

22
2E

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

Homeostasis
en
Frijol Común

Tesis que presenta como requisito
parcial para obtener el titulo de
B I O L O G O

José Marcelo Sánchez López

Escuela Nacional de Estudios Profesionales

* Z a r a g o z a *

1987



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.

CONTENIDO

	Página
Indice de Cuadros	vii
Indice de Figuras	viii
Indice de Gráficas	ix
Resumen	xi
Introducción	1
Marco Teórico	
I. Evolución Natural	4
A. Origen de la Variabilidad	5
a. Mutación	5
b. Recombinación	6
c. Flujo Genético	7
d. Deriva Genética	7
B. Selección Natural	8
a. Selección Estabilizadora	9
b. Selección Direccional	10
c. Selección Disruptiva	10
C. Adaptación	11
a. Plasticidad	14
b. Homeostasis	16
b.1 - Homeostasis Genética	17
b.2 - Homeostasis Fisiológica	18

b.3 - Canalización y Aptitud	20
b.4 - Homeostasis Poblacional y de Ecosistemas	21
II. Domesticación	24
III. Frijol Común	
a. Morfología General	28
b. Domesticación de <u>Phaseolus vulgaris</u>	30
Definición e Importancia del Trabajo	35
Objetivo e Hipótesis	38
Metodología	
1. Colecta	39
2. Material Biológico	40
3. Establecimiento del Experimento	
a. Ubicación	41
b. Diseño y Factores Experimentales	41
c. Parcelas Experimentales	43
d. Variables	45
e. Constantes	45
4. Análisis Estadístico	46
5. Prácticas de Cultivo	46
Resultados y Discusión	50
I. Población de Arvenses: Evaluación de Competencia	50
A. Muestreos	
a. Primer Muestreo	51
b. Segundo Muestreo	52
c. Tercer Muestreo	56
d. Cuarto Muestreo	58

B. Composición Florística	59
II. Respuesta del Frijol	61
a. Fenología	
a.1 - Inicio de la Guía	65
a.2 - Primordios Florales	67
a.3 - Inicio de Floración	70
a.4 - Llenado de las Semillas	73
a.5 - Madurez Fisiológica	76
b. Competencia	
b.1 - Primer Muestreo	83
b.2 - Segundo Muestreo	87
b.3 - Tercer Muestreo	90
c. Término de la Competencia	
c.1 - Organos Vegetativos	97
c.2 - Organos Reproductivos	98
d. Cosecha	
d.1 - Sobrevivencia	100
d.2 - Organos Vegetativos	
d.2.1 - Número de nudos y ramas	102
d.2.2 - Peso de ramas	108
d.3 - Organos Reproductivos	
d.3.1 - Número de infrutescencias y vainas	111
d.3.2 - Peso de vainas	117
d.3.3 - Número de semillas por vaina	121
d.3.4 - Producción de semilla	124
d.3.5 - Tamaño de la semilla	130

Discusión General

1. Fenología	134
2. Competencia	136
3. Cosecha	
a. Sobrevivencia	137
b. Organos Vegetativos y Reproductivos	140
Conclusiones y Recomendaciones	151
Bibliografía	155
Apéndice	164

Indice de Cuadros

Cuadro		pág.
1	Tratamientos experimentales	43
2	Arvenses: parámetros poblacionales; 1 ^{er} muestreo .	53
3	Arvenses: parámetros poblacionales; 2 ^o muestreo ..	55
4	Arvenses: parámetros poblacionales; 3 ^{er} muestreo .	57
5	Arvenses: parámetros poblacionales; 4 ^o muestreo ..	59
6	Número promedio de días al inicio de la guía	66
7	Número promedio de días a formación de primordios florales	68
8	Número promedio de días al inicio de floración ...	73
9	Número promedio de días al llenado de las semillas	74
10	Número promedio de días a madurez fisiológica	78
11	Sobrevivencia al momento de la cosecha	101
12	Cosecha: número promedio de nudos/planta	105
13	Cosecha: número promedio de ramas/planta	106
14	Cosecha: peso promedio de ramas/planta	110
15	Cosecha: número de infrutescencias/planta	113
16	Cosecha: número promedio de vainas/planta	114
17	Cosecha: peso promedio de vainas/planta	118
18	Cosecha: número promedio de semillas/vaina	123
19	Cosecha: peso promedio de semilla/planta	127
20	Cosecha: peso promedio de semilla/población	128
21	Cosecha: peso promedio por semilla	131

Indice de Cuadros (termina)

Cuadro		pág.
A - 1	Término de la Competencia: número de nudos/planta.	180
A - 2	Término de la Competencia: número de ramas/planta.	181
A - 3	Término de la Competencia: número de hojas/planta.	182
A - 4	Término de la Competencia: número de racimos en flor o botón/planta	183
A - 5	Término de la Competencia: número de infrutescencias/planta	184

Indice de Figuras

figura		pág.
1	Morfología del frijol común	31
2	Distribución de tratamientos, repeticiones y material biológico	44
3	Ataque de <u>Cuscuta</u> sp.	52

Indice de Gráficas

gráfica	pág.
1 Diferencia máxima en el número de días al inicio de la guía	65
2 Diferencia en el promedio de días a formación de primordios florales	69
3 Diferencia en el promedio de días a floración	72
4 Diferencia en el promedio de días al llenado de las semillas	75
5 Diferencia en el promedio de días a madurez fisiológica	80
6 Competencia: altura del dosel y altura máxima del frijol; primer registro	85
7 Competencia: altura del dosel y altura máxima del frijol; segundo registro	88
8 Competencia: altura del dosel y altura máxima del frijol; tercer registro	91
9 Diferencia de altura arvense-frijol	94
10 Competencia: longitud de las guías externas al dosel	95
A - 1 Arvenses: Abundancia promedio por tratamiento y muestreo	166
A - 2 Arvenses: Biomasa promedio por tratamiento y muestreo	167

Indice de Gráficas (termina)

gráfica		pág.
A - 3	Arvenses: Número promedio de estratos	168
A - 4	Arvenses: Altura promedio del estrato de mayor importancia	168
A - 5	Arvenses: Altura máxima promedio	169
A - 6	Arvenses: Valor de Importancia por Especie	170
A - 7	Cosecha: Estimador de la variación debida al am- biente y Coeficiente de Variación General por variable y población	174
A - 8	Diagrama pluviotérmico de Chapingo, Estado de México	178

RESUMEN

La presente investigación, se realizó en instalaciones del Colegio de Postgraduados y terrenos de la Universidad Autónoma Chapingo, Estado de México.

Incluyó una fase preliminar de colecta del material biológico, que se realizó de diciembre de 1984 a febrero de 1985. La fase experimental se inició en marzo del mismo año, concluyéndose en enero de 1986.

