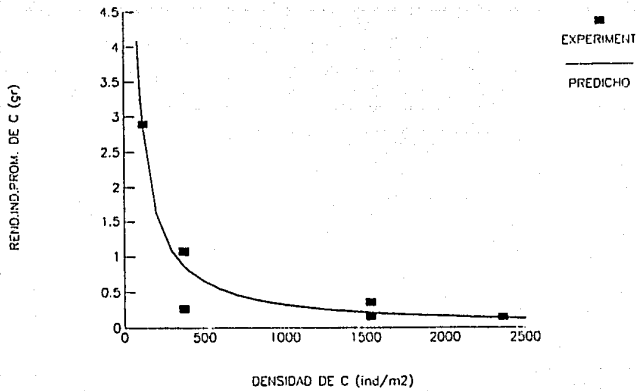
Figura 6. Efecto de la densidad en monocultivo sobre el rendimiento total por unidad de area. El caso a) corresponde a la cultivada y el b) a la maleza. El modelo propuesto es: $\log W = (\log k - b \log N)N$ donde W = rendimiento por unidad de area, N = densidad, b = coeficiente de utilizacion de recursos y k = rendimiento alcanzado cuando $N = 1$

Tabla (2) Regresiones lineales del rendimiento total por unidad de área para la forma a) cultivada y b) maleza. El modelo utilizado fue: $y = C + Ax$, donde $y = W$, $x = N$, y C , A son respectivamente el intercepto y la pendiente.

a)	PARAMETRO	ES	gl	T	P	R ²
	C = 319	93.7	5	3.4	.019	.003
	A = .032	.075		.42	ns	
b)	PARAMETRO	ES	gl	T	P	R ²
	C = 289	90.7	5	3.19	.02	.0001
	A = -.002	.067		-.03	ns	

ns = no significativo $p > .05$

A)



B)

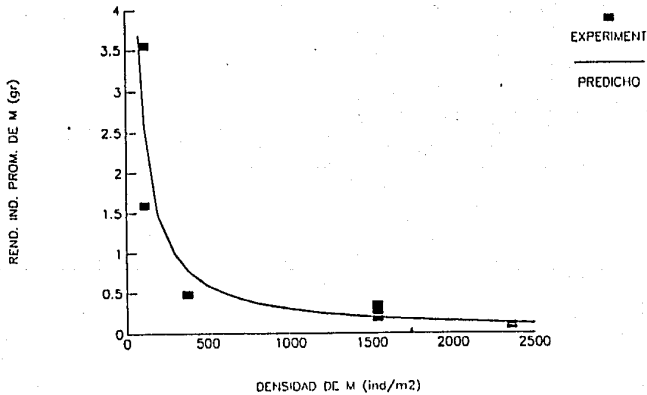


Figura . Efecto de la densidad en monocultivo sobre el rendimiento individual total promedio. El caso a) corresponde a la cultivada y el b) corresponde a la maleza. El modelo propuesto es: $w = k(N)^b$, donde w = rendimiento individual promedio, N = densidad b = coeficiente de utilización de recursos y k = rendimiento alcanzado cuando $N = 1$.

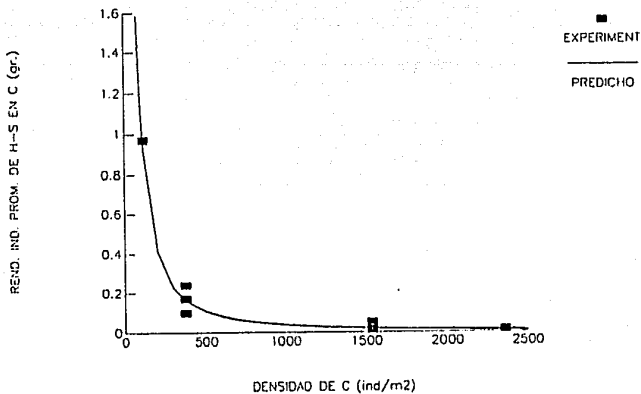
Tabla (3) Modelos de regresión para el rendimiento individual total promedio (w_i) en monocultivo: a) cultivada y b) maleza. Las regresiones se realizaron con las variables (w_i) y $\log(w_i)$. Se representa el modelo $w_i = k_i (N_i)^{-b_i}$, donde w_i = rendimiento individual promedio del morfo i, N_i = densidad del morfo i, b_i = coeficiente de utilización de recursos y k_i = constante de rendimiento cuando $N_i = 1$. Los subíndices c y m se refieren a la cultivada y la maleza, respectivamente.

MODELO	PARAMETRO	ES	T	R ²	Ho
a)					
$w_c = 334 (N_c)^{-bc}$	$bc = 1.005$.017	***	.942	(ns)
$\log w_c = 2.52 - bc \log N_c$	$bc = 1.014$.032	***	.76	(ns)
b)					
$w_m = 285 (N_m)^{-bm}$	$bm = .996$.033	***	.749	(ns)
$\log w_m = 2.45 - bm \log N_m$	$bm = .993$.024	***	.89	(ns)

*** = significativo a una $p < .001$

(ns) = no significativo $p > .05$

a)



b)

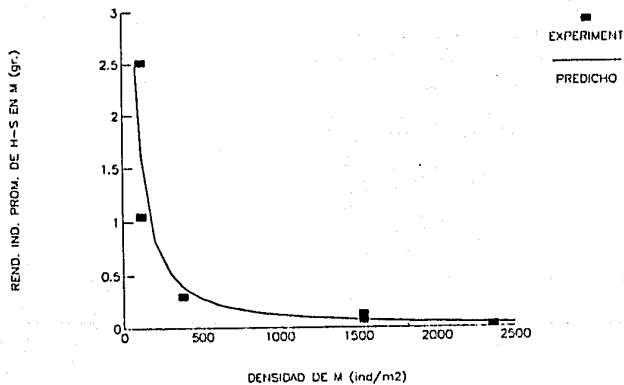


Figura 5. Efecto de la densidad en monocultivo sobre el rendimiento individual promedio de hojas y semillas. El caso a) corresponde a la cultivada y b) corresponde a la maleza. El modelo propuesto es: $w_h s = k (N)$ donde $w_h s$ = rendimiento individual promedio, N = densidad b = coeficiente de utilización de recursos y k = rendimiento alcanzado cuando $N = 1$.

Tabla (4) Modelos de regresion para el rendimiento individual promedio de hojas y semillas (Wh_i) en monocultivo: a) cultivada y b) maleza. Las regresiones se realizaron con las variables (Wh_i) y $\log(Wh_i)$. Se representa el modelo $Wh_{ic} = k_i (N_i)^{-bc}$, donde Wh_{ic} = rendimiento individual promedio hojas y semillas del morfo i, N_i = densidad del morfo i, y k_i = constante de rendimiento cuando $N_i = 1$. Los subindices c y m se refieren a la cultivada y la maleza, respectivamente.

MODELO	PARAMETRO	ES	T	R ²	Ho (bt=1)
a)					
$Wh_{ic} = k_c (N_c)^{-bc}$	$k_c = 1047.934$	690.358	(ns)	.98	
	$bc = 1.472$.136	***		**
$\log Wh_{ic} = 2.52 - bc \log N_c$	$k_c = 2.998$.622	**	.90	
	$bc = 1.469$.181	***		*
b)					
$Wh_{im} = 12845 (N_m)^{-bm}$	$k_m = 1222.058$	4552.2	(ns)	.78	
	$b_m = 1.377$.784	(ns)		
$\log Wh_{im} = 2.45 - b_m \log N_m$	$k_m = 2.666$.513	**	.90	
	$b_m = 1.193$.180	**		(ns)

*** = significativo a una $p < .001$

** = significativo a una $p < .01$

* = significativo a una $p < .05$

(ns) = no significativo $p > .05$

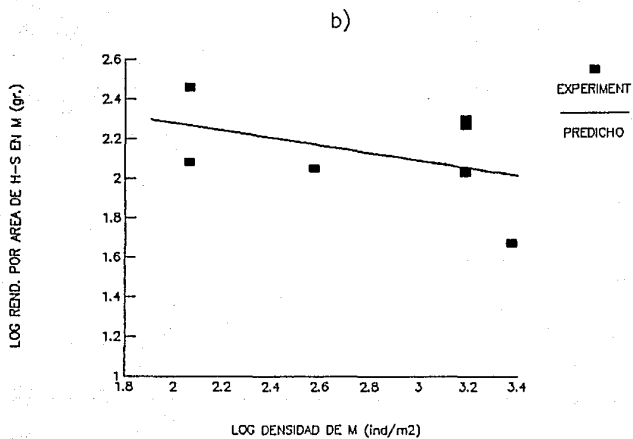
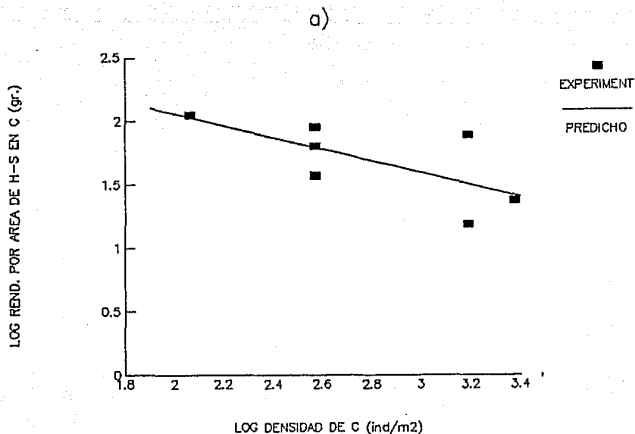


Figura 7. Efecto de la densidad en monocultivo sobre el rendimiento de hojas y semillas por unidad de area. El caso a) corresponde a la cultivada y el caso b) a la maleza. el modelo propuesto es: $\log W_{hs} = (\log k - b \log N)N$, donde W_{hs} = rendimiento de hojas y semillas por unidad de area, N = densidad, b = coeficiente de utilizacion de recursos y k = rendimiento alcanzado cuando $N = 1$

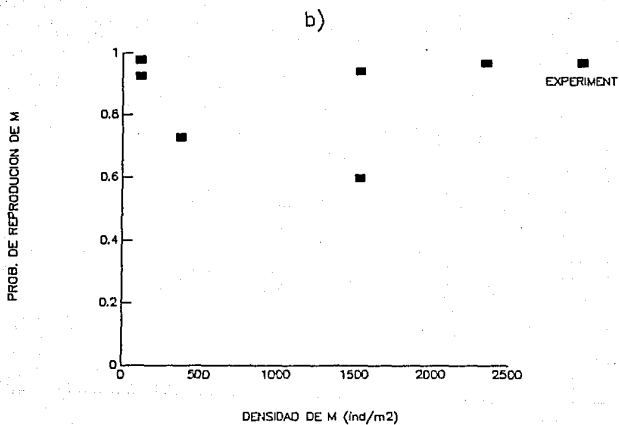
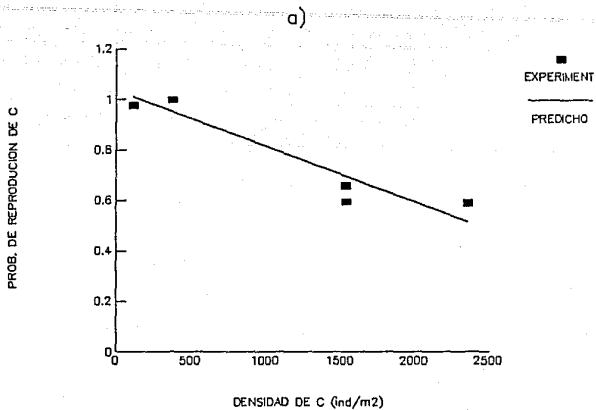


Figura 8. Efecto de la densidad en monocultivo sobre la probabilidad de reproducción de los individuos. El caso a) corresponde a la cultivada y el b) a la maleza. En el primer caso la relación es significativa a una $P < .001$, en el caso de la maleza no existe una relación significativa.

Cuadro 5. Regresiones lineales para la probabilidad de reproducción con respecto a la densidad en monocultivo. el modelo utilizado es: $(Pr)^2 = C + AN$, donde Pr = raíz cuadrada de la proporción de individuos reproductivos, C = intercepto, A = pendiente y N = densidad. El caso a) corresponde a la cultivada y el b) a la maleza.

a)

Parametro	ES	t	P	R
C = 1.024	.028	36.24	.0001	.94
A = -.00012	.00002	-5.88	.004	

b)

Parametro	ES	t	P	R
C = .926	.062	14.86	.0001	.53
A = -.000005	.000005	-0.11	.004	

rango de densidades utilizadas. Esto es una de las respuestas mejor documentadas en los estudios de densidad (Kira et al., 1953; Bleasdale y Nelder, 1960; Harper, 1977) y su interpretación parece ser clara. En situaciones donde la competencia es intensa ocurre una compensación del rendimiento total, a través de la disminución del tamaño de los individuos (Kira et al 1953; Harper, 1977). A este comportamiento típico para la biomasa total por unidad de área se le ha llamado ley del rendimiento final constante.

Al parecer, el rendimiento individual promedio de cada morfo es descrito adecuadamente por un modelo que considera un decaimiento potencial de la biomasa individual en todo el rango de densidades. Este comportamiento se ha encontrado típicamente para densidades donde el efecto de la competencia es intenso (Kira, 1953; Nelder y Bleasdale, 1960; Mead, 1970; Harper, 1977; Watkinson, 1980). Por lo cual se infiere que este es el caso para todo el rango de densidades utilizadas, incluso desde la más baja (115 ind/m^2).

De hecho, al tiempo de la cosecha, prácticamente en todas las densidades del experimento, la eficiencia en la utilización de los recursos disponibles para cada planta (c-d index sensu Kira et al. 1953) fué máxima ($b=1$). Es decir, cada individuo ocupó el total de los recursos inicialmente disponibles. Como se ha mencionado anteriormente, al nivel de toda la población esto tiene como consecuencia que la biomasa total producida por área se mantenga constante. Es decir que se alcance un tope en la biomasa, determinado por agotamiento de los recursos.

En términos reales, el área disponible para cada individuo representa un espacio o volumen tanto subterráneo como aéreo donde se encuentran contenidos los recursos esenciales para las plantas.

Cuál de estos espacios haya sido totalmente ocupado o, en otras palabras, cuál de los recursos es el limitante, es una pregunta que no puede ser contestada con el presente diseño. Si bien el espacio aéreo parece haber sido ocupado por hojas en su totalidad, esto puede no corresponder a la percepción de las plantas. Cabe señalar que la cantidad de nutrientes agregada al suelo utilizado fue relativamente baja, por lo cual este recurso pudo haber sido limitante.

Rendimiento de partes.

En el caso de los modelos del rendimiento de partes de las plantas, los coeficientes de utilización de recursos (b_{θ}) son el producto del recíproco de la constante alométrica de crecimiento para la parte dada ($1/\beta$) y del coeficiente de utilización de recursos por parte de los individuos b (Kira et.al., 1953; Watkinson, 1980). ver ecuación (16). En el presente experimento dado que en ambas poblaciones se alcanzó un coeficiente $b = 1$, el coeficiente (b_{θ}) para hojas y semillas representa directamente el recíproco de las constantes alométricas para dichas partes. En estos términos es claro que en el caso de los individuos del huazontle la proporción de biomasa en pie destinada a hojas y semillas disminuye conforme disminuye el tamaño de los organismos por efecto de la densidad. Los individuos del quelite en cambio parecen tener una respuesta isométrica. Es decir sus individuos mantienen las mismas proporciones en la asignación de recursos hacia diferentes partes, independientemente de la densidad.

En términos del rendimiento, las respuestas anteriores generan dos patrones contrastantes. Para ambos morfos a bajas densidades el incremento en el número de individuos necesariamente implica una acumulación de la biomasa. En el caso del huazontle los individuos

cada vez más pequeños presentan una menor proporción de biomasa distribuida en hojas y semillas, por lo cual la acumulación de biomasa en la población alcanza un máximo (densidad óptima) y posteriormente decrece. En el caso de las densidades usadas en el experimento sólo se observa la fase descendente (ver figura 3a caso B). Por esto en términos prácticos, sólo es posible saber que existe una densidad donde el rendimiento se optimiza, y que esta es menor que la densidad experimental más baja (115 ind/m^2).

En el caso del quelite, debido a que sus individuos mantienen isometría, el rendimiento conjunto de hojas y semillas se comporta igual que la biomasa de todo el individuo. La fase de acumulación alcanza un máximo y allí se mantiene. En términos prácticos se tiene que el rendimiento por área de hojas y semillas se mantiene independientemente de la densidad, aunque distribuido en un número cada vez mayor de individuos en miniatura.

Es bien conocido que los individuos que experimentan efectos de la densidad no son necesariamente versiones en miniatura de los individuos de mayor tamaño y se ha propuesto que estos patrones reflejan cambios en la asignación de los recursos a las diferentes partes (Harper, 1977). Sin embargo, cabe aclarar, que esta interpretación requiere de cautela ya que los patrones obtenidos corresponden a las relaciones de biomasa en pie al momento de la cosecha y pueden estar influidos por eventos como cambios en las tasas de pérdida foliar conforme aumenta la densidad y no necesariamente un efecto sobre la asignación de biomasa a los componentes considerados.

Efectos sobre la probabilidad de reproducción

Como un patrón consistente en experimentos de densidad, se ha observado que al final del crecimiento de los individuos la biomasa

de hojas presenta un comportamiento isométrico o muy cercano. (Kira et al., 1953; Bleasdale, 1967; Harper, 1977). En contraste, la respuesta típica encontrada para otras partes tales como flores, frutos y semillas consiste en una reducción de la biomasa asignada conforme la densidad aumenta (Kira et al., 1953; Nelder y Bleasdale, 1960; Bleasdale, 1966, 1967; Harper, 1977; Watkinson, 1981). En el presente estudio no fué posible obtener el patrón para cada parte. Sin embargo, el comportamiento de la probabilidad de reproducción indica claramente que entre los morfos existen diferencias marcadas en los patrones de asignación a la función reproductiva. En el caso del huauzontle conforme aumenta la densidad, el tamaño individual promedio disminuye y la frecuencia de individuos que no alcanzan la reproducción aumenta. En contraste para el caso del quelite la frecuencia de individuos no reproductivos no cambia. Es decir, la densidad afecta la asignación de recursos a la reproducción en el caso del huauzontle, en tanto que para la maleza, si este efecto existe, no es tan fuerte.