Se pretendió evaluar la capacidad homeostática del frijol común, empleando poblaciones con distinto grado de domesticación, bajo la hipótesis de que la domesticación ha disminuido la capacidad homeostática de esta especie.

Para el logro del anterior objetivo, se les cultivó en ambientes limitantes definidos por los factores competencia y depredación.

Las variables medidas fueron fenológicas, morfológicas y reproductivas; en los ambientes con competencia, se midió también la composición, altura así como la abundancia y biomasa relativa de las poblaciones de arvenses que se usaron como fuente de competencia.

Se usó el diseño experimental de parcelas divididas con bloques al azar. y los resultados se sometieron a análisis de varianza con la prueba de Tukey al 5% de significancia. Asimismo, se compararon las colectas con base en proporciones respecto de los correspondientes testigos. y se estimó el efecto del gradiente ambiental sobre la variación poblacional.

La evaluación de las distintas variables produjo resultados similares en esencia, lo cual permitió concluir que, la capacidad homeostática de las poblaciones consideradas en este estudio es mayor según aumente la extensión de sus guías y de su ciclo biológico, en otras palabras, según sean menos domesticadas. Las tendencias encontradas, apuntan entonces a confirmar la hipótesis. Sin embargo, debido a que es la primera evaluación del material de ciclo tardío usado en esta investigación, la cual, por otra parte, hasta donde se pudo averiguar es la primera de su tipo que se hace con frijol común, es necesario indicar por tanto que, el presente trabajo es de carácter introductorio y que se necesita la realización de subsecuentes investigaciones que permitan confirmar o rectificar lo que aquí se reporta.

En este sentido, y habida cuenta de que se presentaron efectos ambientales no previstos en la planeación experimental, se incluyen recomendaciones generales que - se espera - permitan depurar la metodología para estudios de esta naturaleza.

INTRODUCCION

Una de las características más importante de la materia es su capacidad de cambio, de transformación, en cualesquiera de los patrones de organización que adopte. Sin embargo, en todo proceso que le afecte se hayan involucrados mecanismos de regulación, derivados de la interacción de los elementos que lo conformen.

La vida misma debe su existencia a esta dualidad y actualmente no se pone en duda que el mundo orgánico está sometido a evolución constante y que en él existen mecanismos de regulación, de amortiguamiento, desde el nivel de enzimas y genes hasta los de comunidades y la biosfera misma (Odum, 1969; Kellog y Schneider, 1974; Overmire, 1974; Dobzhansky et al., 1977; Mayr, 1977; Ayala, 1980; Anderson, 1983).

En las páginas siguientes se intentará esbozar los aspectos básicos del conocimiento actual sobre la evolución orgánica, diferenciando la que ocurre en condiciones naturales de la que es dirigida por el hombre.

Se hará especial énfasis en los procesos de regulación y enelefecto que, sobre la base de estos, tiene la influencia humana en la evolución.

Se presentará, asimismo, el material biológico con el que se trabajó, indicando los principales cambios introducidos en él como efecto de su interacción con el hombre, y así estar en condiciones de plantear la interrogante que se pretendió despejar: ¿ la dirección del hombre en la evolución de las poblaciones vegeta-

les disminuye su capacidad de regulación (o en una mayor perspectiva, de adaptación) en ambientes variables?

Tal capacidad adaptativa de una población para mantener un comportamiento relativamente estable en diferentes ambientes, se conoce con el nombre de homeostasis.

Homeostasis, sin embargo, es un concepto que tiene más de una acepción; de hecho, en sentido estricto, aplicar la descripción de "relativa estabilidad" a diferentes niveles de organización biológica, puede tener implícitos significados contrarios; este puede ser el caso, por ejemplo, de hablar de homeostasis a nivel de individuo o a nivel poblacional.

Se considera que la confusión que pueda existir, se elimina con sólo indicar el sentido con que se usa el concepto; esto implica señalar cuál es la respuesta que se considere homeostática en virtud de su carácter adaptativo.

En el caso presente, se considerará homeostática a aquella población que, habiendo existido en diferentes ambientes, tenga la capacidad de mantener una respuesta general relativamente constante tanto en fenología y morfología como en su reproducción.

Más explícitamente, dado que la respuesta de cualquier población es la resultante de su particular relación genotipo-ambiente, y ya que las poblaciones per se son variables, las que incrementen menos su variabilidad por influencia del ambiente, esto es, las que tengan una respuesta más constante en diferentes ambientes serán consideradas aquí como más homeostáticas.

El objetivo de este trabajo es evaluar la capacidad homeostática del frijol común, teniendo como hipótesis que la domesticación de esta especie ha disminuido su capacidad homeostática.

Debe acotarse que, estudiar las bases homeostáticas de una población que se adapta en condiciones limitantes, no sólo permite profundizar en el estudio del proceso de domesticación, sino también, pueden derivarse de ello estudios de carácter aplicativo.

Sólo recuérdese la importancia que tiene en México la agricultura de temporal, la cual al menos, tiene la limitante ecológica de humedad. Generalmente esta no es la única limitante de producción, pues se pueden incluir competencia, depredación y enfermedades.

Así que, identificar poblaciones con mayor capacidad de adaptación, puede sentar las bases de posteriores estudios de mejoramiento.

MARCO TEORICO

I. Evolución Natural

La evolución orgánica es un proceso dual, que parte de la continua generación de variabilidad biológica, así como de la depuración que la selección natural le imponga.

Es así que, Darwin (1859) habla de evolución como "descendencia con modificación" enfatizando la importancia de las diferencias individuales en cada especie, pues, "según es muy sabido, se heredan con frecuencia: de esta manera procuran materiales para que se acumule la selección natural".

Darwin desconoce los mecanismos de origen y transmisión de tal variabilidad, pero sí reconoce la importancia de la variación en los elementos reproductivos al ser ésta heredable y, por tanto, susceptible de acumulación; de tal forma que, se origina una continua divergencia de cada atributo empezando con las "muchas diferencias ligeras" a nivel de individuo hasta llegar a las "diferencias mayores", de carácter más firme y duradero, entre las especies de un mismo género.

Las variaciones que reporten alguna ventaja a los individuos se traducirán dentro de un marco de recursos limitados, en una "mejor ocasión de conservar la vida y procrear su especie".

Se tiene entonces, que ocurre una selección a la que Darwin llama Selección Natural, misma que, al acumularse dá lugar a nuevas especies.

Actualmente, el mayor conocimiento que se tiene sobre la evolución se aprecia en las mismas definiciones que para este fenómeno se dan.

Dobzhansky et al. (1977), definen a la evolución como una serie de transformaciones: irreversibles, parciales o completas, de la composición genética de las poblaciones, basadas principalmente en sus interacciones con el ambiente.

En la misma definición se indica que, la unidad evolutiva no es el individuo sino la población; en palabras de Ayala (1980), "desde un punto de vista evolutivo el individuo es efímero, sólo la población es continua".

A. Origen de la Variabilidad

La fuente de la materia prima de la evolución, la variabilidad, reside en la existencia de los siguientes fenómenos: mutación, recombinación, flujo genético y deriva al azar.

La mutación es la fuente única de nuevo material hereditario, en tanto que los restantes fenómenos operan sobre el material ya existente, alterando la frecuencia alélica de una población y por ello, son fuente adicional de variabilidad.

a. Mutación

Las mutaciones pueden ocurrir espontáneamente por alteración de la cantidad u ordenamiento del material hereditario en distintos niveles. La siguiente clasificación, basada en las proposiciones de Ayala (1980) y de Hamilton (1967), resume sus principales diferencias.

Mutación Puntual. Representa el incremento, pérdida o sustitución de uno o más nucleótidos dentro de un gen.

Mutación Génica. Por pérdida o incremento en el número de genes, así como por el reordenamiento de ellos.

Mutación Cromosómica. Cambio en el número de cromosomas por fusión entre cromosomas no homólogos, o por fisión de un cromosoma en dos o, por aneuploidía, haploidía o poliploidía.

En la naturaleza, la mayoría de los mecanismos encontrados en el cambio hacia la poliploidía, se basan en la generación de gametos vía divisiones no reduccionales (Swaminathan, 1970).

Por otra parte, conforme a Darlington (1973), existe una tendencia hacia la sobre-acumulación de material hereditario no sólo a través del cambio de diploide a poliploide, sino también dentro de esta última, de las menores cantidades de juegos cromosómicos a las mayores. Los cambios en sentido opuesto pueden ocurrir, pero son menos frecuentes.

b. Recombinación

Esta también ocurre en diferentes niveles; según Hamilton (1967), existen dos clases de recombinación: génica, por entrecruzamiento de genes y segregación meiótica y cromosómica, por conjugación de gametos con cromosomas diferentes.

La recombinación, por su mayor frecuencia, origina un mayor grado de variación en las poblaciones que la mutación.

c. Flujo Genético

Este fenómeno de infiltración genética se presenta entre poblaciones relacionadas de distinto rango de adaptación ecológica, debido a los eventos migración e hibridación.

La importancia del flujo genético es diversa de acuerdo al contexto en que ocurra.

En esencia, este fenómeno inicia con la dispersión de una muestra de individuos de una población, seguida de su cruzamiento con los miembros de la población local del nuevo ambiente al que arriban; proporciona a esta última genes y combinaciones genéticas ya probadas por la selección natural que, si bien han de ser ajustadas nuevamente por selección, proveen de una variabilidad adicional - en general benéfica - a la población receptora (Hamilton, 1967; Mayr, 1977).

En caso de presentarse en poblaciones pequeñas, que hayan sido objeto de deriva genética, puede restablecer los genes perdidos con lo cual, aquellas recobran su nivel de heterocigosis y así pueden mantener su homeostasis general.

En virtud de que puede neutralizar parcialmente los efectos de las presiones locales de selección, que estén originando incluso el surgimiento de una nueva especie, el flujo genético posee un carácter evolutivo estabilizante (Mayr, 1977).

d. Deriva Genética

Habida cuenta de que cada nueva generación proviene de una muestra de los gametos producidos por la generación precedente, puede

ocurrir que, por azar, si la muestra proviene de una fracción pequeña de la población, la nueva generación producida se aparte de la frecuencia génica de la población parental.

En cierto sentido, ocurre un "error" en el muestreo de la información genética que se está reproduciendo. Con el transcurso de las generaciones tales errores pueden acumularse; eventualmente se produce una nueva frecuencia génica, sin que para lo cual intervenga en forma directa la selección natural (Dobzhansky et al. 1977).

B. Selección Natural

Este proceso suele ser definido en función de sus efectos, por ejemplo, como la reproducción diferencial no aleatoria de los genotipos (Lerner, 1958).

Tal reproducción diferencial puede ser guiada por y hacia intereses humanos; es el caso de la selección artificial, misma que conduce al fenómeno conocido como domesticación.

En la selección natural, en cambio, no existe tal elemento de intencionalidad; ésta se presenta como consecuencia de la combinación de un ambiente limitante y de las diferencias reproductivas (fecundidad, viabilidad), de crecimiento (tasas de desarrollo) y de dispersión (esto es, de acceso a nuevos recursos) existentes entre las poblaciones (Dobzhansky et al., 1977; Radosevich y Holt, 1984).

Las distintas clases de selección que se reconocen, están en general relacionadas con los fenómenos de polimorfismo, homeostasis y/o canalización.

a. Selección Estabilizadora

Esta clase de selección, reconocida como la función prácticamente universal de la selección natural, favorece el conjunto de fenotipos de una población adaptados para todos, o al menos la mayoría de los ambientes en que se encuentra ésta. En otras palabras, favorece a la mayoría de la población debido a su capacidad para adaptarse a diferentes ambientes, esto es, debido a su capacidad homeostática (Schmalhausen I., 1949. *Factors of Evolution*. U.S. cit. en Dobzhansky, 1975; Waddington, 1957; Dobzhansky et al., 1977).

A fin de señalar la base regulatoria en la que se sustenta esta selección, es conveniente citar las dos principales variantes de ésta que distingue Waddington (1957).

Normalizadora. Esta selección opera en una población cuyo hábitat es uniforme y propicia que la frecuencia génica de ella se mantenga en equilibrio.

La capacidad de una población para mantener en equilibrio dinámico sus frecuencias génicas, se conoce como Homeostasis Genética (Lerner, 1954).

Canalizadora. Esta favorece a los genotipos que poseen un alto potencial para regular sus sistemas de desarrollo (embriológicos), por lo que no son muy afectados ni por las anormalidades del ambiente, ni por mutaciones menores.

La capacidad de reincorporar o canalizar el desarrollo ontogénico de los individuos a su curso normal, Waddington la llama Canalización u Homeorresis.

De acuerdo a lo anterior, es congruente la indicación que hace Mather(1955), en el sentido de que el efecto de la selección es estabilizadora sea la tendencia a la uniformidad de la población.

b. Selección Direccional

Es el efecto que se presenta cuando la selección natural favorece ciertos alelos o combinaciones génicas que representan uno de los extremos de expresión de un carácter cualquiera(Schmalhausen, 1949. cit. en Dobzhansky, 1975; Mather, 1955; Lerner, 1958).