En plantas anuales, se ha propuesto la existencia de un tamaño (cantidad de energía y recursos) necesarios para disparar la reproducción (Harper, 1977). En el caso del huauzontle es posible especular la existencia de un umbral de este tipo, ya que conforme el tamaño individual promedio disminuye con la densidad, la frecuencia de individuos no reproductivos aumenta. Sin embargo en el caso del quelite, si existe tal umbral, este debe ser más bajo, ya que la probabilidad de reproducción no disminuye aun para las densidades más altas. Esta diferencia parece aún más crítica si se considera que los modelos de rendimiento predicen tamaños mayores del huauzontle para todo el rango de densidades. Cabe señalar que si bien una hipótesis de este tipo resulta atractiva, es necesario

tomarla con precaución ya que recientemente se ha evidenciado que los recursos limitantes de la reproducción no necesariamente están correlacionados con la biomasa (Bazzaz, Carlson y Harper, 1979). En particular el asunto requiere más cuidado cuando se considera que, como en el caso de las plantas estudiadas, las estructuras reproductoras son verdes. Bazzaz, Carlson y Harper (1979) han mostrado para un grupo numeroso de especies que estas estructuras contribuyen hasta con un 45% de la fotosíntesis necesaria para su propio desarrollo.

Cambios provocados por la selección artificial.

Las diferencias encontradas en la respuesta de las plantas a la densidad parece ser de gran interés en el contexto de la selección provocada por el hombre. Es bien conocido que en todo cultivo seleccionado para la producción de grano, como es el caso del huauzontle, se ha provocado un aumento en la asignación de recursos a la reproducción en condiciones de alta disponibilidad de recursos (Harper, 1977). Sin embargo, los resultados encontrados indican que este proceso también ha implicado una disminución en la asignación de recursos a esta actividad en ambientes de alta densidad o de limitación de recursos. Es decir, la selección artificial ha favorecido un mayor rendimiento reproductivo, pero a un mayor costo. Sería interesante explorar si el incremento en la producción en formas cultivadas ha implicado modificaciones en el aporte de energía por parte de las estructuras reproductoras (Bazzaz y Carlson, 1979) así como en la demanda de nutrientes necesaria para mantener este aporte.

EFFECTO DE LA DENSIDAD EN MEZCLA SOBRE EL RENDIMIENTO

Introducción.

Existe una larga historia de trabajos sobre los efectos de la competencia en condiciones controladas . tanto en campo como en laboratorio, los cuales han tenido el objeto de encontrar principios tanto básicos como teóricos. A un nivel teórico, se ha tratado de evaluar la magnitud relativa de la competencia intra e interespecífica y sus efectos relativos sobre la regulación y dinámica de las poblaciones en el tiempo (Harper, 1977; Watkinson, 1985). Por otro lado, se ha tratado de evaluar la similitud en la utilización de los recursos (de Wit, 1960; Harper, 1977) y, aún más recientemente, la mecánica de obtención de los recursos (Tilman , 1982) y la invasión del espacio que los contiene (Harper, 1985; Franco, 1986; Watkinson, 1986). Desde el punto de vista aplicado, es evidente que existe un gran interés sobre los efectos de la competencia interespecífica en el rendimiento de sistemas agrícolas (cultivo-cultivo o maleza-cultivo). Estos estudios tienen como objetivo encontrar condiciones que maximicen la producción, ya sea de cultivos en mezcla (de Wit, 1960; Harper, 1977), o bien programas de manejo para reducir el efecto de las malezas (Watkinson, 1985; Cousens, 1988).

Se han propuesto una amplia gama de modelos experimentales, para estudiar los efectos de la competencia interespecífica, entre los cuales los más ampliamente usados son los experimentos aditivos y los experimentos de substitución. Este último diseño, también llamado series de reemplazo de de Wit ha sido sin duda la metodología más popular. Recientemente, se han expresado críticas al análisis propuesto por este diseño (Connolly, 1980), así como nuevos modelos metodológicos. Entre estos se encuentran algunas variantes de las series de reemplazo, como los modelos de

interacción local o entre vecinos más cercanos (Silander y Pacala, 1985; Antonovics y Fowler, 1985), y aún métodos alternativos como los llamados modelos de superficie de respuesta (Connolly, 1985). A continuación se detallan los principales modelos, las preguntas que se han pretendido resolver con ellos, así como sus limitaciones metodológicas.

Un esquema conceptual básico.

Debido a que las plantas son organismos sésiles, la interacción competitiva más importante ocurre a nivel de los vecinos más cercanos (Harper, 1977). Estos vecinos pueden constituir una mezcla tanto de individuos de la misma especie, así como de otras especies distintas. En este sentido, siempre que se concibe un sistema donde ocurre competencia entre especies, en realidad pueden ocurrir tanto fenómenos de competencia intra como interespecífica. Partiendo de esta idea, es claro que la magnitud de la competencia interespecífica en un vecindario dado, dependerá de las densidades relativas de ambas especies o su frecuencia en mezcla. Así para conocer la importancia de la competencia entre especies, es necesario distinguirla de la competencia intraespecífica. Harper (1977) expresa estas mismas ideas enfatizando la descomposición de la densidad en mezcla en dos componentes: a) la composición o frecuencia de los vecinos más cercanos, y b) la densidad total en el vecindario. Una complicación surge ya que estas dos variables, frecuencia y densidad cambian en el espacio y tiempo. A la luz de este simple esquema es posible ubicar cada uno de los diferentes modelos metodológicos propuestos.

Experimentos aditivos.

Una pregunta importante en la agricultura, se refiere a cual es la magnitud del efecto negativo que una maleza tiene sobre el

rendimiento de un cultivo. Con el fin de resolver esta pregunta, se han propuesto los experimentos aditivos en los cuales se mantiene una densidad fija de uno de los interactuantes (el cultivo) y se establecen tratamientos a lo largo de los cuales, la densidad del otro interactuante (típicamente una maleza) va en aumento (Harper, 1977). Este modelo ha sido ampliamente usado en sistemas agrícolas, ya que reproduce muy bien lo que ocurre en las invasiones de malezas a cultivos (Harper, 1977; Watkinson, 1981; Silvertown, 1982) y además debido a que la interpretación de los resultados es relativamente sencilla. Se puede encontrar fácilmente en cual densidad de maleza los efectos son más fuertes o comparar los efectos provocados por diferentes malezas o mezclas de ellas (Haizel y Harper, 1973; Buchanan et.al., 1980). Sin embargo, cuando la pregunta básica es más general y ésta se refiere a los efectos de la competencia inter e intra específica para cada interactuante, el modelo no parece ser el más adecuado. Esto ocurre, por un lado, debido a que al aumentar la densidad de una de las especies (maleza), aumenta la frecuencia de contactos y también la densidad total en el tratamiento ($d_m + d_c$). Por ello es difícil separar si el efecto sobre el rendimiento del cultivo se debe a la maleza o bien al aumento en la densidad total (Harper, 1977; Silvertown, 1982). Por otro lado, ya que la densidad de un interactuante nunca cambia (cultivo), no es posible evaluar el efecto de la competencia intraespecífica, ni tampoco el de la competencia interespecífica del cultivo sobre la maleza (Silvertown, 1982). Ya que el conocimiento de estas relaciones es un requisito para describir la dinámica de las poblaciones en sistemas de competencia sencillos, no es posible hacer conjeturas sobre la dinámica en el tiempo.

Experimentos de sustitución (series de reemplazo de de Wit)

Un diseño experimental alternativo, que evita la confusión debida al efecto de la densidad total en el diseño anterior, es el llamado series de reemplazamiento, propuesto por de Wit (1960). Este diseño consiste en un conjunto de tratamientos donde se varía la proporción de cada especie en la mezcla, manteniendo una densidad total constante. Se incluyen los casos extremos donde el total de individuos es de una sola especie (monocultivos), así como combinaciones intermedias donde las proporciones de cada especie son p y $1-p$ respectivamente. En virtud de que en una gráfica de la densidad de una población ó especie contra la densidad de la otra el conjunto de los puntos p y $1-p$, forman una línea recta, estos se han llamado líneas de reemplazamiento (Connolly, 1985). El modelo conceptual parte de los siguientes supuestos: a) que las especies en interacción ocupan exactamente los mismos recursos limitantes b) que la cantidad de espacio (recursos) utilizados por cada especie puede ser reflejada por la biomasa individual, c) que la densidad total de la mezcla no cambia en el tiempo. Bajo estas suposiciones se trata de estimar entonces cual es la fracción de los recursos que es ocupada por cada una de las especies como un indicador del efecto competitivo de una sobre la otra. Para este fin, el análisis consiste de la comparación entre el rendimiento en mezcla y el rendimiento en monocultivo para cada especie, ya que este último representa una situación donde cada población interactuante ocupa el total de los recursos disponibles. Un cociente entre las proporciones del rendimiento de cada especie en mezcla con respecto a su rendimiento en monocultivo, resulta en un coeficiente de efecto relativo de una especie sobre la otra. Bajo estas consideraciones, de Wit (1960) propuso el siguiente modelo para

describir el rendimiento de cada especie conforme cambian las proporciones en la mezcla:

$$W_1 = k_{21} p_1 W_{10} / k_{21} p_1 + p_2 \quad (\text{ec } 17)$$

donde W_1 es el rendimiento por unidad de área de la especie 1 en mezcla, W_{10} es el rendimiento de la sp1 en monocultivo, k_{21} es el coeficiente de competencia de la sp2 sobre la sp1, p_1 y p_2 son la frecuencias relativas de cada especie. Una deducción detallada del modelo se presenta en el apéndice I.

Generalmente se han utilizado dos niveles de análisis; uno gráfico y otro analítico a partir de los índices derivados del modelo anterior (Harper, 1977). Inicialmente, de Wit y sus colaboradores propusieron esta metodología con el fin de responder a tres preguntas básicas en un sistema dado de especies potencialmente competidoras; 1) conocer la habilidad competitiva de cada especie, 2) inferir la dinámica temporal de las poblaciones interactuantes y 3) detectar posibles ventajas de los cultivos en mezcla en cuanto al rendimiento total.

De manera típica, en el análisis gráfico se representan las curvas de los valores observados y predichos del rendimiento relativo por unidad de área para cada especie ($W_1/W_{10} = Y_1$), conforme va cambiando su proporción en la mezcla (fig 9-1). En estas, un aumento lineal en el rendimiento de cada especie conforme su proporción aumenta puede alcanzarse en dos situaciones: una, a densidades tan bajas que no ocurra competencia intra ni interespecífica, y otra, cuando la magnitud de la competencia interespecífica de la sp1 sobre la sp2 es igual a la competencia intraespecífica de la sp2, y a la vez, la competencia interespecífica de la sp2 sobre la sp1 es igual a la competencia intraespecífica de la sp1 (Harper, 1977). Simbólicamente podemos

representar esta segunda situación como:

$$1 \rightarrow 2 = 2 \rightarrow 2 \text{ y la } 2 \rightarrow 1 = 1 \rightarrow 1. \quad (H_0)$$

Esto se ha postulado como la hipótesis nula del modelo (H_0), y se representa por las líneas de rendimiento esperado, ya que esta situación equivale a representar el rendimiento de dos fracciones de una misma población que difieren simplemente en una etiqueta sp_1 o sp_2 (Harper, 1977; Jolliffe, Runeckles y Minjas, 1984) ver figura 9a. Esto quiere decir también que competitivamente ambas especies se comportan como una sola. Así, desviaciones de las líneas del rendimiento esperado se interpretan como diferencias en algunas de las igualdades antes propuestas (H_0).

Otra representación gráfica, frecuentemente utilizada para comparar el rendimiento total por unidad de área alcanzado tanto en las mezclas como en los monocultivos, se refiere a las curvas del rendimiento total relativo (fig.9). En estas la variable representada es la suma del rendimiento relativo de cada especie en mezcla, con respecto a su rendimiento alcanzado en el monocultivo. Esto es: rendimiento relativo total = $(W_1/W_{1o} = Y_1 + W_2/W_{2o} = Y_2)$, donde Y_1 y Y_2 son los rendimientos relativos de la especie 1 y la especie 2, respectivamente. Esta comparación directa entre los rendimientos ha sido interpretada como una medida de la eficiencia de utilización de los recursos por parte de la mezcla contra los monocultivos (Silvertown, 1982). Además, ya que para los monocultivos se asume que el total de los recursos son ocupados por una especie, si el rendimiento total en mezcla es mayor que el alcanzado para cualquiera de los monocultivos, se puede inferir que las especies demandan recursos diferentes en algún grado. Así entonces, es posible inferir el grado de similitud de nichos entre las especies (Harper, 1977). En este análisis, la hipótesis

representar esta segunda situación como:

$$1 \rightarrow 2 = 2 \rightarrow 2 \text{ y la } 2 \rightarrow 1 = 1 \rightarrow 1. \quad (H_0)$$

Esto se ha postulado como la hipótesis nula del modelo (H_0), y se representa por las líneas de rendimiento esperado, ya que esta situación equivale a representar el rendimiento de dos fracciones de una misma población que difieren simplemente en una etiqueta sp_1 o sp_2 (Harper, 1977; Jolliffe, Runeckles y Minjas, 1984) ver figura 9a. Esto quiere decir también que competitivamente ambas especies se comportan como una sola. Así, desviaciones de las líneas del rendimiento esperado se interpretan como diferencias en algunas de las igualdades antes propuestas (H_0).

Otra representación gráfica, frecuentemente utilizada para comparar el rendimiento total por unidad de área alcanzado tanto en las mezclas como en los monocultivos, se refiere a las curvas del rendimiento total relativo (fig. 9). En estas la variable representada es la suma del rendimiento relativo de cada especie en mezcla, con respecto a su rendimiento alcanzado en el monocultivo. Esto es: rendimiento total relativo = $(W_1/W_{1o} = Y_1 + W_2/W_{2o} = Y_2)$, donde Y_1 y Y_2 son los rendimientos relativos de la especie 1 y la especie 2, respectivamente. Esta comparación directa entre los rendimientos ha sido interpretada como una medida de la eficiencia de utilización de los recursos por parte de la mezcla contra los monocultivos (Silvertown, 1982). Además, ya que para los monocultivos se asume que el total de los recursos son ocupados por una especie, si el rendimiento total en mezcla es mayor que el alcanzado para cualquiera de los monocultivos, se puede inferir que las especies demandan recursos diferentes en algún grado. Así entonces, es posible inferir el grado de similaridad de nichos entre las especies (Harper, 1977). En este análisis, la hipótesis

nula (H_0) correspondería a una línea recta que une a los valores de ambos monocultivos y cuyo valor en cada mezcla fuese igual a la unidad (fig.9-1). Esto implicaría que la eficiencia en mezcla es un promedio ponderado por el rendimiento de ambos monocultivos y, además, que ambas especies demandan los mismos recursos limitantes en el medio (Harper, 1977; Silvertown, 1982). En la figura 9 se presentan los 5 tipos o familias de resultados teóricos posibles en los diagramas de reemplazo tanto para el rendimiento de cada especie, como para el rendimiento total relativo (Harper, 1977)

Caso 1 (fig.9-1). Este correspondería a la situación descrita anteriormente como la (H_0). En esta existe igualdad de magnitudes entre la competencia inter e intra para cada especie, lo cual se expresa en las siguientes relaciones de efectos competitivos: $1 \rightarrow 2 = 2 \rightarrow 2$ y la $2 \rightarrow 1 = 1 \rightarrow 1$. Dado que ambas especies se comportan competitivamente como una sola, se infiere que demandan los mismos recursos. La curva para el rendimiento total relativo (RYT), corresponde entonces a una recta horizontal que une los puntos correspondientes a los monocultivos.

Caso 2 (fig.9-2). La especie 1 tiene un mayor rendimiento en mezcla que el esperado en proporción al rendimiento en monocultivo (H_0), en tanto que para 2 sucede lo contrario. Esto se interpreta como el que la competencia de $1 \rightarrow 2 > 2 \rightarrow 2$ y $2 \rightarrow 1 < 1 \rightarrow 1$; es decir que 1 es una competidora más fuerte que 2. Dado que la presencia de cada especie afecta el rendimiento de la otra, se infiere que ambas demandan recursos limitantes en algún grado comunes. Las curvas del rendimiento total pueden ser iguales a la situación nula (H_0), si es que el incremento en el rendimiento de la competidora superior compensa la reducción en el rendimiento de la otra. También puede ocurrir que estas curvas sean concavas y por

RENDIMIENTO RELATIVO POR AREA

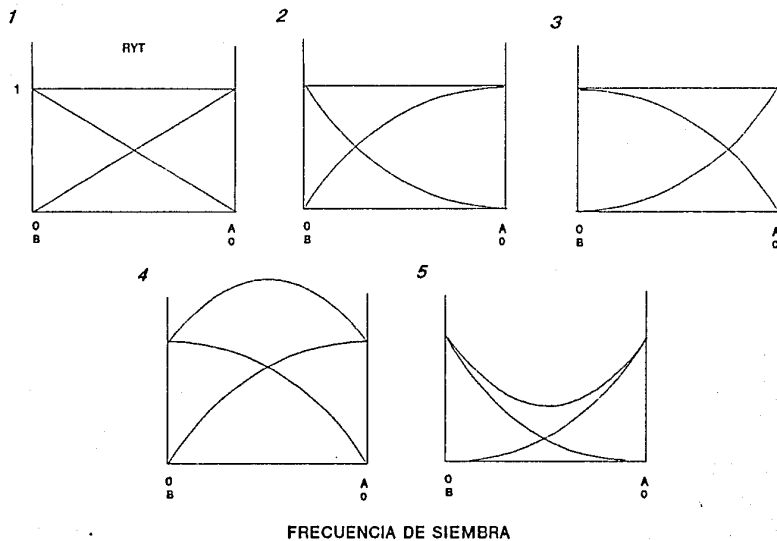


Figura 9. Diagramas de reemplazamiento de de Wit. Se exhiben 5 resultados posibles dependiendo de las relaciones entre los efectos competitivos intra e interespecíficos en la sp. A y la sp. B. Las variables consideradas son el rendimiento por unidad de área y la frecuencia de siembra. Se simbolizan : a) efectos competitivos intraespecíficos como, $A \rightarrow A$ y $B \rightarrow B$; b) efectos competitivos interespecíficos, $A \rightarrow B$ y $B \rightarrow A$.
 1) $A \rightarrow B = B \rightarrow B$ y $B \rightarrow A = A \rightarrow A$. 2) $A \rightarrow B > B \rightarrow B$ y $B \rightarrow A < A \rightarrow A$.
 3) $A \rightarrow B < B \rightarrow B$ y $B \rightarrow A > A \rightarrow A$. 4) $A \rightarrow B < B \rightarrow B$ y $B \rightarrow A < A \rightarrow A$.
 5) $A \rightarrow B > B \rightarrow B$ y $B \rightarrow A > A \rightarrow A$.

debajo de la (H_0) , si no ocurre compensación completa. El RYT máximo puede ser igual a 1 o menor que 1.