En consecuencia, se origina una nueva norma de adaptación poblacional, lo cual significa que los mecanismos de regulación(homeostasis, plasticidad, canalización o polimorfismo); tienen un efecto estabilizante limitado de acuerdo a la específica relación genotipo - ambiente de que se trate.

c. Selección Disruptiva

La selección natural puede actuar simultáneamente en dos diferentes direcciones, produciendo un efecto disruptivo(Mather, 1953. cit. en Waddington, 1957).

Esta selección también opera en contra de la norma de adaptación poblacional, como la clase anterior, pero en este caso se originan dos o más óptimos adaptativos diferentes.

Lerner(1958) indica que, aunque no es común este efecto de la selección natural es de considerable valor evolutivo, particularmente en el origen del polimorfismo, una alternativa de adapta

ción ya que la heterogeneidad genética que representa, provee de una correspondiente diversidad de óptimos adaptativos.

La anterior clasificación de la selección natural, elaborada por Mather (1953, cit. en Waddington, 1957), se basa en los efectos que puede producir; existen, sin embargo, criterios alternativos para clasificarla.

Waddington presenta, por ejemplo, una clasificación adicional basada en la entidad sobre la cual actúa la selección natural, y así es como habla de una selección de individuos y otra de progenies.

Harper (1977), propone una clasificación basada en categorías biológicas y no estadísticas como son, en esencia, las elaboradas por Mather. Tales categorías corresponden a eventos de relación intra- e inter-poblacionales; en otras palabras, propone tomar en cuenta no sólo la dirección sino también la naturaleza de la selección.

En este mismo sentido se ubicarían los señalamientos de Solbrig (1980), acerca del efecto y participación de la selección natural en las diferentes etapas del ciclo biológico de los organismos.

C. Adaptación

Como puede inferirse de los anteriores apartados, la selección natural produce - en última instancia - niveles cada vez mayores de adaptación, si bien por mecanismos diversos en vista de que

es diverso el objeto de su acción, la variabilidad biológica. Grant (1963), considera al fenómeno adaptación como el ajuste hereditario de cada clase de organismos a su respectivo ambiente. De acuerdo a Dobzhansky et al. (1977), las características que determinan que una población se adapte a su ambiente o se extinga son: su capacidad ilimitada para crecer, su gran reserva de variabilidad genética y la capacidad que tenga ésta para expresarse a través de selección.

En la evolución se han presentado en proporción variable, según la línea filogenética de que se trate, distintas formas generales de ajustarse a ambientes cambiantes; Dobzhansky (1975) reconoce las siguientes: especialización, diversificación y adaptabilidad.

Mayr (1977), identifica también tres rutas básicas - como las llama él - para el logro de adaptación en poblaciones animales; emplea la siguiente denominación para los organismos que siguen cada una de ellas: especialista, universalista y oportunista.

La última categoría corresponde a organismos que poseen cualidades de las dos primeras. Se trata de especies con una amplia distribución geográfica, en cuyo centro están agregadas poblaciones de universalistas, es decir, organismos que pueden prosperar en varios nichos debido a que poseen un alto grado de heterocigosis, de polimorfismo, un elevado flujo genético y una bien desarrollada homeostasis genética.

En la periferia de distribución de los organismos oportunistas,

pueden encontrarse distintos grupos geográficamente aislados y por tanto, con capacidad de especializarse a su ambiente local.

En cada una de estas rutas la respuesta adaptativa puede presentarse a través de cambios bioquímicos, fisiológicos y morfológicos (Bennett, 1970; Jain, 1979).

La respuesta puede involucrar un cambio en la distribución de recursos en los organismos; en las plantas, por ejemplo, puede incrementarse su capacidad de propagación produciendo una gran cantidad de semillas pero, disminuye en cambio, el tamaño promedio de estas (Jain, 1979).

La adaptación implica entonces, la coordinación de diferentes características (Grant, 1963).

Esta coordinación tiene su base en la integración genotípica, lo cual significa que la acción de un gene o alelo es la resultante de la acción de los demás de la población, confiriéndole con esto una notable capacidad de amortiguamiento.

Esto no significa, sin embargo, que tal interdependencia (o coadaptación, como la llama Dobzhansky) génica impida los cambios; de hecho puede ocurrir todo lo contrario, puede producirse una reacción en cadena, o como lo llama Ernst Mayr, una "revolución genética". Lo que significa es que deben coordinarse los cambios operados en las frecuencias génicas o alélicas a fin de se traduzcan en una modificación poblacionalmente establecida; tal coordinación tiene ciertamente una baja probabilidad de ocurrir en forma simultánea, pero en una escala evolutiva de tiempo puede acumularse por selección.

Por otra parte, si las presiones de selección son lo suficientemente fuertes, "pueden sobrepasar al proceso de coadaptación y, dejar a la población desbalanceada: en peligro de extinción" (Lerner, 1958).

Como se ha señalado, el establecimiento de una respuesta adaptativa a través de un cambio genético, requiere que las presiones ambientales ante las cuales surge se mantengan durante un período considerable en escala evolutiva.

Ante cambios cuya duración es menor o cuando mucho igual al lapso generacional, la adaptación de una población se logra por medio de respuestas plásticas u. homeostáticas (Mather, 1955; Bradshaw, 1965).

a. Plasticidad

Bradshaw (1965), define a la plasticidad como la capacidad de los organismos para cambiar su expresión ante influencias ambientales; aunque está bajo control genético, no incluye las variaciones debidas a cambios genéticos.

Pueden reconocerse distintos grados de control, desde el extremo de estabilidad para un carácter (lo cual también puede ser de valor adaptativo) conferida por una rigurosa canalización del desarrollo, hasta un continuo de variación debido a una laxa canalización.

De acuerdo a Bradshaw, una aptitud máxima involucra la interacción entre características morfológicas y fisiológicas así como entre sus respectivas respuestas plásticas. "La plasticidad fi-

siológica - añade - permite estabilidad morfológica. Pero si la plasticidad en un sistema fisiológico particular no es posible (bien porque no sea genéticamente posible, o bien porque su modificación resulte dañina para el organismo), la aptitud del organismo puede mantenerse a través de ajustes morfológicos."

Precisa además que, "la canalización de ciertos caracteres puede considerarse, al menos en parte, como resultado de la plasticidad de otros. Cuáles caracteres son mantenidos constantes y cuáles podrán variar depende de la estructura, fisiología y del ambiente de la especie de que se trate." (p. 147)

Las plantas superiores, por ejemplo, son plásticas tanto en tamaño como en forma, derivando esta capacidad, principalmente, del hecho de poseer una estructura constituida por un arreglo repetido de unidades morfológicas cuya respuesta al ambiente es similar a la de una población.

"La estructura similar a la de una población en un organismo vegetal, le permite responder a las presiones ambientales por medio de la variación de la tasa de natalidad y mortalidad de sus partes: hojas, ramas, flores, etc. Tal variación es imposible en la mayoría de los animales, a excepción de la que ocurre en el número de individuos de corales o esponjas." (Harper, 1977. p.152).