Caso 3 (fig.9-3). Representa una situación análoga a la anterior pero con la sp_2 tomando el papel de las sp_1 y viceversa.

Caso 4 (fig.9-4). Ambas especies tienen un rendimiento menor en mezcla que el esperado en proporción al rendimiento en monocultivo es decir, ocurre un antagonismo mutuo. La competencia interespecifica que ejerce cada especie es mayor que la competencia intraespecifica, es decir; $1 \rightarrow 2 > 2 \rightarrow 2$ y $2 \rightarrow 1 > 1 \rightarrow 1$. Se infiere que ambas especies demandan el mismo tipo de recursos. y cada una reduce más los recursos a la otra que a sí misma. La curva del rendimiento total relativo es cóncava y por debajo de la situación nula. El RYT máximo es menor que uno.

Caso 5 (fig.9-5). Ambas especies tienen mayor rendimiento que el esperado. La competencia intraespecifica en ambas especies es más fuerte que la interespecifica, esto es; $1 \rightarrow 2 < 2 \rightarrow 2$ y $2 \rightarrow 1 < 1 \rightarrow 1$. Se sugiere que cuando esto ocurre, existe una diferenciación en la utilización de los recursos demandantes. Las curvas para el rendimiento total son convexas y por arriba de la situación (H_0) . El RYT máximo es mayor que uno.

Vale la pena aclarar, que cada uno de estos tipos representa toda una familia de resultados, cuya expresión en las curvas de rendimiento total relativo incluye los valores de 1 sólo como un caso particular.

A la par del análisis gráfico se han propuesto una serie de índices que resumen los resultados de la interacción. Los más utilizados son:

coeficiente de apiñamiento $k_{ji} = w_i(1-p_i) / (w_{i0}-w_i) p_i$ (ec 18)
o de agresividad relativa
(de Witt, 1960)

coeficiente de apiñamiento $K_i = (w_i/w_{i0}) / (w_j/w_{j0})$ (ec.19)

(van Dobben, 1959)

coeficiente de agresividad $\lambda = [(w_i/w_{i0}) - (w_j/w_{j0})] / 2$ (ec.20)

(McGilchrist, Trenbath, 1971)

rendimiento relativo total $RYT = (w_i/w_{i0}) + (w_j/w_{j0})$ (ec.21)

(de Wit, Van den Bergh, 1965)

donde w_i y w_j representan el rendimiento individual promedio en mezcla de las especies 1 y 2 respectivamente y, w_{i0} y w_{j0} son el rendimiento individual promedio en monocultivo para las especies 1 y 2, respectivamente. W_i , W_j y W_{i0} , W_{j0} representan los rendimientos por unidad de área en mezcla y en monocultivo, respectivamente.

El coeficiente de agresividad relativa (k_{ji}), fue propuesto por de Wit en 1960, y es un estimador de la agresividad o competencia de cada especie sobre la otra. Para una especie dada j , este coeficiente es 0 cuando la especie contraria i no ocupa recursos comunes con j , es decir no tiene efectos competitivos. Su valor es de uno cuando la fracción de recursos ocupados por cada especie es la misma (efectos competitivos equivalentes) y, tiene un valor mayor a uno la fracción ocupada por i es mayor que la ocupada por la contraria. Es decir, cuando el efecto competitivo de i sobre la contraria j es mayor que el efecto de j sobre i (para revisar una deducción con detalle, ver apéndice 1) El coeficiente de apiñamiento es un caso particular del coeficiente de agresividad, para cuando las frecuencias de siembra son iguales a .5. El coeficiente de agresividad (McGilchrist y Trenbath, 1971) es un estimador del valor promedio del efecto de apiñamiento relativo entre las dos especies. Finalmente, el rendimiento relativo total (RYT), corresponde al parámetro ya definido anteriormente C_{pag} .

Críticas a las series de reemplazo.

Si bien las series de reemplazamiento de de Wit han sido sin duda alguna los diseños más utilizados, en años recientes estos han sido ampliamente criticados.

Una de las primeras críticas fué hecha por Jolliffe Minjas y Runeckles (1984). Ellos argumentan que las diferencias o desviaciones de las curvas del rendimiento observado, con respecto a las líneas del rendimiento esperado (hipótesis nula del modelo), no pueden ser interpretadas de manera unívoca. De acuerdo a estos autores, para que el rendimiento observado coincida con el esperado deben cumplirse tres condiciones; a) la interferencia relativa entre las dos especies debe ser igual, b) los efectos de la competencia intra e interespecífica deben ser iguales, c) las igualdades a y b no deben ser afectadas por la frecuencia en las mezclas. Estos argumentos sin embargo parecen ser poco sólidos. Las condiciones b y c corresponden claramente a la hipótesis nula del modelo, es decir; igualdad de efectos competitivos. Entonces cualquier desviación a una frecuencia dada puede ser fácilmente detectada y su significado ser claro; para esa frecuencia no se cumple la igualdad de efectos. Por otra parte, no es claro que se quiere decir con la condición a), ya que por construcción (ver apéndice 1), sólo es necesario que se cumplan las condiciones b y c para que ocurra la situación nula. Sin embargo, un aspecto que salta a la vista en la crítica de Jolliffe y colaboradores, es la imposibilidad de distinguir los efectos relativos de la competencia intra e interespecífica. Esto es evidente ya que sólo se maneja una densidad en monocultivo. Una crítica más clara ha sido propuesta por Firbank y Watkinson (1985). Estos muestran con datos

experimentales que los resultados de la competencia dependen no sólo de las frecuencias en una serie de reemplazo dada, sino también de la densidad total en mezcla. Es decir, los resultados de la interacción pueden cambiar con la densidad total. Estos proponen que una visión más completa del fenómeno debiera explorarse con un diseño que incluya varias líneas de reemplazo con densidades totales distintas. Se propone un análisis a partir de un modelo que describa el rendimiento de cada interactuante como función de las densidades de ambas especies. La primera crítica formalmente publicada, y sin duda la más aguda, fué hecha por Connolly (1980). Utilizando un conjunto de series de reemplazamiento que pasan por una misma densidad en mezcla (d_1, d_2), pero que difieren en las densidades de monocultivo. Connolly muestra que los valores de todos los índices utilizados para evaluar los efectos competitivos en la metodología de de Wit, son fuertemente sensibles a la línea de reemplazo elegida en el experimento. Esta dependencia ha sido mostrada con datos experimentales, con expresiones analíticas, y con análisis teóricos sobre el modelo propuesto por de Wit (Connolly, 1980). En consecuencia, los índices obtenidos a partir de la elección arbitraria de una línea de reemplazamiento no reflejan características intrínsecas del fenómeno, sino más bien del diseño experimental elegido (Connolly, 1980, 1988). El problema básico radica en que los índices de competencia antes mencionados son calculados a partir de la comparación del rendimiento de cada especie en mezcla con el rendimiento alcanzado en monocultivo, siendo que este último cambia con la densidad. Como ya antes se ha señalado (apéndice 1), en el modelo de de Wit se asume que la cantidad de recursos que ocupa cada especie será estimada por el cociente de el rendimiento en mezcla sobre el rendimiento en

monocultivo, ya que en este último se supone que los recursos son ocupados en su totalidad por esa especie dada. Es decir, en las relaciones:

$$R_i = W_i / W_{i0} \quad (\text{ec.22})$$

$$R_j = W_j / W_{j0} \quad (\text{ec.23})$$

R_i y R_j representan la cantidad de recursos ocupados por cada especie en la mezcla. El cociente entre estas cantidades representa en cada caso (R_i/R_j y R_j/R_i) el coeficiente de competencia. Connolly (1980) señala que estas cantidades nunca son estimadas directamente, y que en todo caso, la veracidad de la estimación depende de que las relaciones anteriores (ec.22 y ec.23) sean ciertas. De hecho estas relaciones sólo son ciertas para el caso en que las poblaciones han ocupado verdaderamente todos los recursos, es decir cuando se alcanza el rendimiento final constante. Así habrá un conjunto de líneas de reemplazo, cuyos puntos de referencia caigan en las zonas donde el rendimiento es independiente de la densidad, para las cuales se cumplan las relaciones antes dichas y, por tanto la estimación de los coeficientes competitivos no dependa del diseño experimental. Sin embargo, esto representa sólo una fracción reducida de todo el conjunto de situaciones experimentales posibles. Connolly (1980, 1988), elabora un análisis detallado del problema tomando en cuenta que la forma más común de calcular los índices competitivos es utilizando los rendimientos por individuo. Esto agrava aun más el problema, ya que el rendimiento individual siempre disminuye con la densidad, describiendo una función hiperbólica. A partir del análisis antes esbozado, Connolly concluye que el problema esencial con las series de reemplazo radica en que estas constituyen una aproximación unidimensional de un fenómeno que depende al menos de

dos dimensiones: las densidades de cada especie. Estas forman un plano donde cada punto está definido por la densidad en mezcla (d_1, d_2), y donde una serie de reemplazo dada puede ser vista como una línea que corta el plano diagonalmente (fig.1).

Metodología de superficies de respuesta.

Partiendo del hecho de que el rendimiento de cada especie depende de la densidad en mezcla, se ha propuesto el uso de modelos de superficie de respuesta para describir el fenómeno. (Mead, 1979; Wright, 1981; Spitters, 1983; Firbank y Watkinson, 1985; Connolly, 1986a). El diseño experimental consiste de una combinación de densidades que tiende a cubrir el plano de densidades (d_1, d_2), incluyendo ambos monocultivos. Se propone que la respuesta de cada especie puede ser descrita por una función que depende de las densidades de ambos participantes y posiblemente de su interacción. Se conoce que el comportamiento típico del rendimiento individual de una especie con respecto a la densidad en mezcla corresponde a una superficie hiperbólica que disminuye asintóticamente conforme la densidad (d_1, d_2) aumenta (Mead, 1979; Wright, 1981; Spitters, 1983; Firbank y Watkinson, 1985; Connolly, 1986a, 1987; Law y Watkinson, 1987). Los modelos más utilizados son extensiones de los modelos de rendimiento para una sola especie (capítulo 1), a los cuales se ha añadido un parámetro más: el efecto de la densidad de una segunda especie. La propuesta más simple corresponde al modelo inverso, utilizado por Connolly (1986a), Suehiro y Ogawa (1980), Watkinson (1981), Wright (1981), Spitters (1983) y Hakansson (1983), entre otros y cuya expresión es la siguiente ;

$$w_1^{-1} = a_{10} + a_{11} d_1 + a_{12} d_2 \quad (\text{ec.24})$$

$$w_2^{-1} = a_{20} + a_{22} d_2 + a_{21} d_1 \quad (\text{ec.25})$$

donde a_{11} y a_{22} son los efectos de la densidad intraespecífica, y

a_{12} y a_{21} representan el efecto de la densidad de una especie sobre la otra. a_{10} y a_{20} son interceptos, los cuales han sido interpretados como el rendimiento alcanzado por plantas espaciadas, aunque debe señalarse que para una estimación adecuada es necesario un rango de densidades muy amplio. Los coeficientes asociados a la interacción entre especies representan el factor por el cual el rendimiento de una especie disminuye conforme la densidad de la otra aumenta. Sin embargo, no representan directamente una medida de equivalencia o de efectos relativos entre las especies. Una representación general de estos efectos ha sido propuesta por Maynard-Smith (1974), retomando la misma idea propuesta en los modelos Lotka-Volterra ;

$$S_1 = \frac{\partial w_1 / \partial d_2}{\partial w_1 / \partial d_1} \quad (\text{ec. 26})$$

$$S_2 = \frac{\partial w_2 / \partial d_1}{\partial w_2 / \partial d_2} \quad (\text{ec. 27})$$

donde para cada especie la S representa la razón de equivalencia, entre el cambio en el rendimiento producido por un aumento de la especie contraria, con respecto al cambio producido por un aumento de su misma especie. En particular, para el modelo inverso las ecuaciones 26 y 27 toman las formas: a_{12}/a_{11} y a_{21}/a_{22} , respectivamente y han sido llamados tasas de sustitución, de la especie 2 con respecto a la 1 y de la especie 1 con respecto a la 2, respectivamente (Connolly, 1987). Estas tasas pueden ser interpretadas como la percepción que guarda una especie de cada individuo de la especie contraria. Esto esta dado en términos del número de individuos conoespecíficos a los que equivale el efecto de un individuo de la especie ajena (Connolly, 1987).

Otro modelo aún más general es el propuesto por Watkinson (1980) como una extensión de su modelo de competencia para una especie (ec. 8):

$$w_1 = w_{m1} (1 + (\alpha_{11} N_1 + \alpha_{12} N_2))^{-b_1} \quad (\text{ec. 28})$$

$$w_2 = w_{m2} (1 + (\alpha_{21} N_1 + \alpha_{22} N_2))^{-b_2} \quad (\text{ec. 29})$$

donde w_i , es el rendimiento individual promedio, w_{mi} es el rendimiento máximo potencial alcanzado por plantas espaciadas, α_i es un parámetro de escala que tiene que ver con la densidad donde la competencia intraespecifica comienza a ser importante, b_i representa una medida de la intensidad de la competencia intraespecifica, y α_{ij} representa el coeficiente de competencia interespecifica de la especie j sobre la i . Este modelo describe una gama más amplia de comportamientos que el modelo inverso (Ecs. 24 y 25), ya que incluye situaciones donde en los monocultivos no se ha alcanzado rendimiento final constante. Es decir donde el parámetro b puede ser distinto del valor 1. Otra diferencia importante con el modelo inverso es que los coeficientes de competencia interespecifica, sensu equivalencias competitivas per cápita, son estimados directamente dentro del modelo. Esto puede representar una ventaja ya que se pueden hacer pruebas de hipótesis sobre estos parámetros.

Materiales y Métodos.

Método experimental.

Con el fin de obtener los efectos de la densidad en mezcla sobre el rendimiento de cada morfo, se utilizó el total de los datos obtenidos en el experimento general. En este se incluyeron tanto los monocultivos como las densidades en mezcla.

Modelos de rendimiento

En el caso del rendimiento individual obtenido en condiciones de mezclas, se procedió a ajustar modelos de respuesta para cada morfo (Mead and Pike 1975), los cuales describen el rendimiento de

cada forma en función de las densidades de ambas (maleza y cultivada), y cuyos parámetros informan acerca de la habilidad competitiva de cada morfo sobre el contrario. El modelo utilizado fué una extensión del propuesto para monocultivos, al cual se añadió la densidad del otro morfo, así como un factor de equivalencia o coeficiente de competencia de cada forma sobre la su contraria. El modelo utilizado fué:

$$w_i = k_i (N_i + \alpha_{ij} N_j)^{-b_i}$$

donde w_i es el rendimiento individual promedio de la forma i , k_i es una constante del modelo que se puede interpretar como el rendimiento alcanzado cuando $N = 1$, α_{ij} es el coeficiente de competencia de la especie j sobre la i , b_i es el coeficiente de utilización de recursos y N_i , N_j son las densidades del morfo i , j respectivamente. Al igual que en el caso de los modelos para monocultivos, se probó el ajuste utilizando tanto la variable real (w_i) como la logarítmica ($\log w_i$), para el rendimiento individual total (w_i) y para el rendimiento de hojas y semillas (w_{hoja}). En el caso de empleo de la variable logarítmica la expresión del modelo fué:

$$\log w_i = \log k_i - b_i \log(N_i + \alpha_{ij} N_j)$$

En general, Los valores de w_i , k_i y b_i , fueron los parámetros estimados en los modelos correspondientes para los monocultivos, por lo cual fueron fijos en el modelo de mezclas y solo se estimó el parámetro α_{ij} . En los casos en los que alguno o algunos parámetros no fuesen significativos en los monocultivos, se procedió de dos formas: a) estimarlos por fuera del modelo, o estimarlos dentro del modelo de mezclas. Esto ocurrió principalmente con los parámetros k_i .

Para ajustar los modelos se utilizó un rutina de regresión no

lineal propuesta por Nelder (). Las funciones a minimizar fueron:

$$\sum ((w)_i - g_i(c, m))^2 \text{ y } \sum (\log(w)_i - g_i(c, m))^2$$

para el caso del rendimiento individual total promedio y;

$$\sum (\log(whs)_i - g_i(c, m))^2 \text{ y } \sum ((whs)_i - g_i(c, m))^2$$

para el caso del rendimiento individual promedio de hojas y semillas. $g(c, m)$ es una función que describe el rendimiento individual promedio de un morfo en función de las densidades de ambos c , m . Se obtuvieron los valores de (R^2) para cada caso.

Resultados

Efecto de la densidad en mezcla sobre el rendimiento de cada morfo. Competencia entre morfos.

El rendimiento individual promedio (w), de cada morfo parece disminuir de manera potencial conforme aumenta la densidad, tanto de sí misma, como de la forma contraria. Dado que esta disminución es muy fuerte, se representó este comportamiento en escala logarítmica (figuras 10a y 10b). En estas figuras se representan los valores del rendimiento individual promedio considerando el promedio de todas las réplicas de cada tratamiento. La distribución de las barras en el plano de densidades de ambos morfos (N_c , N_m) exhibe las combinaciones exploradas en las cuatro series de reemplazamiento (ver fig 1).

Como es de esperarse, el rendimiento de cada morfo disminuye con la densidad total ($N_c + N_m$), tanto para el peso individual total promedio como para el peso promedio individual de hojas y semillas. Esto se exhibe con la disminución monótona del rendimiento desde la primer línea de reemplazamiento hasta la última. El rendimiento en monocultivo de cada forma está representado, en primer plano, por

las barras adyacentes a su propio eje. El efecto de la densidad de la forma contraria puede apreciarse siguiendo el cambio en el rendimiento a lo largo de cada línea de reemplazo. Para el caso del huauzontle, en las dos primeras líneas (densidad total = 115 y 375 ind/m²), parece ocurrir que el rendimiento aumenta monótonamente con la densidad parcial de la maleza, en tanto que en las líneas siguientes (densidad total = 1535 y 2357 ind/m²), no existe un comportamiento monótono (figura 10a). En el caso del quelite, si bien no se aprecia un comportamiento monótono claro, en general el rendimiento en mezclas es mayor o igual al rendimiento en monocultivo (figura 10b). El rendimiento de hojas y semillas presenta un patrón similar para cada morfo, aunque las diferencias absolutas entre los distintos valores son más grandes (figuras 11a y 11b).

Los patrones anteriores fueron descritos de manera adecuada por un modelo potencial. Los estadísticos de los modelos ajustados para las diferentes variables se muestran en los cuadros 6 y 7.

Para el caso del rendimiento individual, el coeficiente de competencia de la maleza sobre la cultivada (δ_{cm}) fué de 0.876 en el caso del modelo de variable real y, de 0.847 en el caso del modelo de variable logarítmica. De manera consistente, ninguno de los dos difiere del valor de uno (cuadro 6). Para el quelite se obtuvo un coeficiente de competencia de la cultivada sobre la maleza (δ_{mc}) de 1.293, para la variable real y de 1.316 para la variable transformada. Ninguno de los dos difirió significativamente del valor 1 (cuadro 6).

En el caso del rendimiento de hojas y semillas los coeficientes fueron; (δ_{cm}) = 1.006, 0.669 y (δ_{mc}) = 1.344, 1.469 utilizando la variable real y la transformada, respectivamente. Ninguno de estos

parámetros difirió significativamente de uno (Cuadro 7).

Un hecho interesante, es que si bien ninguno de los parámetros difirió de uno, consistentemente los coeficientes de competencia de la cultivada sobre la maleza tienden a ser mayores que uno, en tanto que los coeficientes de la maleza sobre la cultivada tienden a ser menores o iguales que uno.

Las predicciones de los modelos de cada morfo, tanto para el rendimiento total como para el rendimiento de hojas y semillas, son representados como superficies de respuesta (figuras 12a y 12b) En general, dado que los modelos utilizados no predicen el comportamiento del rendimiento a bajas densidades, en estas superficies la región de predicción será limitada por la serie de reemplazo de densidad más baja $(N_c + N_m) = 115 \text{ ind/m}^2$. Es decir, en densidades totales menores a esta, el modelo no será interpretado. En estas superficies, las curvas generadas por cortes perpendiculares al eje de C describen el efecto del incremento en la densidad de la maleza. La comparación de estas curvas a diferentes densidades de C permite observar el efecto de la densidad de la cultivada sobre el efecto de la densidad de la maleza. Una situación análoga ocurre con la familia de curvas generadas por cortes perpendiculares al eje de M

En estos gráficos es posible observar dos patrones generales: por un lado, la tasa de decaimiento del rendimiento disminuye con la densidad de ambos morfos. Es decir, el efecto que ejerce cada individuo independientemente de su identidad sobre la población, disminuye conforme aumentan ambas densidades. Por otro lado al comparar la familia de cortes perpendiculares a cualquiera de los ejes, se observa que conforme la densidad de uno de los morfos aumenta, el efecto del incremento de la densidad de la contraria

disminuye.

Por otro lado, la velocidad con la cual el rendimiento disminuye en el sentido de cada eje de densidad, representa la magnitud relativa de la competencia por parte de cada morfo. Así por ejemplo, tenemos que para el huauzontle, tanto la biomasa individual total promedio, así como la biomasa individual promedio de hojas y semillas, parecen disminuir más rápido conforme aumenta su propia densidad que conforme aumenta la densidad del morfo contrario (figuras 12a, y 13a, respectivamente). En las superficies correspondientes al rendimiento individual total promedio y promedio de hojas y semillas para la maleza, el comportamiento es el contrario; la disminución más fuerte ocurre cuando aumenta la densidad de la cultivada que conforme aumenta la propia maleza (figuras 12b y 13b, respectivamente). Dado que los modelos predicen un comportamiento monótono, la velocidad relativa de decaimiento, puede observarse comparando cualquier par de cortes perpendiculares hechos a la misma densidad.

No obstante estas tendencias, cabe aclarar que debido a la variabilidad experimental, los parámetros obtenidos en los diferentes modelos no difieren significativamente del valor 1 (situación de igualdad de efectos competitivos). Por tanto, las superficies que describen el rendimiento no difieren significativamente de una en la cual la velocidad de disminución provocada por cada morfo sea equivalente.

Las predicciones del rendimiento por unidad de área también son representados con superficies (figuras 14 y 15). En el caso de la biomasa total individual, como es de esperarse en una interacción competitiva, se observa que los valores más altos de rendimiento para ambos morfos, se alcanzan en el rango de densidades que

comprende a los monocultivos. Esto ocurre ya que en estos casos todo el recurso es ocupado por individuos de una sólo morfo. A lo largo de estos monocultivos el rendimiento cambia lentamente, aumentando en el caso de la maleza y disminuyendo en el caso de la cultivada. Estos comportamientos sólo reflejan tendencias, ya que los coeficientes de utilización para cada morfo no difieren del valor unitario y por tanto de un rendimiento final constante. El rendimiento de cada morfo disminuye conforme aumenta la densidad de la planta contraria, debido a que conforme más competidores existen, menor es la cantidad de recurso aprovechable por unidad de área para los individuos del morfo mencionado. Por supuesto, esta disminución es más rápida cuando la densidad de la especie en cuestión es baja (figuras 14a y 14b). En el caso del rendimiento de hojas y semillas se observa un comportamiento similar (figuras 15a y 15b). Sin embargo, a diferencia del patrón anterior, para el caso del huauzontle el rendimiento en monocultivo disminuye claramente con la densidad. Este comportamiento está determinado por un valor del coeficiente de eficiencia de utilización del recurso (bc) significativamente mayor que uno. Es decir, en este caso en el rango de densidades experimentales, el rendimiento de hojas y semillas de huauzontle por unidad de área disminuye tanto con la densidad del mismo huauzontle como con la densidad de la maleza.

Para conocer como cambia el rendimiento total por unidad de área en cada una de las variables de rendimiento, se obtuvieron superficies de respuesta, cuyos valores corresponden a la suma de los rendimientos por área de cada morfo (figuras 16a y 16b). En el caso del rendimiento total, el valor máximo se alcanza en la densidad más baja del monocultivo de huauzontle (312.6 gr/m²). Esto es debido simplemente a que los individuos del huauzontle son más

grandes que los de la maleza. En la gráfica se aprecia que el rendimiento disminuye conforme aumenta la densidad de ambos morfos en mezcla, excepto en la región de bajas densidades de cultivada y altas de maleza, donde el rendimiento aumenta con la densidad de la maleza. Sin embargo, al parecer la biomasa no cambia fuertemente con la densidad en mezcla. De hecho el intervalo de variación de la superficie incluye el caso en que el rendimiento se mantiene constante en la mezcla.

El rendimiento total de hojas y semillas alcanza sus valores máximos hacia el monocultivo de la maleza. En este la biomasa tiende a disminuir con la densidad, sin embargo esta tendencia no difiere de el rendimiento constante. En cambio, la biomasa disminuye significativamente conforme aumenta la densidad de la cultivada tanto en monocultivo como en mezcla (fig. 16b).

Discusión

Efectos de la interacción competitiva.

De acuerdo a los resultados presentados, es claro que en las condiciones experimentales, ocurrió competencia entre los morfos. En esta interacción el efecto competitivo de cada morfo sobre su contrario no parece diferir del efecto que ejerce cada uno sobre sí mismo. En otras palabras, cada morfo percibe a los individuos de la forma contraria, como elementos no distintos a aquellos de su propia población, a pesar de las diferencias en el tamaño de los morfos a la misma densidad.

Consecuencias sobre el rendimiento.

Dado que existe equivalencia competitiva entre los morfos, es claro que el rendimiento individual tanto del quelite como del huauzontle dependerán únicamente de la densidad total y no de la

a)

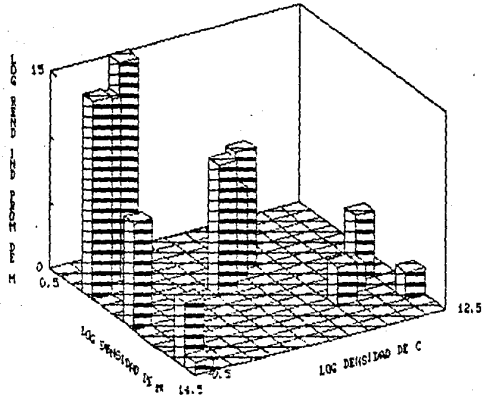
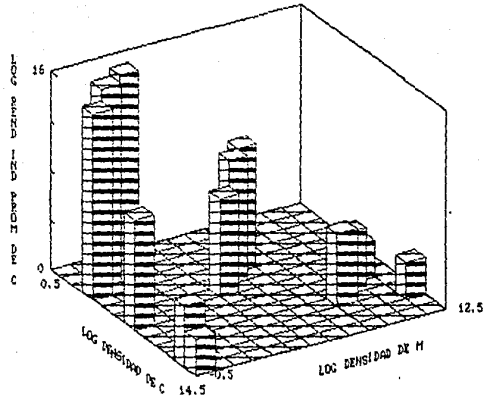


Figura 10. rendimiento individual total promedio con respecto a la densidad en mezcla (Nc,Nm). Las barras representan el rendimiento promediando todas las replicas para cada tratamiento. Todos los ejes se representan en escala logarítmica. El caso a) corresponde a la cultivada y el b) a la maleza.

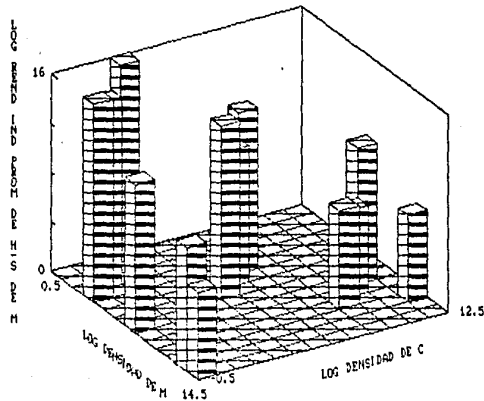
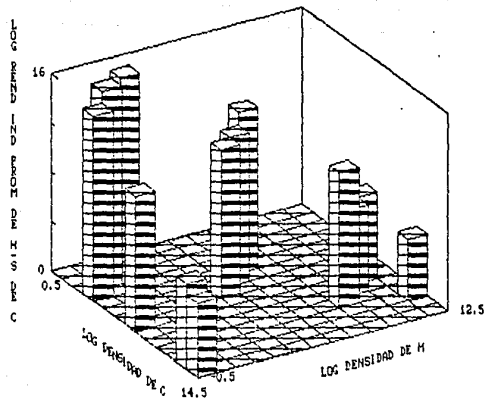


Figura 11. rendimiento individual promedio de hojas y semillas con respecto a la densidad en mezcla (N_c, N_m). Las barras representan el rendimiento promediando todas las replicas para cada tratamiento. Todos los ejes se representan en escala logarítmica. El caso a) corresponde a la cultivada y el b) a la maleza.

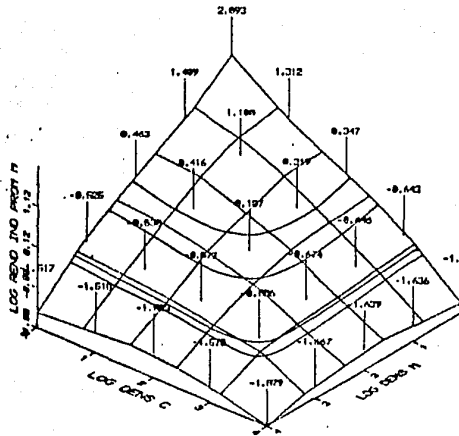
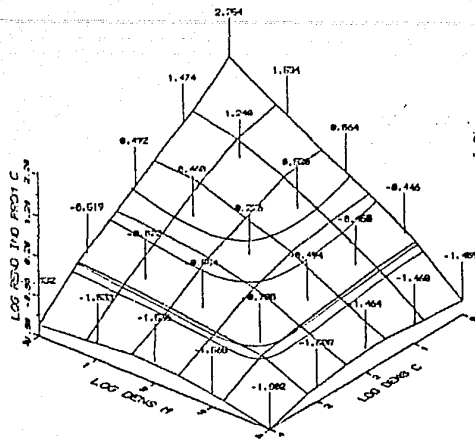


Figura 12. Superficies de respuesta para el rendimiento individual total promedio con respecto a la densidad en mezcla. Todos los ejes representan escalas logarítmicas. Las curvas concéntricas representan las proyecciones sobre la superficie, de las series de reemplazo utilizadas en el experimento. El caso a) corresponde a la cultivada y el b) a la maleza.

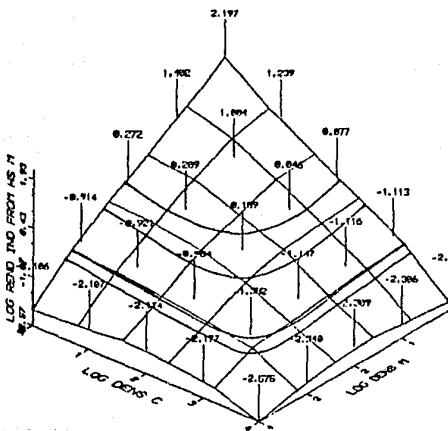
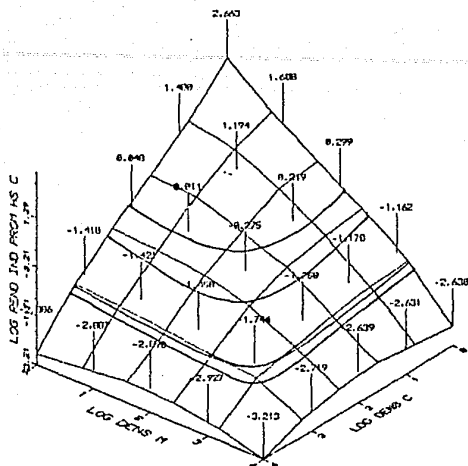


Figura 13. Superficies de respuesta para el rendimiento individual promedio de hojas y semillas con respecto a la densidad en mezcla. Todos los ejes representan escalas logarítmicas. Las curvas concéntricas representan las proyecciones sobre la superficie, de las series de reemplazo utilizadas en el experimento. El caso a) corresponde a la cultivada y el b) a la maleza.

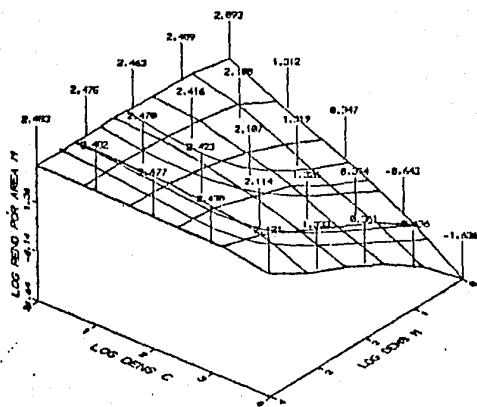
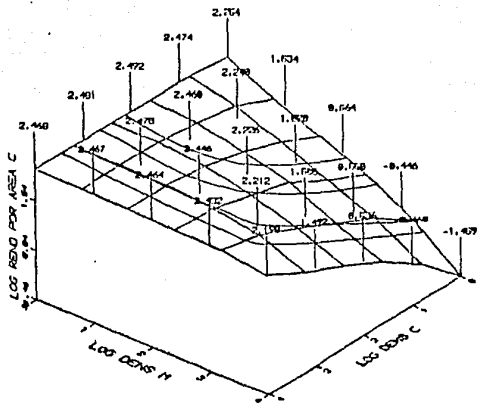


Figura 14. superficies de respuesta para el rendimiento total por unidad de area con respecto a la densidad en mezcla. Todos los ejes representan escalas logaritmicas. Las curvas concentricas representan las proyecciones sobre la superficie, de las series de reemplazo utilizadas en el experimento. El caso a) corresponde a la cultivada y el b) a la maleza.