Conforme a Harper, la plasticidad es uno de los mecanismos que contribuyen a regular la respuesta reproductiva de una población, alterando la distribución de los recursos asimilados. De los ejemplos que cita, es ilustrador mencionar la respuesta del trigo, según él típica de las gramíneas anuales, al crecer en altas

densidades: se produce una menor cantidad de órganos y sin embargo, el peso promedio de las semillas permanece relativamente constante.

Esta respuesta representa dos facetas del mismo fenómeno de regulación: plasticidad de ciertos atributos que, en cierta medida, conduce al comportamiento homeostático de otros.

b. Homeostasis:

Según varios autores, Walter B. Cannon en su ahora clásica obra, "The Wisdom of the Body" (1932), es quien explica por primera vez este fenómeno en términos de interacciones entre estructura y funcionamiento (Lerner, 1954; Overmire, 1974; Dobzhansky, 1975; Russek y Cabanat, 1983).

De acuerdo a Lerner (1954), Cannon define homeostasis como la totalidad de estados estacionarios que se presentan en un organismo a través de la coordinación de sus procesos fisiológicos.

Añade, haciendo una paráfrasis de esta definición, "que homeostasis alude a la propiedad de un organismo para ajustarse a condiciones variables o, a los mecanismos de autorregulación que le permiten estabilizarse ante fluctuaciones internas y externas" (Lerner, 1954; p.1).

Según Lerner, Cannon señala la existencia de homeostasis en los niveles psicológico y ecológico, intermedios entre el fisiológico -en el cual él la define- y el social, en todos los cuales el principio funcional es probablemente el mismo: un balance entre presiones de distinta naturaleza y una serie específica de

adaptaciones que las contrapesan.

b.1 Homeostasis Genética

Lerner reconoce un nivel adicional el cual, por afectar el material hereditario es de importancia evolutiva; lo llama Homeostasis Genética y lo define como la propiedad de una población para equilibrar su frecuencia genética y resistir cambios repentinos (Lerner, 1954. p.2).

Indica asimismo, la relación que tiene con los otros niveles en que se reconoce homeostasis: las propiedades adaptativas del individuo (de su ontogenia en particular y fisiológicas en general) contribuyen en, y determinan, las propiedades adaptativas (genéticas) de las poblaciones.

La evolución de los organismos de fertilización cruzada, añade, ha originado patrones de desarrollo con un considerable grado de autorregulación (homeostasis del desarrollo, equivalente a la homeorresis de Waddington, 1957), llevando a los individuos de una población a poseer uniformidad fenotípica a pesar de su variabilidad genética.

Ambos tipos de homeostasis, genética y del desarrollo, se basan en la mayor aptitud que confiere la heterocigosis.

La selección natural, concluye Lerner, favorece a los heterocigotos sobre cualquiera de los homocigotos posibles, en virtud de que estos carecen de los beneficios de poseer alelos alternativos potencialmente útiles en el logro de adaptaciones según los cambios del ambiente.

Análogos señalamientos acerca de la mayor frecuencia de los sistemas polimórficos en las poblaciones naturales, y de las ventajas adaptativas que ellos tienen sobre los homocigotos en ambientes cambiantes hacen Grant(1963), Dobzhansky et al.(1977) y Lloyd (1980).

b.2 Homeostasis Fisiológica

En el sentido en que la define Cannon, es considerada por Dobzhansky (1975) como un mecanismo mediante el que, "los fenotipos que se desarrollan en especies silvestres como respuesta a estímulos ambientales, repetidos regularmente en los habitats de esas especies, suelen llevar a la supervivencia"; es entonces un instrumento de aptitud.

Sin embargo, las cualidades homeostáticas no están igualmente desarrolladas en todas ellas; las plantas en general, son menos homeostáticas que los animales, de los cuales, los animales superiores poseen una capacidad de regulación fisiológica notablemente desarrollada(Grant, 1963).

Llama la atención el hecho de que los seres vivos agrupados en las dos amplias categorías de plantas y animales, han hecho uso de los mismos recursos adaptativos pero en diferente proporción.

En relación a plasticidad y homeostasis, se puede observar que las plantas tienden a responder a los cambios ambientales principalmente a través de modificaciones en su estructura y funcionamiento, reservando las respuestas homeostáticas a aquellas estructuras que sean de importancia para su mantenimiento genera-

cional, como es el caso de la cantidad de reservas asignada a los órganos de dispersión.

La semilla es uno de los órganos menos plásticos de una planta, como lo demuestra el hecho de que antes de que las presiones ambientales la modifiquen, la planta puede experimentar amplios cambios en sus restantes estructuras, inclusive en algunos componentes del rendimiento (Harper, 1977).

En el caso de los animales, no se encuentran prácticamente respuestas plásticas, pero sí en cambio, capacidad de hacer múltiples ajustes a su entorno no sólo a través de sus procesos fisiológicos, sino también por modificaciones conductuales derivadas de su movilidad.

La mayoría de los mecanismos de control estudiados, tienen en común operar mediante retroalimentación negativa (Hardy, 1976).

Algunos de los numerosos ejemplos que, de este tipo de homeostasis existen, se mencionan a continuación:

- la regulación de la intensidad luminosa en la que opera la retina (Ashby, 1970);
- la regulación de la ingesta alimenticia de acuerdo a los requerimientos metabólicos (Hardy, 1976);
- el balance iónico en la composición de los fluidos corporales (Griffin, 1962);
- la regulación de la temperatura y presión corporales (Russek y Cabanat, 1983).

b.3 Canalización y Aptitud

El fenómeno de regulación biológica puede tener modalidades distintas a la hasta aquí descrita.

Así por ejemplo, Waddington(1957) en el área de la embriología, indica que el desarrollo de un individuo acontece a lo largo de un curso "normal" debido a que posee capacidad para amortiguar las alteraciones externas: el desarrollo está canalizado.

La canalización del desarrollo, en última instancia bajo control genético, permite por ejemplo, que a pesar de la mutilación parcial de un órgano rudimentario, éste se diferencie posteriormente en forma normal.

Waddington advierte sobre la diferencia existente entre la canalización a la que él se refiere y el fenómeno homeostasis, los cuales incluso, pueden ser antagónicos. Lo ejemplifica con la reacción de los organismos con agallas que crecen en un medio con concentración limitante de oxígeno: las agallas pueden adquirir una mayor área y un menor grosor de sus paredes, esto permite mantener una respuesta homeostática en los niveles sanguíneos de oxígeno pero se aparta de su desarrollo canalizado.