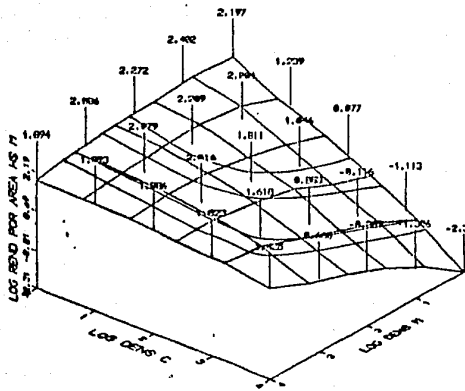
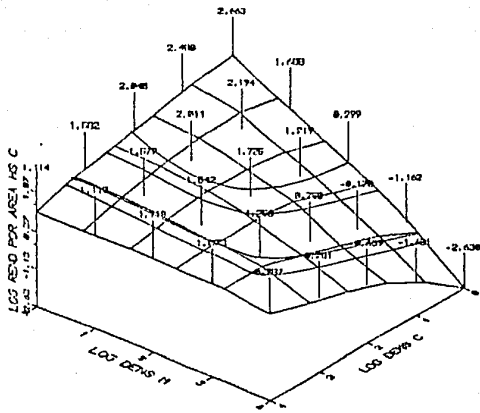
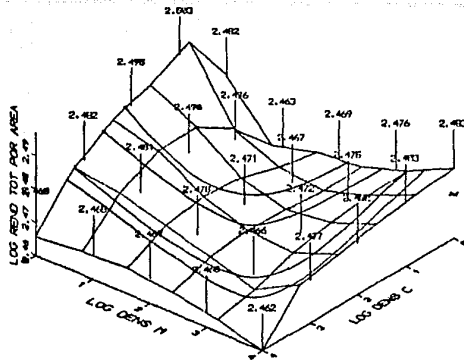


Figura 15. Superficies de respuesta para el rendimiento de hojas y semillas por unidad de area con respecto a la densidad en mezcla. Todos los ejes representan escalas logaritmicas. Las curvas concentricas representan las proyecciones sobre la superficie, de las series de reemplazo utilizadas en el experimento. El caso a) corresponde a la cultivada y el b) a la maleza.



(a)

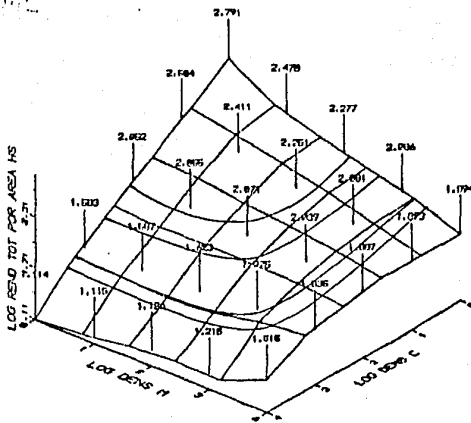


Figura 16. Superficies de respuesta para el rendimiento total de la mezcla por unidad de area. Todos los ejes representan escalas logarítmicas. Las curvas concéntricas representan las proyecciones de las series de reemplazo utilizadas en el experimento. El caso a) corresponde al rendimiento individual total y el b) a) rendimiento de hojas y semillas.

Tabla (6). Modelos de regresion para el rendimiento individual total promedio de: a) cultivada y b) maleza. El modelo es $w_i = k_i (N_i + \alpha_{ij} N_j)^{-b_i}$, donde w_i = rendimiento individual total promedio del morfo i, N_i, N_j = densidad de la forma i, j respectivamente, α_{ij} = coeficiente de competencia de la forma j sobre la i, b_i = coeficiente de utilizacion derecursos de la forma i, k_i = rendimiento cuando $N_i = 1$. k_i, b_i son par metros fijos obtenidos de los modelos para monocultivos. Las regresiones se ajustaron utilizando las variables w_i y $\log w_i$.

MODELO	COEFICIENTE DE COMPETENCIA	ES	t	R ²	Ho (α_{ij})
a)					
$w_c = 334 (N_c + \alpha_{cm} N_m)^{-1.005}$	$\alpha_{cm} = .876$.119	***		ns
$\log w_c = 2.524 - 1.014 \log (N_c + \alpha_{cm} N_m)$	$\alpha_{cm} = .847$.219	***	.82	ns
b)					
$w_m = 285 (N_m + \alpha_{mc} N_c)^{-1.006}$	$\alpha_{mc} = 1.293$.223	***	.77	ns
$\log w_m = 2.455 - .993 \log (N_m + \alpha_{mc} N_c)$	$\alpha_{mc} = 1.316$.274	***	.84	ns

*** = significativo a una $p < .001$

(ns) = no significativo $p > .05$

Tabla (7). Modelos de regresion para el rendimiento individual promedio de hojas y semillas de: a) cultivada y b) maleza. El modelo es $wh_{it} = k_i (N_i + \alpha_{ij} N_j)^{-b_i}$, donde wh_{it} = rendimiento individual total promedio del morfo i, N_i , N_j = densidad de la forma i, j respectivamente, α_{ij} = coeficiente de competencia de la forma j sobre la i, b_i = coeficiente de utilizacion derecursos de la forma i, k_i = rendimiento cuando $N_i = 1$. k_i , b_i son par metros fijos obtenidos de los modelos para monocultivos. En los casos en que los par metros obtenidos en monocultivos no fueron significativos, se procedi" a estimarlos dentro del presente modelo. Las regresiones se ajustaron utilizando las variables wh_{it} y $\log wh_{it}$.

MODELO	COEFICIENTE DE COMPETENCIA	ES	t	R ²	Ho (α _{ij})
a)					
$wh_{ac} = k_c (N_c + \alpha_{cm} N_m)^{-1.472}$	$k_c=1232.5$	183.43	***	.83	
	$\alpha_{cm}=1.006$.021	***		ns
$\log wh_{ac}=2.99-1.469 \log (N_c + \alpha_{cm} N_m)$	$\alpha_{cm}=.847$.219	***	.82	ns
b)					
$wh_{em}=k_m (N_m + \alpha_{mc} N_c)^{-bm}$	$k_m=245.14$	442.73	ns	.63	
	$\alpha_{mc}=1.344$.584	*		ns
	$bm=1.07$.286	**		
$\log wh_{em}=2.666-1.193 \log (N_m + \alpha_{mc} N_c)$	$\alpha_{mc}=1.469$.329	***	.82	ns

*** = significativo a una p < .001

** = significativo a una p < .01

* = significativo a una p < .05

(ns) = no significativo p > .05

mezcla utilizada. Así la descripción del cambio en el tamaño individual puede reducirse al planteado en los modelos para los monocultivos correspondientes. Debido a que ambos morfos compiten, el rendimiento por unidad de área para cada morfo será máximo en los monocultivos. Sin embargo, una pregunta interesante es conocer en que densidades ocurre el máximo rendimiento total por unidad de área. Es decir en dónde se maximiza la producción de la tierra. En las superficies de respuesta, los valores del rendimiento total por área, dependen de tres factores: a) las diferencias en tamaño en los interactuantes, dada una densidad. b) El cambio del rendimiento por área de cada morfo con respecto a su densidad (competencia intraespecífica) y, c) de la relación entre los coeficientes de competencia entre los morfos. Así para el caso a), Dejando los otros factores equivalentes, el rendimiento disminuirá conforme haya más individuos de menor tamaño en la mezcla. En el caso b), dejando a y c iguales, si para un interactuante el rendimiento por área disminuye con la densidad en monocultivo, entonces el rendimiento total disminuirá conforme la densidad de este morfo aumente en la mezcla. Para el caso c) ambos morfos tienen igual tamaño y un rendimiento por área constante en monocultivo. Si uno de los morfos es un competidor superior con respecto a el otro, el rendimiento disminuirá conforme la densidad del primero aumente. Además el comportamiento en la superficie de rendimiento es el resultado de las interacciones entre tales factores. En el caso de la biomasa individual (tallos, hojas y semillas), la superficie muestra que el rendimiento máximo se alcanza en la densidad más baja del monocultivo del huazontle. Sin embargo, dado que para ambos morfos se alcanzó rendimiento constante, los valores máximos se alcanzan prácticamente en todo el

monocultivo del huauzontle. Así tomando en cuenta que existe equivalencia competitiva, el rendimiento en mezcla disminuye conforme disminuye la densidad del huauzontle, simplemente debido a que los individuos de la forma cultivada son más grandes que los de la maleza. Hay que hacer notar, sin embargo que al comparar los rendimientos obtenidos en este experimento con el rendimiento de otros cultivos, este resulta relativamente bajo. Esto al parecer se debe a la baja fertilidad del suelo utilizado para el experimento.

El rendimiento total por unidad de área de hojas y semillas parece tener un comportamiento distinto. La biomasa alcanza los valores máximos en el monocultivo de la maleza, y disminuye notoriamente conforme la densidad de huauzontle aumenta en la mezcla. Esto es debido principalmente a que el rendimiento por área del huauzontle disminuye con su propia densidad. Las poblaciones de huauzontle presentan un índice de utilización de recursos $(b) > 1$. Este provoca un comportamiento hiperbólico que alcanza un máximo y posteriormente disminuye con la densidad (Bleasdale y Nelder, 1960)

Es importante aclarar, que muchas de las condiciones en las cuales se llevó a cabo este experimento difieren de las que ocurren en los sistemas reales de cultivo. El experimento se llevó a cabo en condiciones de invernadero (sin interacciones), a densidades relativamente altas y con un aporte de nutrientes bajo con respecto a las condiciones de cultivo. Por esto, los resultados aquí obtenidos sólo pueden servir con seguridad para plantear sugerencias. Debido a que en el caso del huauzontle se utiliza tanto el follaje como las inflorescencias, es importante discernir cual de estos componentes es el responsable del patrón hiperbólico encontrado. Este efecto puede ser relevante para el manejo de los cultivos del huauzontle, si en particular las densidades en las

cuales se alcanza el tamaño comercial se encuentran comprendidas en la fase de decaimiento de la hipérbola.

Utilización de los recursos.

Desde el punto de vista de la utilización de los recursos, la equivalencia competitiva tiene un significado concreto. Para cada morfo, un individuo de la población contraria ocupa la misma cantidad de los recursos disponibles, que un individuo de su misma población. De esto se puede inferir que tanto el huauzontle como el quelite ocupan los mismos recursos para su crecimiento, en toda densidad en mezcla. Si asumimos que la tasa de conversión de recursos a biomasa es constante para ambos morfos, debido a sus diferencias en tamaño, podemos decir que la eficiencia del huauzontle en la transformación de recursos a biomasa es 1.17 (334/285) veces la eficiencia del quelite, y que esta diferencia se mantiene a cualquier combinación de densidad o frecuencia. En términos del rendimiento conjunto de la mezcla versus los monocultivos, la eficiencia de esta es mayor que la del monocultivo de quelite, pero menor que la del monocultivo de huauzontle.

Sobre la utilidad de los Modelos de Respuesta.

Al parecer, los patrones anteriormente descritos para el rendimiento individual por unidad de área, pudieron haberse obtenido con un diseño experimental más sencillo que incluyese cualquier línea de reemplazo. Esto es debido a que el rendimiento en monocultivo utilizado como referencia no cambia con la densidad, ya que se alcanzó rendimiento final constante para todo el rango experimental (Connolly, 1985). Además la función de rendimiento para cada morfo presenta un comportamiento monótono, susceptible de modelar con coeficientes de interacción constantes. Por tanto, se esperaría que el coeficiente de interacción evaluado con una sola

serie no difiera del obtenido con toda la superficie. Es decir, para caracterizar el sistema competitivo solo es necesario un corte en la superficie. Sin embargo, es importante señalar que todo esto es un resultado a posteriori, el cual no puede conocerse sin obtener cual es el patrón de respuesta al explorar el espacio de combinaciones en mezcla. De hecho, la posibilidad de un análisis más simple no existe para el rendimiento de hojas y semillas, ya que en estos no se cumple que para ambos morfos se mantenga rendimiento constante en los monocultivos.

Sobre las características que determinan la habilidad competitiva

Una pregunta de gran interés es que características determinan la habilidad competitiva de las especies. Al respecto se han propuesto principalmente: el tamaño (Harper, 1977; Goldberg y Fleetwood, 1987), la tasa de crecimiento (Harper, 1977, Connolly, 1987) y la arquitectura (Harper, 1977; Connolly, 1987 Koppers, 1985), así como funciones que en general afectan la ganancia neta de energía. En el el sistema estudiado, los resultados indican que si bien existe equivalencia competitiva, las plantas de cada morfo difieren en al menos dos de las características antes mencionadas. Por un lado, existen fuertes diferencias en la arquitectura de cada morfo y, por otro, existen diferencias significativas en cuanto al tamaño promedio (biomasa) alcanzado a bajas densidades ($115/m^2$). En el capítulo siguiente se describirán con detalle los aspectos relacionados con la arquitectura. Por el momento se discutirá el efecto del tamaño sobre la habilidad competitiva.

El tamaño, entendido como cantidad de biomasa, constituye la propuesta más simple y más utilizada para explicar las diferencias en la habilidad competitiva. La idea es simplemente que los

individuos más grandes tienen una mayor habilidad competitiva ya que capturan una mayor cantidad de los recursos o son más eficientes en su transformación (Connolly, 1987). Sin embargo al parecer no existe ningún patrón claro, ya que existen evidencias a favor (Miller y Werner, 1987, Obeid 1965, Pearl y Poin, 1965 en Goldberg y Fleetwood, 1987), así como en contra (Connolly, 1989 en prensa). Vale la pena destacar que cualquier inferencia acerca de la relación entre el tamaño y la habilidad competitiva, obtenida a partir de este conjunto de evidencias resulta poco robusto. Esto es debido por un lado, a que los descriptores del tamaño no han sido los mismos, incluyéndose indistintamente biomasa y altura (Goldberg y Fleetwood, 1987) y, por otro lado, muchos de los estudios realizados (utilizando series de de Wit), son susceptibles de sesgos metodológicos. En estos la habilidad competitiva de cada especie depende de la línea de reemplazo elegida, independientemente de la biología implicada (Connolly, 1986).

Es necesario detallar bajo que condiciones el tamaño entendido como la biomasa se esperaría que tuviese relación con la habilidad competitiva y que otros factores la determinan. Si suponemos que la tasa de conversión de recursos a biomasa es constante y además que los recursos que consumen los competidores son exactamente los mismos, resulta obvio concluir que la especie con individuos de mayor tamaño será la más hábil competidora, ya que disminuye más los recursos a la especie más pequeña. Sin embargo, el efecto del tamaño debido a la mayor demanda, será menos importante a medida que los recursos consumidos no sean exactamente los mismos. Estas diferencias pueden tener varias fuentes: a) que las especies consuman ciertos recursos no comunes, lo cual implicaría una disminución del efecto competitivo, b) que las especies consuman

diferentes proporciones de los mismos recursos comunes, y que las tasas de consumo no estuviesen relacionadas con la biomasa individual. Un caso particular sería cuando los recursos más consumidos por cada especie no fuesen los más utilizados por la contraria. c) que consuman los mismos recursos aunque con formas distintas de explotación. El mejor ejemplo en este caso es que la forma de invasión de espacio o arquitectura de cada especie difiere lo suficiente para permitir una utilización independiente de los recursos, por ejemplo luz.

En el caso de las plantas estudiadas, al parecer el tamaño no esta relacionado directamente con la habilidad competitiva. Si bien la biomasa promedio del huauzontle a bajas densidades (3.12 gr) es mayor que la del quelite (2.09 gr), ($t=2.61$, $p < .01$), estos son competitivamente equivalentes. Como se ha discutido anteriormente, la equivalencia competitiva implica que los morfos consumen recursos comunes y además que el efecto de la disminución en la disponibilidad por parte de cada morfo afecta igualmente al morfo contrario. A partir de la discusión anterior son posibles dos proporciones, cuyo consumo no este relacionado con el tamaño, o bien que los utilizen de formas distintas. Para el sistema estudiado se tiene claras evidencias de que los morfos difieren fuertemente en la arquitectura y por tanto en su forma de invadir el espacio que contiene la luz como recurso. Sin embargo no se tiene manera de probar si estas diferencias estan implicadas en una compensación del efecto de las diferencias en tamaño. Por otra parte, tampoco se conoce cuales son los requerimientos nutricionales de cada morfo. Sin embargo, cabe señalar que el uso de diferentes proporciones de recursos minerales comunes por parte de distintas especies ha sido reconocido como un fenómeno común en

plantas (Tilman, 1982) y constituye una hipótesis importante para describir la mecánica de la competencia (Begon, Harper y Townsend, 1986).

En el contexto de la selección artificial provocada por el hombre, los resultados descritos parecen ser relevantes. Es bien conocido que la selección artificial ha provocado en general un incremento en el tamaño (biomasa), en la tasa de crecimiento, en el tamaño de la semilla, así como en el vigor de las plántulas y en consecuencia en el rendimiento (De Wet, 1975; Baker, 1974). En primera instancia parecería que estos cambios tendrían como consecuencia un aumento en la habilidad competitiva en un ambiente estable. Sin embargo, no existen trabajos que muestren cuál es el efecto de estos cambios. En el sistema estudiado parecería que los cambios provocados por la selección artificial no necesariamente condujeron a una ventaja competitiva. Esto puede ser producto de una compensación entre las diferencias en tamaño y las distintas formas de ocupar el recurso luz, o bien que la selección haya provocado diferencias en las proporciones de los recursos (nutrientes minerales) demandados por cada morfo.

EFFECTOS DE LA DENSIDAD SOBRE LA ARQUITECTURA DE LOS INDIVIDUOS

Introducción

Recientemente en los campos de la morfología y la ecología ha resurgido un fuerte interés por el estudio de la relación entre forma y función en las plantas (Hallé et al., 1978). En principio esto ha requerido de la definición de conceptos básicos sobre la forma así como de un enfoque cuantitativo en su descripción. Hallé et al. (1978) han planteado que las plantas al igual que todo organismo, crecen siguiendo un conjunto de reglas (plan básico de crecimiento) determinadas genéticamente, y cuya expresión corresponde a la arquitectura del organismo. Esta expresión o arquitectura está determinada además por la respuesta plástica en el crecimiento al ambiente experimentado.

La idea básica de los estudios que pretenden relacionar la forma con la función es explicar las diferentes formas, en términos de su significado como posibles soluciones a los problemas impuestos por el ambiente (Hallé et al., 1978). Se ha propuesto que debido al proceso de crecimiento algunos de los limitantes más severos para la adquisición de una forma tienen que ver con el despliegue espacial de las estructuras fotosintéticas, la conducción del agua (cada vez a mayores distancias), y el soporte mecánico necesario para sostener el tejido fotosintético (Franco y Harper, 1990 en prensa). La solución morfológica que presentan las plantas a estos problemas corresponden a la arquitectura de la ramificación, la arquitectura hidráulica y la arquitectura mecánica, respectivamente (Franco, 1990 en prensa). En estos términos el problema básico que se ha planteado consiste en como maximizar la superficie foliar expuesta minimizando la sobreposición de hojas, y maximizando su soporte mecánico así como suministro de agua y nutrientes, con la

menor cantidad de energía invertida.. El desarrollo de formas (Arquitecturas) que logren una solución esta restringido por el plan de ramificación, los problemas de la conducción de agua y el soporte mecánico. Entre otras aproximaciones, la arquitectura hidráulica se ha estudiado a partir de las relaciones entre el area de conducción y soporte (área seccional) y la cantidad de superficie de transpiración (hojas) por arriba de ese nivel. Al cociente entre estas variables se le ha llamado valor de Huber (Zimmermann, 1983). La idea central aqui al estudiar tal relación es que desde el punto de vista hidráulico, la variable a maximizar por parte de una planta es el flujo de agua que irriga a cada unidad de transpiración (Zimmermann, 1983). La restricción en este flujo puede limitar el despliegue de hojas por arriba de ese nivel.

En el estudio de la arquitectura de la ramificación la idea central descansa, en que un problema importante para las plantas es maximizar el área foliar desplegada minimizando la sobreposición. Al respecto se han hecho descripciones cuantitativas de el despliegue espacial de los módulos (ramas entrenudos y hojas) para evaluar la magnitud de la sobreposición y sus efectos en la intercepción de luz (Borchert y Tomlinson, 1984). Por otra parte, dado que el crecimiento de las plantas ocurre por iteración de sus partes siguiendo reglas sencillas, el proceso se ha simulado con modelos de optimización, comparando los resultados predichos con los reales para los árboles (Fisher y Honda, 1979, Bell, 1979).

Dado que los módulos e individuos no se encuentran aislados y reciben interferencia por parte de los vecinos más cercanos, un aspecto importante a estudiar se refiere a las modificaciones en las reglas del crecimiento provocadas por este fenómeno. Harper

(1985) ha propuesto que si los módulos reaccionan a las condiciones de su vecindad inmediata, la forma total de la planta puede ser una consecuencia de la integración en el espacio y tiempo de los procesos de natalidad y mortalidad de partes (Jones, 1985; Franco, 1986). Incluso la interferencia debida a la cercanía de los vecinos, puede modificar no sólo la arquitectura de la ramificación, sino consecuentemente la arquitectura hidráulica y mecánica (para un estudio detallado ver Franco 1990).

En este capítulo se describirán los efectos de la densidad en monocultivo así como en mezcla, de los morfos de *Chenopodium* sobre algunos aspectos de su arquitectura básica.

Materiales y Métodos

Experimento.

Para obtener los parámetros de la arquitectura, al comienzo del experimento general (pag 34) se eligieron 5 individuos de cada morfo en una réplica de cada tratamiento. Las plantas fueron elegidas con dos criterios: a) ubicadas en la parte central del cajón, esto con el fin de evitar el efecto de borde, y b) lo suficientemente vigorosas para aumentar la probabilidad de su sobrevivencia hasta el final del experimento. Al momento de la cosecha general se registraron los siguientes datos: altura final total, diámetro a la base del tallo, número de hojas en el eje principal, número y altura de cada rama mayor de 0.5 cm en longitud, longitud de cada rama y ángulo de inserción. Los dos primeros tipos de mediciones se realizaron para todas las plantas cosechadas.

Análisis

El análisis se trabajó con las siguientes variables: altura total (AF), área seccional a la base del tallo (AS), número de ramas de primer orden (NR), coeficiente de forma (AS/AF), valor de Huber (peso de hojas y semillas sobre área seccional = PHS/AS) y coeficiente de asignación de hojas y semillas con respecto a tallos (peso de tallos sobre peso de hojas y semillas = PHS/PTA).

Todas las variables registradas se analizaron utilizando modelos de análisis de la varianza ANDVA.

El caso a analizar corresponde a un diseño incompleto en los niveles de la frecuencia de siembra. Considerando las dificultades implicadas en este diseño, se decidió explorar gráficamente si el comportamiento de las variables con respecto a la densidad cambiaba con la frecuencia de siembra. No se observó ningún patrón claro. Por el contrario, el análisis correspondiente para el efecto de la densidad indicó patrones consistentes en todos los casos considerados. Debido a esto se decidió analizar el efecto de la densidad obviando la frecuencia de siembra. Además con el fin de conocer si el efecto de la densidad es distinto para cada morfo, los análisis de varianza incluyeron dos factores; la densidad y el morfo. Se realizaron comparaciones entre las medias dentro y entre morfos, utilizando pruebas de rangos múltiples.

Resultados

Los análisis de la varianza realizados mostraron que los valores de: área seccional, altura final, cociente de forma, número de ramas, valor de Huber y coeficiente de asignación a hojas y semillas son afectados por la densidad total de individuos, y este

efecto difiere entre los morfos. (Ver cuadros de ANDVA 8,9,10 11 12 y 13, respectivamente). A continuación se describen los patrones en la variación para cada variable de respuesta en ambos morfos.

Para ambos morfos el área seccional y la altura final presentaron una tendencia a la disminución conforme aumenta la densidad (cuadros 3, 9 y figuras 17, 18, respectivamente). En cada densidad, para el caso del huauzontle los valores del área seccional así como de la altura siempre fueron mayores. Estos valores (área seccional y altura) presentaron una disminución más rápida en el huauzontle, tendiendo a converger hacia los los valores de la maleza en altas densidades. En el caso del huauzontle todas las medias difirieron significativamente entre densidades. El cociente entre las variables anteriores (Cociente de forma), también presentó el mismo patrón. Es decir, para ambos morfos disminuye con la densidad, y en el caso del huauzontle sus valores son mayores y disminuyen más rápidamente, tendiendo a convergir hacia densidades altas. (Cuadro 10 y figura 19)

El número de ramas también disminuyó con la densidad para ambos morfos (cuadro 11 y figura 20). El efecto de nuevo parece ser mayor sobre la cultivada. En la densidad más baja (115 ind/m^2) el quelite presentó más de dos veces el número de ramas que el huauzontle (26.5 y 10.6, respectivamente) y en la siguiente densidad (375 ind/m^2) esta relación aumentó a más de cuatro (9.5, 2.1, respectivamente). En ambos casos las medias difieren significativamente. En el caso del huauzontle, a partir de la segunda densidad (375 ind/m^2) el nivel de ramificación no difiere de cero y a partir de la siguiente es nula. En el quelite estas modificaciones ocurren a partir de la tercera densidad

(1535 ind/m²).

Por otra parte, los valores de Huber, así como la relación de asignación (tallos/hojas y semillas) presentaron un comportamiento común (cuadros 12, 13 y figuras 21, 22, respectivamente). Ambos aumentan con la densidad separándose dos grupos homogéneos; a baja densidad (115 ind/m², 375 ind/m²) y alta densidad (1535 ind/m², 2357 ind/m²). Dentro del primer grupo descrito, las medias asociadas a cada densidad no difieren entre los morfos, en tanto que en el segundo los valores correspondientes al huauzontle son más del doble que los del quelite. Para todas las densidades las varianzas asociadas a los valores promedio son mucho mayores en la cultivada que en la maleza.

Discusion

Los valores de Huber encontrados para todas las densidades en ambos morfos se encuentran muy por arriba del rango de valores registrados en cualquier otro grupo de plantas. Los valores máximos para plantas en extrema aridez van de 5.95 a 17.5 (Zimmermann, 1983), en tanto que los aquí reportados son mayores por un orden de magnitud. Es muy probable que estos valores reflejen más bien una pérdida de hojas en los individuos, ya que al momento de la cosecha muchas de estas eran senescentes. Asimismo, es muy probable que los valores del cociente peso de tallo/peso de hojas también reflejen esta situación. En este sentido los patrones de cambio de las variables antes mencionadas sugieren que la pérdida foliar en los individuos aumentó con la densidad.

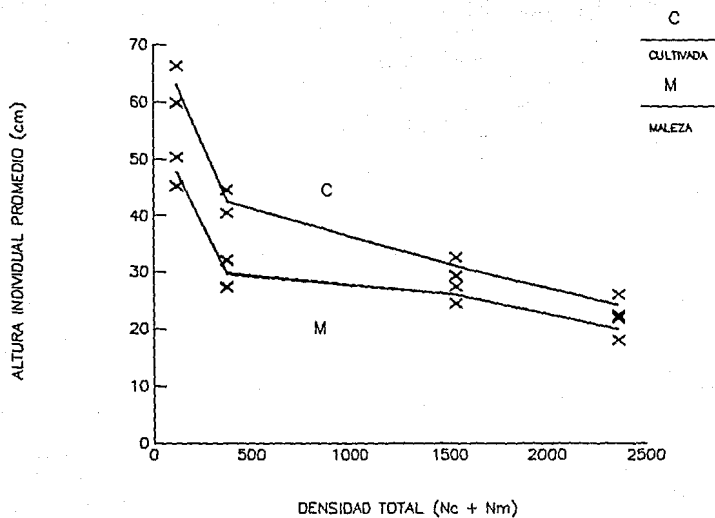


Figura 4 . Altura individual promedio con respecto a la densidad total (Nc + Nm). Se representan los valores promedio centrados en los intervalos de confianza del 95 %

Cuadro 8. Análisis de varianza para el área seccional a la base del tallo, con respecto a la densidad total en mezcla (Nc+Nm) y a el morfo. El caso a) corresponde a la cultivada y el b) a la maleza.

Fuente de variación	suma de cuadrados	gl	cuadrados medios	F	p
Densidad	9697.402	3	3232.467	552	.0001
Morfo	1334.394	1	1334.394	228	.0001
Dens*Morfo	1166.349	3	388.783	66	.0001
Error	16522.435	2826	5.846		

Pruebas de rangos múltiples (Tukey).

Densidad (ind/m ²)	N		Media		Grupos homogéneos	
	C	M	C	M	C	M
115	138	193	9.02	4.66	*	
373	355	233	4.48	1.60	*	*
1535	562	581	1.60	0.92	*	*
2357	422	350	1.01	0.62	*	*

Se considera un grupo homogéneo a una $p > .05$. Las comparaciones dentro de los morfos se leen en columna y entre morfos en renglón. C corresponde a la cultivada y M corresponde a la maleza. N = tamaño de muestra.

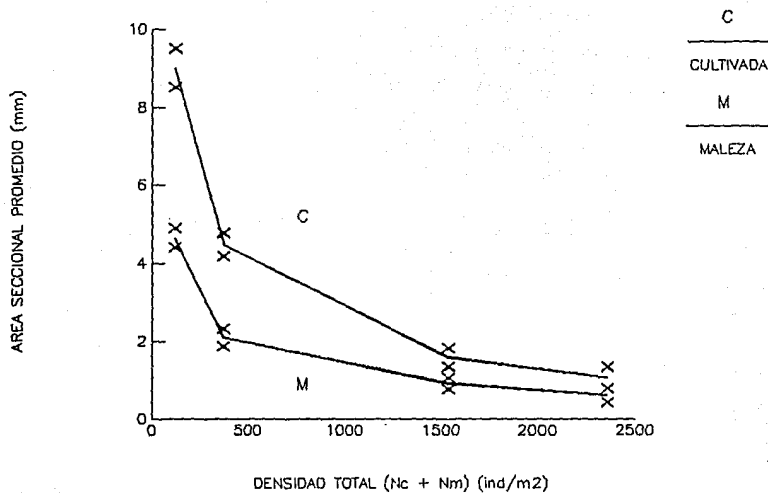


Figura 12. Area seccional individual promedio con respecto a la densidad total ($N_c + N_m$). Se representan los valores centrados en los intervalos de confianza del 95 %

Cuadro 9. Análisis de varianza para la altura final individual con respecto a la densidad total en mezcla (Nc+Nm) y a el morfo. El caso a) corresponde a la cultivada y el b) a la maleza.

Fuente de variación	suma de cuadrados	gl	cuadrados medios	F	p
Densidad	275563.9	3	91854.64	257	.0001
Morfo	39744.11	1	39744.11	111	.0001
Dens*Morfo	12583.73	3	4194.57	11	.0001
Error	1006226.6	2826	356.06		

Pruebas de rangos múltiples (Tukey).

Densidad (ind/m ²)	N		Media		Grupos homogéneos	
	C	M	C	M	C	M
115	138	193	63.1	47.8	*	
373	355	233	42.5	29.7	*	*
1535	562	581	31.0	26.0		*
2357	422	350	24.2	20.0		*

Se considera un grupo homogéneo a una $p > .05$. Las comparaciones dentro de los morfos se leen en columna y entre morfos en renglón. C corresponde a la cultivada y M corresponde a la maleza. N = tamaño de muestra.

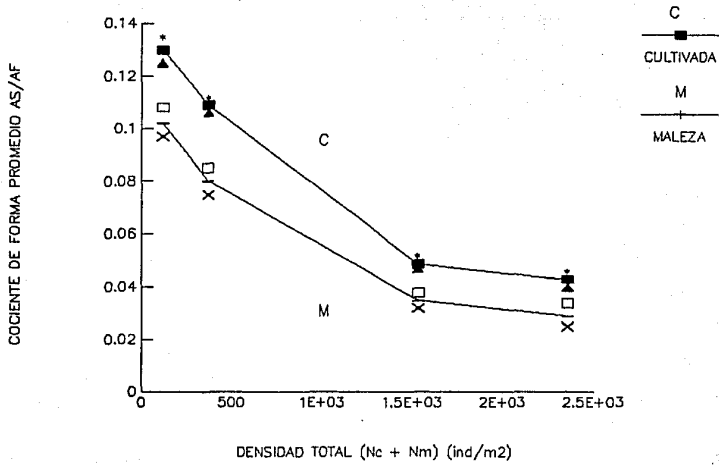


Figura 10. Valores promedio del coeficiente de forma (AS/AF) con respecto a la densidad total ($N_c + N_m$). Se representan los valores promedio centrados en los intervalos de confianza del 95 %

Cuadro 10. Análisis de varianza para el coeficiente de forma (As/Af) con respecto a la densidad total en mezcla (Nc+Nm) y a el morfo. El caso a) corresponde a la cultivada y el b) a la maleza.

Fuente de variacion	suma de cuadrados	gl	cuadrados medios	F	p
Densidad	2.577	3	0.859	667	.0001
Morfo	0.242	1	0.242	187	.0001
Dens*Morfo	0.030	3	0.010	7	.0001
Error	3.639	2826	0.001		

Pruebas de rangos múltiples (Tukey).

Densidad (ind/m ²)	N		Media		Grupos homogéneos	
	C	M	C	M	C	M
115	138	193	.130	.102	*	
373	355	233	.109	.080	*	*
1535	562	581	.049	.035		*
2357	422	350	.043	.029		*

Se considera un grupo homogéneo a una $p > .05$. Las comparaciones dentro de los morfos se leen en columna y entre morfos en renglón. C corresponde a la cultivada y M corresponde a la maleza. N = tamaño de muestra.

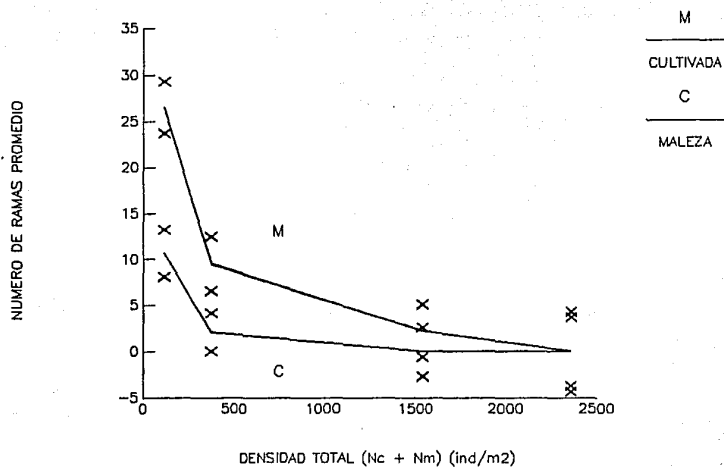


Figura 7. Numero promedio de ramas de primer orden por individuo con respecto a la densidad total ($N_c + N_m$). Se representan los valores promedio centrados en los intervalos de confianza del 95 %

Cuadro 11. Análisis de varianza para el número promedio de ramas de primer orden por individuo, con respecto a la densidad total en mezcla (Nc+Nm) y a el morfo. El caso a) corresponde a la cultivada y el b) a la maleza.

Fuente de variación	suma de cuadrados	gl	cuadrados medios	F	p
Densidad	13450.71	3	4483.57	72	.0001
Morfo	3276.26	1	3276.26	53	.0001
Dens*Morfo	2025.26	3	675.08	11	.0001
Error	14519.54	236	61.52		

Pruebas de rangos múltiples (Tukey).

Densidad (Cind/m ²)	N		Media		Grupos homogéneos	
	C	M	C	M	C	M
115	31	36	10.7	26.5	*	
373	29	35	2.1	9.5	*	*
1535	15	15	0.0	2.3	*	*
2357	49	32	0.0	0.0	*	*

Se considera un grupo homogéneo a una $p > .05$. Las comparaciones dentro de los morfos se leen en columna y entre morfos en renglón. C corresponde a la cultivada y M corresponde a la maleza. N = tamaño de muestra.