Lewontin(1956) citado por Waddington, amplía en cambio el significado de homeostasis, equiparándolo al de aptitud por lo que puede incluir ajustes tanto fisiológicos como de morfogénesis. En este sentido, Lewontin define homeostasis como la propiedad de un genotipo o grupo de genotipos, que les permite responder adaptativamente a una amplia diversidad de ambientes.

Debido a que la adaptación de una población puede originarse por un cambio en sus frecuencias génicas o, en el desarrollo normal de sus individuos, es evidente que esta noción de homeostasis se aleja de cualquiera de las acepciones explicadas anteriormente.

Es de utilidad entonces, no usar el término homeostasis en abstracto, sino siempre remitido a un contexto específico en el que cobre pleno significado.

b.4 Homeostasis Poblacional y de Ecosistemas

Allard y Bradshaw(1964), debido a - según ellos mismos lo califican - el significado controvertido del concepto homeostasis, optan por abandonar su uso y emplear en su lugar el término "amortiguamiento" para referirse al mecanismo que promueve la estabilidad de la productividad de las plantas bajo cultivo, lo cual depende de, "mantener algunos aspectos de morfología y fisiología en estado estacionario y de permitir la variación de otros" (p. 506).

Tal amortiguamiento depende en esencia de la variabilidad biológica, tanto individual(básicamente a través de heterocigosis) como poblacional, derivada esta última de la interacción de los diferentes genotipos que coexisten en la población, adaptado cada cual a un rango específico del ambiente.

Respecto del nivel poblacional, Anderson(1983) indica que, su dinámica interna está determinada en primer término por el balance existente entre las tasas de natalidad y de mortalidad.

Por otra parte, la relación con otros organismos así como con el medio físico, particularmente con los fenómenos atmosféricos, influye también en la dinámica de cualquier población.

Las relaciones entre poblaciones al paso del tiempo, tienden a alcanzar una mayor protección en contra de las perturbaciones del ambiente: una mayor homeostasis (Odum, 1969; Anderson, 1983).

Anderson señala que, el mecanismo de control en las interacciones organismo - ambiente, homeostasis, opera por medio de retroalimentación positiva y negativa; indica asimismo, que el grado al cual una población se mantiene constante o fluctua en torno a un valor de equilibrio, es determinado por la acción tanto de factores intrínsecos (su historia, estructura de edades o competencia intraespecífica) como extrínsecos a ella (fenómenos atmosféricos, depredadores, enfermedades y competencia interespecífica).

Conforme a Odum (1969, p.266), "la ruta por la que un ecosistema maduro alcanza un alto grado de homeostasis general es a través de formar una estructura orgánica tan amplia y diversa como sea posible de acuerdo a las entradas de energía disponible y a las condiciones físicas prevalecientes (de suelo, agua y clima entre ellas)".

La homeostasis de un ecosistema maduro será resultado entonces, del desarrollo de relaciones bióticas (mutualismo, parasitismo, depredación, comensalismo, etc.), de la conservación de nutrientes, de su resistencia a perturbaciones externas, así como del aumento de la información en él contenida (Odum, 1969).

El corolario general derivado de todo lo antes presentado es, que el fenómeno homeostasis existe en todos los niveles de organización biológica teniendo sólo diferencias de forma. Son diferentes los atributos que han de mantenerse en estado estacionario, así como los mecanismos de control que promueven esta condición; la esencia de los mecanismos es, sin embargo, la misma: sistemas de retroalimentación positiva y negativa.

Cabe agregar, finalmente, que los mecanismos de regulación no son privativos de la materia viva, pues se les puede encontrar en fenómenos tan disímiles como el balance planetario de CO_2 (Anderson, 1983), o del clima (Kellog y Schneider, 1974), e incluso, en las interacciones gravitacionales del cosmos (Russek y Cabanat, 1983).

II. Domesticación

Domesticar significa acostumbrar a las condiciones de la casa, criar, cuidar y por extensión, establecer lazos de pertenencia, en el seno de la casa, de la familia (Barcía, 1980).

En cuanto proceso evolutivo, implica la alteración genética de las poblaciones involucradas y de ahí, un cambio en su adaptación ecológica.

Es un proceso gradual que se considera completo hasta que la sobrevivencia de la población de que se trate dependa por completo de los cuidados (cultivo o crianza) del hombre (Harlan, 1975).

La domesticación, sin embargo, se basa en los mismos procesos biológicos que sustentan la evolución en su conjunto.

Se basa en la selección acumulada de las variantes surgidas inicialmente por mutación (Schwanitz, 1967).

Tiene, no obstante, características y efectos particulares. En este sentido, se sabe que las presiones selectivas que diferenciaron a las especies en poblaciones silvestres, arvenses y domesticadas, son de tipo disruptivo (Hutchinson, 1965; Harlan, 1975; Pickergill y Heiser, 1976); recuérdese que el tipo de selección más común en la naturaleza, es el estabilizador.

Debe precisarse que, en general, no se logra un completo aislamiento genético y que no en todas las poblaciones domesticadas tiene un papel importante la selección disruptiva, pues bien puede ser que el hombre aproveche una población naturalmente aislada; en este último caso, la presión es direccional.

Cualquiera que sea el efecto que promueva la selección artificial (disruptivo o direccional), el común denominador es que las poblaciones domesticadas representan sólo una fracción de la variabilidad genética presente en la especie de procedencia. En este sentido, la domesticación puede considerarse como un caso particular del llamado "efecto por pie de cría" ('founder effect': Dobzhansky et al., 1977; Ladisinsky, 1985).

El inicio del proceso que condujo a la domesticación de poblaciones vegetales involucró la reproducción, quizá accidental al principio, de las especies que el hombre primitivo recolectaba.

Posteriormente, la selección de algunas de ellas para sembrarlas y la continua repetición de este proceso de selección-siembra realizado fundamentalmente con los diseminulos de las poblaciones sometidas a cultivo, redundaría en una alteración significativa de su estructura genética, de tal suerte que, se diferenciaron cada vez más de las poblaciones parentales (Schwanitz, 1967; Hawkes, 1969; Darlington, 1973; de Wet y Harlan, 1975).

En adición a esto, el aumento gradual de los cuidados que les proporcionó el agricultor, tanto previos (preparación del terreno) como durante el desarrollo de sus ciclos biológicos (abonado y eliminación de competencia), encauzaría las nacientes diferencias entre la población cultivada y su población de origen hacia distintos rangos de adaptación ecológica.

Se ha señalado, asimismo, que las especies finalmente domesticadas estaban ya pre-adaptadas al cultivo, es decir, se habían

adaptado a condiciones ecológicamente similares a las que tiene un campo de labranza(Hawkes, 1969).