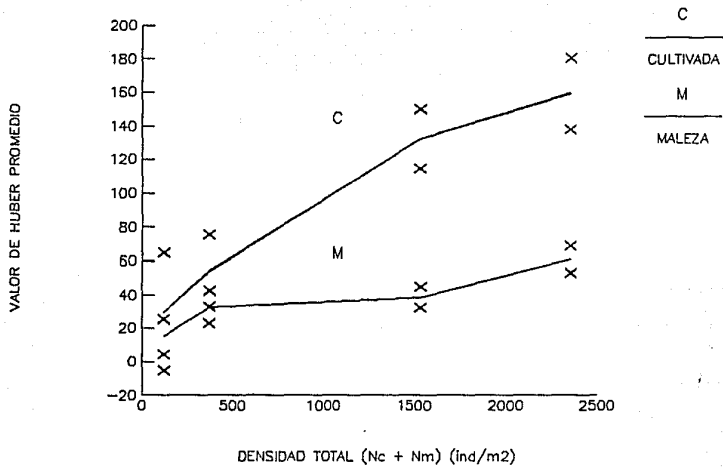


Figura 21. Valores de Huber promedio con respecto a la densidad total ($N_c + N_m$). Se representan los valores promedio centrados en los intervalos de confianza del 95 %

Cuadro 12. Análisis de varianza para los valores de Huber con respecto a la densidad total en mezcla (Nc+Nm) y a el morfo. El caso a) corresponde a la cultivada y el b) a la maleza.

Fuente de variacion	suma de cuadrados	gl	cuadrados medios	F	p
Densidad	2387505	3	795835	33	.0001
Morfo	3026336	1	3026336	128	.0001
Dens*Morfo	817214	3	272404	11	.0001
Error	59101093	2513	23518		

Pruebas de rangos múltiples (Tukey).

Densidad (ind/m ²)	N		Media		Grupos homogéneos	
	C	M	C	M	C	M
115	129	184	29.9	15.2	*	*
373	340	218	54.1	32.6	*	**
1535	479	526	132.6	38.7	*	*
2357	330	315	159.4	61.2	*	*

Se considera un grupo homogéneo a una $p > .05$. Las comparaciones dentro de los morfos se leen en columna y entre morfos en renglón. C corresponde a la cultivada y M corresponde a la maleza. N = tamaño de muestra.

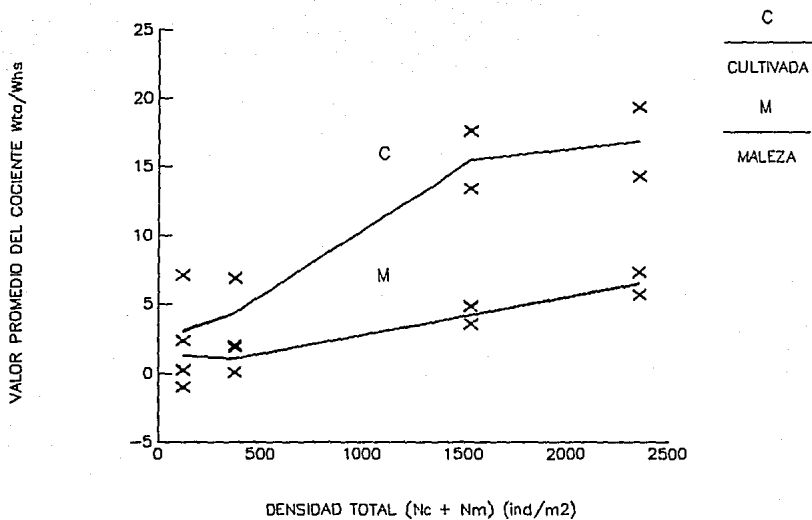


Figura 7. Valores promedio del cociente (peso de tallos/ peso de hojas y semillas, con respecto a la densidad total ($N_c + N_m$)). Se representan los valores promedio centrados en los intervalos de confianza del 95 %

Cuadro 13. Análisis de varianza para el cociente de asignación de hojas y semillas (PTA/PHS) con respecto a la densidad total en mezcla (Nc+Nm) y a el morfo. El caso a) corresponde a la cultivada y el b) a la maleza.

Fuente de variación	suma de cuadrados	gl	cuadrados medios	F	p
Densidad	39314.56	3	13104.85	42	.0001
Morfo	41669.79	1	41669.79	136	.0001
Dens*Morfo	9488.30	3	3162.77	10	.0001
Error	767378.72	2513	305.36		

Pruebas de rangos múltiples (Tukey).

Densidad (ind/m ²)	N		Media		Grupos homogéneos	
	C	M	C	M	C	M
115	129	184	1.29	3.06	*	*
373	340	218	1.06	4.40	*	*
1535	479	526	4.22	15.54	*	
2357	330	315	6.49	16.86	*	*

Se considera un grupo homogéneo a una $p > .05$. Las comparaciones dentro de los morfos se leen en columna y entre morfos en renglón. C corresponde a la cultivada y M corresponde a la maleza. N = tamaño de muestra.

Efectos sobre la forma.

La forma de las plantas estudiadas fué modificada por la densidad en dos maneras. Por un lado, conforme aumenta la densidad los individuos de ambos morfos se ramifican menos reduciéndose finalmente a la presencia de un sólo eje. Por otro lado, este eje principal se torna cada vez más esbelto. Estas modificaciones han sido ámpliamente documentadas para plantaciones de árboles a altas densidades (Putz y Holbrook, 1989). De hecho las prácticas de manejo silvícola incluyen el aclareo como una medida para reducir el efecto de la densidad y permitir el engrosamiento de los troncos. Dado que en condiciones de alta densidad la fuente principal de luz viene en sentido vertical es posible especular que el crecimiento en altura puede ser un factor crítico y priorizable con respecto al crecimiento lateral (ramificación), en una carrera por tener acceso a la energía lumínica. Esta idea ha sido apoyada por la evidencia de que en algunas poblaciones experimentales, conforme aumenta la densidad la desigualdad en las alturas individuales disminuye en tanto que la desigualdad en biomasa aumenta (Trémbath y Harper, 1973, Hutchings y Budd, 1981). Se infiere entonces que tanto para individuos grandes como pequeños, el crecimiento en altura es crítico. Si bien se conoce que la interferencia debida a la cercanía de vecinos afecta el crecimiento de partes (módulos) y por tanto la forma, no se conocen los mecanismos de esta interacción (Harper, 1985). Una propuesta útil para visualizar los cambios en la forma es la propuesta de las zonas de agotamiento de recursos (resource depletion zones ó RDZ² planteada por Harper, 1985). En éstos términos se podría especular que el conjunto de yemas axilares en el eje principal se encuentran

incluidas en el conjunto de (RDZ^o) de los módulos vecinos, lo cual inhibe la ramificación. Dado que la luz directa sólo incide verticalmente, la zonas con mayor disponibilidad del recurso (menos disminuidas) corresponderan a las partes apicales, favoreciendo su crecimiento. Cabe mencionar que se ha evidenciado la función de fitocromos presentes en las yemas como sensores del ambiente lumínico local, y que pueden estar relacionadas con el disparo del crecimiento (Briggs e Iino, 1983). Por tanto la integración de la forma de las plantas puede ser producto tanto del crecimiento demográfico de partes en respuesta pasiva a la disponibilidad de recursos, o bien puede reflejar la percepción de la calidad local del ambiente por parte de la planta. Independientemente del mecanismo implicado, al parecer la sensibilidad de los individuos del huauzontle al ambiente provocado por la densidad fué mayor que la del quelite. Esto se especula debido a que la disminución del número de ramas conforme aumenta la densidad fué más fuerte en el caso del huauzontle. Como consecuencia la densidad a la cual no hay ramificación es menor para este morfo.

Algunas características de la forma de ocupación del espacio y su relación con la habilidad competitiva.

A partir de los resultados obtenidos al tiempo de la cosecha es posible caracterizar burdamente la forma en que los morfos ocupan el espacio aéreo. Ya que los individuos del huauzontle son más altos y tienen una mayor relación área seccional/altura, se infiere que los primeros pueden disponer estructuras fotosintéticas a mayor altura y con un mayor soporte y/o conducción para las mismas. Además dado que el número y longitud de las ramas es menor en el caso del huauzontle, es posible esquematizar que los individuos de

huauzontle ocupan el espacio como un cilindro de estructuras fotosintéticas soportadas por un sólo eje "robusto". Por otro lado, los individuos de la maleza proyectan sus hojas sobre una mayor área aunque de manera más laxa y soportadas por múltiples ejes que conforman individuos con menor biomasa. Al aumentar la densidad estas formas van convergiendo a una forma cada vez más cilíndrica con biomásas cada vez más similares. Aunque los individuos del huauzontle siguen siendo cilindros más altos y más robustos que los de la maleza, estas diferencias también disminuyen.

Un resultado interesante es que las diferencias en forma mencionadas anteriormente no implican diferencias en la habilidad competitiva de cada morfo. Esto sugiere que si bien la forma de las plantas tiene relación directa con la adquisición de los recursos, sus efectos sobre la capacidad que un individuo tiene para disminuir los recursos de sus vecinos puede implicar una relación no sencilla.

Dado que a bajas densidades los individuos del huauzontle alcanzan tanto una mayor altura como mayor biomasa, se puede esperar que si ocupan los mismos recursos que los individuos del quelite, los primeros sean competidores más hábiles que los segundos. Sin embargo los modelos de rendimiento no indican esto. En cambio se sugiere una equivalencia competitiva. Al parecer este problema plantea más preguntas nuevas que las que resuelve, ya que la equivalencia encontrada puede deberse a la interacción de muchos factores. Sin embargo, vale la pena comentar algunos de estos.

Un primer aspecto es que probablemente la alta variación provocada entre los lotes debido a problemas experimentales oscurezca las diferencias en los efectos competitivos. Esto puede

ser relevante si se toma en cuenta que los valores absolutos de las diferencias en altura y biomasa se reducen a altas densidades.

Por otra parte es importante tomar en cuenta que el tamaño no siempre tiene consecuencias inmediatas sobre la habilidad competitiva (Connolly, 1986). La relación entre el tamaño de un individuo y la disminución en la disponibilidad de recursos que este provoca a su competidor depende del grado en que los recursos a consumir sean los mismos y además sean consumidos de la misma forma. Como ya se ha discutido en el capítulo anterior en el caso de la biomasa, la variable importante puede ser la similitud en la proporciones de recursos minerales demandados y consumidos por cada planta.

Sería necesario entonces diseñar un experimento en donde la acumulación de los recursos minerales en las plantas sea monitoreada, utilizando réplicas para cosecha, análisis morfométrico y análisis de minerales. Estos estudios ofrecerían entonces la posibilidad de una explicación mecanicista de los patrones encontrados.

REFERENCIAS

REFERENCIAS

- Antonovics, J. and Fowler, N. L. 1980. Analysis of frequency and density effects on growth in mixtures of *Salvia splendens* and *Linum grandiflorum* using hexagonal fan designs. *Journal of Ecology* 73: 219-234.
- Antonovics, J. and Levin, D. A. 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 411-452.
- Bazzaz, F. A., Carlson, R. W. and Harper, J. L. 1979. Contribution to reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits. *Nature* 279: 554-555.
- Bazzaz, F. A., Carlson, R. W. and Harper, J. L. 1979. Contribution to reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits. *Nature* 279: 554-555.
- Begon, M., Harper, J. L. and Townsend, C. R. 1986. *Ecology*. Sinauer Pub., London.
- Bell, A. D., Roberts, D. and Smith, A. 1979. Branching patterns: Simulation of plant architecture. *Journal of Theoretical Biology* 81: 351-375.
- Bellows, T. S. 1981. The descriptive properties of some models for density dependence. *Journal of Animal Ecology* 50: 139-156.
- Bleasdale, J. K. A. 1966. The effects of plants spacing on the yield of bulb onions (*Allium cepa* L.) grown from seed. *Journal of Horticultural Science* 41: 145-153.
- Bleasdale, J. K. A. 1967. The relationship between the weight of a plant part and total weight as affected by plant density. *Journal of Horticultural Science* 42: 51-58.
- Bleasdale, J. K. A. and Nelder, J. A. 1960. Plant population and yield. *Nature* 188: 342.
- Borchert, R. and Tomlinson, P. B. 1984. Architecture and crown geometry in *Tabebuia rosea* (Bignoniaceae). *American Journal of Botany* 71: 958-969.
- Briggs, W. R. and Iino, M. 1983. Blue-light absorbing photoreceptors in plants. *Philosophical Transactions of Royal Society. B* 303: 347-359.
- Bye, R. A. 1981. Quilites-ethnoecology of edible greens-past, present, and future. *Journal of Ethnobiology* 1: 109-123.

- Connolly, J. 1986a. On difficulties with replacement-series methodology in mixture experiments. *Journal of Applied Ecology* 23: 123-137.
- Connolly, J. 1987. On the use of response models in mixture experiments. *Oecologia* 72: 95-103.
- Connolly, J. 1988. What is wrong with replacement series?. *Trends in Evolutionary Ecology* 3: 24-26.
- Connolly, J. and Nolan, T. 1976. Design and analysis of mixed grazing experiments. *Animal Production* 23: 63-71.
- Connolly, J. 1986b. En prensa a. Importance and measurement of mixture effects in grazing systems.
- Connolly, J. and Menchaca, L. B. 1987 En prensa b. Measuring Crowding in multispecies mixtures.
- Connolly, J. and Menchaca, L. B. 1987 En prensa c. Resource capture in mixtures of *Lolium perenne* and *Trifolium repens*.
- Connolly, J., Wayne, P. and Murray, R. 1988. En prensa d. Dynamic interactions in mixtures of *Stellaria media* and *Poa annua*. I.
- Cousens, R., Peters, N. C. B. and Marshall, C. J. 1984. Models of yields loss -weed density relationships. *Proceedings of the 7th International Symposium on Weed Biology. Ecology and Systematics*. 367-374.
- Cousens, R., Firbank, L. G., Mortimer, A. M. and Smith, R. G. R. 1988. Variability in the relationship between crop yield and weed density for winter wheat and *Bromus sterilis*. *Journal of Applied Ecology* 25: 1033-1044.
- Firbank, L. G. and Watkinson, A. R. 1985. On the analysis of competition within two-species mixtures of plants. *Journal of Applied Ecology* 22: 503-517.
- Firbank, L. G. and Watkinson, A. R. 1986. Modelling the population dynamics of an arable weed and its effects upon crop yield. *Journal of Applied Ecology* 23: 147-159.
- Fisher, J. B. and Honda, H. 1977. Computer simulation of branching pattern and geometry in *Terminalia* (Combretaceae), a tropical tree. *Botanical Gazette* 138: 377-384.
- Fisher, J. B. and Honda, H. 1979 a. Branch geometry and effective leaf area: A study of *Terminalia*-branching

- pattern. I. Theoretical trees. *American Journal of Botany* 66: 633-644.
- Fisher, J. B. and Honda. H. 1979 b. Branch geometry and effective leaf area: A study of *Terminalia*-branching pattern. II. Survey of real trees. *American Journal of Botany* 66: 645-655.
- Franco, M. 1986. The influence of neighbours on the growth of modular organisms with an example from trees. In *The growth and form of modular organisms*. Harper, J. L., Rosen, B. R. and White, J. (eds.). *Philosophical Transactions of a Royal Society of London. Series B*, 313 (1159) pp 1-250.
- Franco, M and Harper, J. L. (1990). En Prensa. Biological similarity in an annual tree.
- Fone, A. L. 1989. Competition in mixtures of the annual *Hypochoeris glabra* and perennial *H. radicata*. *Journal of Ecology* 77: 484-494.
- Goldberg, D. E. and Fleetwood, L. 1987. Competitive effect and response in four annual plants. *Journal of Ecology* 75: 1131-1143.
- Gorham, E. 1979. Shoot height, weight and standing crop in relation to density of monospecific plant stands. *Nature* 279: 148-150.
- Hallé, F., Oldeman, R.A. and Tomlinson, P. B. 1978. *Tropical trees and forests: On architectural analysis*. Springer-Verlag, Berlin.
- Haizel, K. A. and Harper, J. L. 1973. The effects of density and the timing of removal on interference between barley white mustard and wild oats. *Journal of Applied Ecology* 10: 23-31.
- Hakansson, S., 1983. competition and production in short lived crop weed stands density effects. Report 127, Swedish University of Agricultural sciences, Uppsala, Sweden.
- Hall, R. L. 1974 a. Analysis of the nature of interference between plants of different species. I. Concepts and extension of the de Wit analysis to examine effects. *Australian Journal of Agricultural Research* 25: 739-747.
- Harlan, J. R. 1965. The possible role of weed races in the evolution of cultivated plants. *Euphytica* 14: 173-176.