Las características producto de la domesticación, que marcan las diferencias entre las plantas silvestres y sus formas cultivadas (Schwanitz, 1967), pueden ser agrupadas conforme a distintos criterios según haya existido o no intención evidente en su surgimiento, o de acuerdo a las condiciones ecológicas de las prácticas de cultivo o, a través de reconocer distintas etapas en la constitución de los cultivados(Baker, 1972; Darlington, 1973; Harlan, 1975; de Wet y Harlan, 1975; Evans, 1976).

Cualesquiera que sean los criterios que se empleen, se reconocen básicamente las mismas tendencias evolutivas, a saber:

- mayor tamaño general y del órgano aprovechado, así como mayor contenido energético y menor cantidad de sustancias tóxicas;
- rapidez y uniformidad de germinación;
- resistencia al quebrantamiento de la inflorescencia;
- pérdida de dehiscencia en los frutos;
- reducción en la ramificación y en la longitud de los entrenudos: se tiende hacia las formas de crecimiento más pequeñas y con una mayor dominancia apical;
- pérdida de los medios mecánicos de protección;
- disminución de las pérdidas del potencial productivo: menos flores parcialmente desarrolladas o estériles;
- aumenta la capacidad de transporte de metabolitos;
- modificación de los ciclos biológicos: de perenne a anual y de anual a bianual;

- mayor uniformidad y rapidez en la maduración;
- disminución en la variabilidad genética poblacional. y
- disminución de la capacidad de amortiguamiento poblacional ante variaciones climáticas o acción de depredadores y enfermedades.

Habr  de enfatizarse que, los cambios sealados son tendencias generales ya que existen casos espec ficos en los que la domesticaci n origin  efectos opuestos.

Asimismo que, las poblaciones domesticadas pueden tener una mayor productividad que las correspondientes silvestres en el rango de condiciones artificialmente creadas y mantenidas para ellas, pero a costa de haber perdido su capacidad de sobrevivencia en condiciones naturales al ser disminuida su variabilidad gen tica.

No es nula, sin embargo, su capacidad de adaptaci n pues tienen opci n a ella a trav s de hibridaciones, siendo diferente tal capacidad de acuerdo a la amplitud de sus respectivos ciclos de diferenciaci n - hibridaci n(Harlan, 1970).

No obstante ello, es menor su capacidad de adaptaci n que las poblaciones silvestres(Lerner, 1958; Schwanitz, 1967; Bennet, 1970 Darlington, 1973).

III. Frijol Común (Phaseolus vulgaris L.)

a. Morfología General (Standley y Steyermark, 1946; Bailey, 1951
Miranda, 1966; Herrera, 1983)

El frijol común es una planta herbácea, anual, de porte erguido, rastrero o trepador.

Su sistema radical es pivotante, con mayor producción de raíces secundarias en la parte superior.

El tallo es glabro o pubescente, verde, rosado o morado; en general tiene un diámetro mayor que el de las ramas, particularmente en las formas arbustivas, en las que llega a alcanzar de 30 a 70 cm de alto.

En las formas trepadoras, el tallo es más delgado que las ramas y con entrenudos más largos, lo que facilita su enrollamiento y su capacidad para trepar. Se han encontrado frijoles trepadores de más de 10m de alto en el sur de México y Guatemala (Bukasov, 1930).

Como se podrá notar, las diferencias en hábito de crecimiento son muy amplias lo cual resulta en que no haya un completo acuerdo para agruparlas. En estas condiciones, quizá sea más conveniente usar una clasificación lo más sencilla posible (en tanto no se logre otra más precisa), que incluya sólo las diferencias más importantes.

Podría utilizarse por ejemplo, la siguiente clasificación basada en hábito de crecimiento, elaborada en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT, 1980):

i. Plantas de hábito determinado: el tallo termina su crecimien-

to formando una inflorescencia apical.

ii - iv. Plantas de hábito indeterminado: el tallo termina en una yema vegetativa, por lo que puede seguir creciendo aún después del inicio de la floración.

ii. Plantas arbustivas que forman una guía corta en el ápice del tallo.

iii. Plantas rastreras: las guías que producen son de mayor longitud pero con ligera o nula capacidad para trepar.

iv. Plantas trepadoras.

Esta clasificación debe tomarse con ciertas reservas debido a que, particularmente, la última categoría incluye una gran varia
ción tanto en longitud de guías como en duración de ciclos biológicos.

Este hecho ha llevado a Hernández X. (1985, com. personal) a suge
rir al menos una clase más, que correspondería a los individuos de guía extra-larga y ciclo biológico tardío.

En el sitio de la inserción de las hojas al tallo, se localiza una triada de yemas axilares de la cual pueden diferenciarse ramas y/o inflorescencias.

Las hojas son simples (el primer par que se forman) y trifoliadas, enteras, de forma cordada, ovada u orbicular; las simples son opuestas y, las trifoliadas alternas.

Las flores se agrupan en racimos, con cáliz gamosépalo, glabro o pubescente; la corola es blanca, púrpura o de tonalidades intermedias, se compone de cinco pétalos de diferente tamaño y forma: un "estándarte", el más grande, abovado, ubicado en el plano superior de la flor; dos "alas" laterales, también abovadas y la

"quilla", compuesta por dos pétalos completamente unidos formando una espiral tubular de una a dos vueltas.

Los estambres son diez, diadelfos; en tanto que el gineceo se compone de ovario comprimido, recto y pubescente, un estilo curvado y estigma lateral. La quilla envuelve completamente todas estas estructuras.

Los frutos son vainas uniloculares, falcadas o rectas, cilíndricas o compresas; al madurar, presentan distintos grados de dehiscencia, y se tornan de color amarillo, café, morado o pinto.

Las semillas son de muy distinta forma (cilíndrica, arriñonada, esférica y discoidal), de coloración variable (café, púrpura, negro, blanco, etc.; el variegado es común) y lustre de mate a brillante.

Las partes externas de la semilla incluyen testa, hilio, micrópilo y rafe; internamente, consta de plúmula, dos hojas primarias, dos cotiledones, hipocotilo y radícula, todo lo cual, integra el embrión (fig. 1).

b. Domesticación de Phaseolus vulgaris

Los restos paleobotánicos más antiguos de frijol de que hay registro datan de 7000 y 8000 años antes del presente, procedentes respectivamente, de la Cueva de Coxcatlán en el Valle de Tehuacán, México, y de la Cueva de Guitarrero en el Departamento de Ancash, Perú (Berglund-Brücher y Brücher, 1976; Kaplan, 1981).