- Harper, J. L. 1967. A darwinian approach to plant ecology. *Journal of Ecology* 55 (2): 247-270.
- Harper, J. L. 1977. The population biology of plants. Academic Press London.
- Harper, J. L. 1985. Modules, branches and the capture of resources. En *The population biology and evolution of clonal organisms*. Jackson, J. B., Buss, L. W. and Cook, R. (eds.). Yale University Press.
- Harper, J. L., Rosen, B. R. and White, J. (eds.). 1986. *The Growth and Form of Modular Organisms*. *Philosophical Transactions of Royal Society of London*. series B, 313 (1159):1-250.
- Hill, J. and Shimamoto, Y. 1973 a. Methods of analysing competition with special reference to herbage plants. I. Establishment. *Journal of Agricultural Science* 81: 77-89.
- Hassell, M. P. 1975. Density dependence in single-species populations. *Journal of Animal Ecology* 44: 293-295.
- Hassell, M. P. and Comins, H. N. 1976. Discrete finite models of two species competition. *Theoretical Population Biology* 9: 202-221.
- Hassell, M. P., Lawton, J. H. and May, R. M. 1976. Patterns of dynamical behaviour in single-species populations. *Journal of Animal Ecology* 11: 186-210.
- Hozumi, K. and Ueno, Y. 1954. Spacing experiment on the growth of root vegetables. *Mem. Coll. Agr. Kyoto, University*. 70:1-20.
- Hunt, R. 1978. Demography versus plant growth analysis. *New Phytologist* 80: 269-272.
- Hutchings, M. J. and Budd, C. S. J. 1981. Plant selfthinning and leaf area dynamics in experimental and natural monocultures. *Oikos* 36: 319-325.
- Jolliffe, P. A., Minjas, A. N. and Runeckles, V. C. 1984. A reinterpretation of yield relationships in replacement series experiments. *Journal of Applied Ecology* 21: 227-243.
- Jones, M. 1985. Modular demography and form in silver birch. En *Studies on plant demography: a festschrift for John L. Harper*. White, J. (ed.). Academic Press London.
- King, D. and Roughgarden, J. 1982. Graded allocation between

- vegetative and reproductive growth for annual plants in growing seasons of random length. *Theoretical Population Biology* 22: 1-16.
- King, D. and Roughgarden, J. 1983. Energy allocation patterns of the California grassland annuals *Plantago erecta* and *Clarkia rubicunda*. *Ecology* 64: 16-24.
- Khatamian, H. and Hilton, R. J. 1977. The relationship between shoot growth and areas of trunk cross-section in several wood plant species. *Horticultural Science* 12: 255-257.
- Kira, T., Ogawa, H. and Sakazaki, N. 1953. Intraspecific competition among higher plants. I. Competition -yield-density interrelationship in regulary dispersed populations. *Journal of the Insitute of Polytechnics, Osaka 4 D*: 1-14.
- Küppers, M. 1985. Carbon relations an competition between woody species in a Central European hedgerow. IV. Growth form and partitioning. *Oecologia* 66: 343-352.
- Law, R. and Watkinson, A. R. 1987. Response -surface analysis of two-species competition: An experiment on *Phleum arenarium* and *Vulpia fasciculata*. *Journal of Ecology* 75: 871-886.
- Long, J. N. and Smith, F. W. 1984. Relation between size and density in developing stands: A description and possible mechanisms. *Forest Ecology Management* 7: 191-206.
- Maynard-Smith, J. and Slatkin, M. 1973. The stability of predator prey systems. *Ecology* 54: 384-391.
- McGilchrist, C. 1967. Analysis of plant competition experiments for different ratios of species. *Biometrika* 54: 471-477.
- McGilchrist, C. and Trenbath, B. 1971. A revised analysis of plant competition experiments. *Biometrics* 27: 659-671.
- McMahon, T. A. 1973. Size and shape in biology. *Science* 179: 1201-1204.
- Mead, R. 1967. A mathematical model for the estimation of interplant competition. *Biometrics* 23: 189-205.
- Mead, R. 1970. Plant density and crop yield. *Applied Statistics* 19: 64-81.
- Mead, R. 1979. Competition experiments. *Biometrics* 35: 41-54.
- Mead, R. and Pike, D. J. 1975. A review of response surface methodology from a biometric viewpoint. *Biometrics* 31:

- Mead, R. and Curnow, R. N. 1983. *Statistical Methods in Agriculture and Experimental Biology*. Chapman and Hall, London.
- Neider, J. A. 1966. Inverse polynomials. a useful group of multifactor response functions. *Biometrics* 22: 123-141.
- Nicholson, A. J. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology* 2: 9-65.
- Paltridge, G. W. and Denholm, J. V. 1974. Plant yield and the switch from vegetative to reproductive growth. *Journal of Theoretical Biology* 44: 23-34.
- Richards, O. W. and Kavanagh, A. J. 1945. The analysis of growing form. En *Essays on Growth and Form*. (Eds. Le Gros Clark, W. E. and Medawar, P. B.), pp 188-230. Oxford: University Press, Oxford.
- Shinozaki, K. and Kira, T. 1956. Intraspecific competition among higher plants. VII. Logistic theory of the C-D effect. *Journal of the Institute of Polytechnics, Osaka* 7 D: 35-72.
- Silander, J. A., Pacala, S. W. 1985. Neighborhood predictors of plant performance. *Oecologia (Berlin)* 66: 256-263.
- Silvertown, J. W. 1982. *Introduction to plant population ecology*. Longman, London.
- Snell, T. W. and Burch, D. G. 1975. The effects of density on resource partitioning in *Chamaesyce hirta* (Euphorbiaceae). *Ecology* 56: 742-746.
- Spitters, C. J. T. 1983 a. An alternative approach to the analysis of mixed cropping experiments. I. Estimation of competition effects. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 31: 1-11.
- Spitters, C. J. T. 1983 b. An alternative approach to the analysis of mixed cropping experiments. II. Marketable yield. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 31: 143-155.
- Suehiro, K. and Ogawa, H. 1980. Competition between two annual herbs. *Atriplex gmelini* C.A. Mey and *Chenopodium album* L. in mixed cultures irrigated with seawater of various concentrations. *Oecologia (Berlin)* 45: 167-177.
- Tamm, C. O. 1956. Further observations on the survival and

- flowering of some perennial herbs. *Oikos* 7: 274-292.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton New Jersey.
- Trenbath, B. R. and Harper, J. L. 1973. Neighbour effects in the genus *Avena*. I. Comparison of crop species. *Journal of Applied Ecology* 10: 379-400
- Van den Berg, J. P. 1968. An analysis of yields of grasses in mixed and pure stands. *Verslag Landbouwkundige Onderzoekingen* 714: 1-71.
- Watkinson, A. R. 1980. Density-dependence in single-species populations of plants. *Journal of Theoretical Biology* 83:345-357.
- Watkinson, A. R. 1981. Interference in pure and mixed populations of *Agrostemma githago*. *Journal of Applied Ecology* 18: 967-976.
- Watkinson, A. R. 1982. Factors affecting the density response of *Vulpia fasciculata*. *Journal of Ecology* 70: 149-161.
- Watkinson, A. R. 1984. Yield-density relationships. The influence of resource availability on growth and selfthinning in populations of *Vulpia fasciculata*. *Annals of Botany* 53: 469-482.
- Watkinson, A. R. 1985. Plant responses to crowding. In *Studies on Plant Demography: A Festschrift for John L. Harper*. (Ed. White, J.), pp. 275-289. London: Academic Press.
- White, J. 1979. The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 109-145.
- Wilson, H. D. and Heiser, C. B., Jr. 1979. The origin and evolutionary relationships of "Huauzontle" (*Chenopodium nuttalliae* Safford.), domesticated chenopod of Mexico. *American Journal of Botany* 66: 198-206.
- Wit, C. T. de. 1960. On competition. *Verslag Landbouwkundige Onderzoekingen* 66: 1-82.
- Wit, C. T. de, and Van Den Bergh, J. P. 1965. Competition between herbage plants. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 13: 212-221.
- Wit, C. T. de., Tow, P. G. and Ennix, G. C. 1966. Competition Between Legumes and Grasses. *Agricultural Research Reports* 687. Centre for Agricultural Publications and Documentation. Wageningen, Netherlands.

Wright, A. J. 1981. The analysis for yield-density relationships in binary mixtures using inverse polynomials. *Journal of Agricultural Science* 96: 561-567.

Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H. and Hozumi, K. 1963. Self-thinning in over-crowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Institute of Polytechnics, Osaka* 14: 107-129.

APENDICE 1

Suposiciones.

- a) Las especies competidoras utilizan los mismos recursos.
- b) Los recursos son limitados.
- c) La fracción de los recursos utilizada por cada especie es proporcional a la biomasa producida en mezcla con respecto a la biomasa producida en monocultivo.

Bajo estas suposiciones, el modelo predice las siguientes consecuencias:

Si se cumple a y b, la cantidad de espacio ocupado por cada especie afecta el rendimiento y la adecuación de la otra. La especie que acapare una mayor proporción de los recursos tendrá un efecto negativo mayor sobre la otra y el efecto de esta última sobre la primera será el recíproco.

Sea $A = 1$ el espacio o recurso total disponible. En cualquier situación de mezcla la fracción del espacio ocupado por cada especie será:

$$R_1 = b_1 N_1 (b_1 N_1 + b_2 N_2)^{-1} \quad (1)$$

$$R_2 = b_2 N_2 (b_1 N_1 + b_2 N_2)^{-1} \quad (2)$$

Donde; N_1, N_2 = número de individuos de las especies 1 y 2 respectivamente, b_1, b_2 = fracción del espacio total disponible utilizado por un individuo promedio de las especies 1 y 2, respectivamente.

Se asume además, que en monocultivo cada especie ocupa todo el recurso y, que el rendimiento en mezcla depende de manera directa de la fracción del espacio ocupado. Así las ecuaciones para el rendimiento serán:

$$W_1 = R_1 W_{10} \quad (3)$$

$$W_2 = R_2 W_{20} \quad (4)$$

W_1, W_2 = rendimiento por unidad de área de la especie 1 y 2 en mezcla, respectivamente; W_{10}, W_{20} = rendimiento por unidad de área de la especie 1 y 2 en monocultivo.

El efecto competitivo (Capiñamiento sensu de Wit) de una especie sobre la otra estará dado por los cocientes: $b_1/b_2 = k_{21}$ (coeficiente de competencia de la sp1 sobre la sp2) y $b_2/b_1 = k_{12}$ (coeficiente de competencia de la sp2 sobre la sp1). Los cuales expresan factores de equivalencia competitiva per cápita. Así por ejemplo, para la especie 2 cada individuo de la especie ocupará o disminuirá la misma cantidad de recursos que k_{21} individuos de la especie 1. Además dado que ambas especies ocupan los mismos recursos, se tiene que el efecto de la sp1 sobre la sp2 es el recíproco del coeficiente de la sp2 sobre la sp1; $k_{21} = k_{12}^{-1}$.

Rearreglando las ecuaciones (1), (2), (3) y (4) para introducir estos parámetros tenemos:

multiplicando (3) por b_2^{-1}/b_2^{-1}

$$W_1 = (b_1/b_2) N_1 W_{10} / (b_1/b_2) N_1 + N_2$$

sustituyendo por k_{21} ;

$$W_1 = k_{21} N_1 W_{10} / k_{21} N_1 + N_2 \quad (5)$$

multiplicando por $(N_1 + N_2)^{-1} / (N_1 + N_2)^{-1}$;

$$W_1 = k_{21} (N_1/N_1 + N_2) W_{10} / k_{21} (N_1/N_1 + N_2) + (N_2/N_1 + N_2)$$

sustituyendo $p_1 = N_1/N_1 + N_2$ y $p_2 = N_2/N_1 + N_2$ se tiene que el rendimiento para la especie 1 será;

$$W_1 = k_{21} p_1 W_{10} / k_{21} p_1 + p_2 \quad (6)$$

y para la especie 2 será;

$$W_2 = k_{12} p_2 W_{20} / k_{12} p_2 + p_1 \quad \text{ó} \quad W_2 = p_2 W_{20} / k_{21} p_1 + p_2 \quad (7)$$

En las ecuaciones 6 y 7 podemos observar que el rendimiento en

mezcla depende del coeficiente de apilamiento relativo (k_{ij}), la frecuencia de siembra p_i y del rendimiento alcanzado en monocultivo W_{i0} . El comportamiento de estas curvas es típicamente representado en gráficas del rendimiento por unidad de área de cada especie (W_i) contra la frecuencia de siembra llamadas diagramas de reemplazo (ver figura 9). Para el caso particular de la situación de igualdad de efectos competitivos ($H_0: b_1=b_2; k_{21}=k_{12}=1$), tenemos que;

$$W_1 = p_1 W_{10} / p_1 + p_2$$

y dado que $p_1 + p_2 = 1$, entonces el rendimiento para cada especie será;

$$W_1 = p_1 W_{10} \quad (8)$$

$$W_2 = p_2 W_{20} \quad (9)$$

Es decir, el rendimiento de cada especie será proporcional a su frecuencia en la mezcla. Las líneas definidas por (8) y (9), son llamadas líneas del rendimiento esperado.

A partir de las ecuaciones (6) y (7), es posible obtener expresiones que representen los coeficientes k_{21} y k_{12} para poderlos estimarlos:

sustituyendo $p_2 = 1 - p_1$ en (6) tenemos;

$$W_1 = k_{21} p_1 W_{10} / (k_{21} - 1)p_1 + 1$$

y rearrreglando;

$$W_1 [(k_{21} - 1)p_1 + 1] = k_{21} p_1 W_{10} \quad ; \quad W_1 k_{21} p_1 - W_1 p_1 + W_1 = k_{21} p_1 W_{10}$$

$$W_1 - W_1 p_1 = k_{21} p_1 W_{10} - W_1 k_{21} p_1 \quad ; \quad W_1 (1 - p_1) = k_{21} (p_1 W_{10} - W_1 p_1)$$

Entonces se tiene que los coeficientes de competencia serán:

$$k_{21} = W_1 (1 - p_1) / p_1 (W_{10} - W_1) \quad (10)$$

$$k_{12} = W_2 (1 - p_2) / p_2 (W_{20} - W_2) \quad (11)$$

De Wit propone que k_{21} y k_{12} son constantes y un método de estimación de estos consiste en el ajuste de un modelo lineal de la

siguiente reparametrización:

$$W_1 = QW_{10} \text{ donde } Q = k_{21} p_1 / k_{21} p_1 + p_2$$

Y en donde el criterio de elección de k_{21} es aquel que permita el mejor ajuste.

Tasas y diagramas de sustitución.

Considerando el rendimiento de cada especie en términos del número de semillas producidas, de Wit extendió el modelo antes propuesto al efecto competitivo interespecifico sobre la adecuación promedio de los individuos de cada especie. Para esto, definió las tasas de reproducción relativas para cada especie como el cociente de las semillas producidas por las especies en mezcla (interacción) y la cantidad inicial de semillas sembradas (N_i):

$$C_1 = W_1 N_1^{-1} \quad (12) \quad \text{y} \quad C_2 = W_2 N_2^{-1} \quad (13)$$

Utilizando las expresiones para W_1 y W_2 expuestas en (6) y (7) tenemos:

$$C_1 = k_{21} W_{10} / k_{21} N_1 + N_2 \quad (14)$$

$$C_2 = W_{20} / k_{21} N_1 + N_2 \quad (15)$$

Donde dados valores de k_{21} y k_{12} constantes, ambas tasas cambiarán con la frecuencia. Bajo esta situación, una medida de la tasa reproductiva relativa de una especie sobre la otra estará dada por:

$$\alpha_{21} = C_1 C_2^{-1}$$

y sustituyendo por (14) y (15) tenemos;

$$\alpha_{21} = k_{21} W_{10} W_{20}^{-1} \quad (16)$$

$$\alpha_{12} = k_{21} W_{20} W_{10}^{-1} \quad (17)$$

donde si k_{21} y k_{12} son constantes, α_{21} y α_{12} también lo son.

Partiendo de las ecuaciones (12) y (13) es posible concluir que la proporción de individuos de una especie con respecto a la otra después de la interacción, será igual a la proporción inicial por

la tasa de reproducción relativa;

$$W_1/W_2 = \alpha_{21} N_1/N_2 \quad (18)$$

Suponiendo que las poblaciones resultantes con proporciones (W_1/W_2) volvieran a interactuar en las mismas condiciones y con los mismos parámetros que en el evento anterior, se tendría que las proporciones resultantes serían:

$(W_1/W_2)_2 = \alpha_{21}^2 N_1/N_2$ y para un tiempo en donde han ocurrido n generaciones;

$$(W_1/W_2)_n = \alpha_{21}^n N_1/N_2 \quad (19)$$

Así, es posible predecir, si todos los parámetros y condiciones se mantienen constantes, cuántas generaciones serán necesarias para que ocurra un cambio desde una frecuencia dada hasta otra. Usualmente, el modelo de de Wit se ha expresado con relaciones lineales, utilizando una escala logarítmica como es el caso siguiente;

$$\log (W_1/W_2)_n = n \log(\alpha_{21}) + \log(N_1/N_2) \quad (20)$$

A continuación se exponen brevemente los resultados más generales de los modelos de sustitución propuestos por de Wit.

El caso $\alpha_{21} = 1$ representa la hipótesis nula (H_0), cuando las proporciones se mantienen constantes en el tiempo. Si $\alpha_{21} > 1$ la sp_1 desplaza eventualmente a la sp_2 , en tanto que si $\alpha_{21} < 1$ ocurre lo contrario. Son posibles también situaciones en las que α_{21} no sea constante (cambie con la frecuencia) y, por tanto, que las situaciones anteriores solo ocurran localmente. Dado que en el modelo se asumen los coeficientes de competencia como constantes, los cambios en las tasas de sustitución (α_{21}) dependerán necesariamente de otros factores. De hecho estos cambios solo son posibles cuando se cumple que $k_{21} * k_{12}^{-1} \neq 1$, es decir, cuando las

especies no compiten por los mismos recursos. Cuando $k_{21} * k_{12}^{-1} > 1$ cada especie compite más consigo misma que con la contraria ya que con esta comparte menos recursos comunes. Por tanto después de la interacción, la proporción relativa de cada especie aumentará conforme la frecuencia inicial de la contraria sea mayor (figura). Esto conlleva a un punto o frecuencia de coexistencia estable. Si $k_{21} * k_{12}^{-1} < 1$ ambas especies competirán más con la contraria que consigo mismas, por tanto, después de la interacción, la proporción relativa de cada especie disminuirá conforme la frecuencia inicial de la contraria sea mayor. La dinámica resultante tiene un punto de equilibrio de coexistencia inestable, fuera del cual una u otra especie tenderá a aumentar, desplazando a la contraria, dependiendo de la abundancia relativa inicial (figura).