Tales restos, compuestos en su mayoría por vainas y semillas, son equiparables en tamaño - según Kaplan - a las variedades comer -

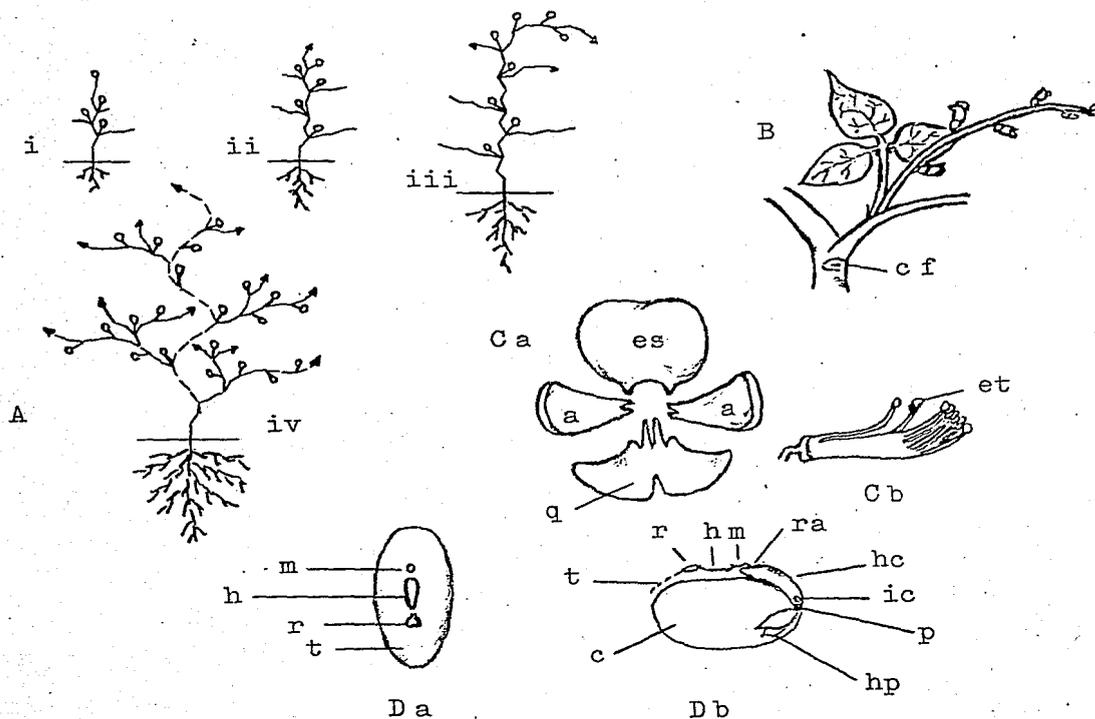


fig. 1 - Morfología del frijol común

A. Hábito de crecimiento: i.- determinado; ii.- indeterminado guía corta; iii.- indeterminado rastrero; iv.- indeterminado trepador. ♀ inflorescencia; † yema vegetativa.

B. Rama floral; cf - cicatriz foliar.

C. Flor (Bailey, 1951). Ca - Corola: es - estandarte; a - ala; q - quilla. Cb - androceo y gineceo; et - estigma.

D. Semilla. Da - Vista exterior: m - micrópilo; h - hilio; r - rafe t - testa. Db - Corte longitudinal: c - cotiledón; ra - radícula; hc - hipocótilo; ic - sitio de inserción al cotiledón; p - plúmula; hp - hojas primarias.

ciales actuales, por lo que se les considera ya domesticadas. Asimismo, indica que no se han encontrado evidencias fósiles del tipo silvestre ni de las formas transitorias a la domesticidad. Acerca de la manera como ocurrió la domesticación, Hernández X. et al. (1979), proponen que el uso de inflorescencias no tóxicas pudo ser el inicio de la domesticación; la vinculación entre el frijol y el hombre se reforzaría con el descubrimiento de que el tostado o cocción de las semillas elimina muchas de sus tóxicas. Al iniciarse su cultivo, el hábito de crecimiento voluble de las formas silvestres pudo sugerir su asociación con otra planta útil que fuera erecta, el maíz; y con el propósito de evitar la competencia, probablemente se seleccionó las variedades menos volubles optándose por cultivarlas al voleo o en poblaciones puras. Como móviles de selección bajo domesticación se han reconocido los siguientes: mayor rapidez de desarrollo; mayor tamaño de los órganos aprovechables; mayor capacidad de adaptación; un determinado porte aéreo que permitiera mayor control del medio; y un determinado sabor o, incluso, apariencia, esta última de valor estético o ceremonial (Hernández X. et al., 1979).

Respecto de los cambios originados por la domesticación, generalmente se señala el aumento de tamaño en vainas y semillas; en las vainas, además, se verifica una disminución del tejido fibroso presente a lo largo de las suturas del fruto y que es responsable de que al secarse se separen las valvas explosivamente (Kaplan, 1965; Sousa y Delgado, 1979).

Smartt(1969), sugiere que el aumento de permeabilidad observado en las semillas se debe al mayor incremento en el tamaño del embrión respecto al de la testa: una mayor tensión interna ocasionaría el aumento de permeabilidad.

Sousa y Delgado(1979), precisan que el mayor tamaño de la semilla, se tradujo en mayor producción alimenticia pero también aumentó su susceptibilidad al ataque de los depredadores; la mayor permeabilidad, por otra parte, propició mayor sincronización en la cosecha pero dejaba a la población más expuesta a contingencias ambientales.

Se indica también que, el cambio de la forma de vida perenne a anual facilitó su cultivo, pero eliminó a la vez la acumulación de reservas en las raíces(Smartt, 1969).

Sin embargo, conforme a Kaplan(1965), el insuficiente conocimiento que se tiene acerca de las primeras etapas de domesticación en Phaseolus, no hace posible establecer con firmeza si el aludido cambio de perenne a anual ocurrió efectivamente bajo domesticación o fue previo a ésta.

Se ha informado sobre la existencia actual -aunque no es reconocida completamente- de la forma silvestre de Phaseolus vulgaris (Burkart, 1943; Miranda, 1967; Smartt, 1969; Berglund-Brücher y Brücher, 1976); más con base en comparaciones hechas con esta forma putativa de frijol común, que con base en evidencias paleobotánicas, es que se señala lo siguiente acerca de los cambios morfológicos debidos a la domesticación.

El hábito de crecimiento ha cambiado de indeterminado voluble a determinado; existen formas domesticadas que siguen siendo volubles, pero de menor ramificación y extensión en sus guías. No poseen asimismo, tendencia diageotrópica como las formas primitivas.

La reducción de la ramificación ha tenido lugar en virtud de que se produjo paralelamente un crecimiento compensatorio en otras partes de la planta, hojas y tallo principalmente (Smartt, 1969).

Smartt añade que, el tamaño de las flores se ha incrementado lo mismo que la gama de colores de las semillas, en las que, la coloración de las formas primitivas es básicamente gris o pardo con diversos patrones de moteado.

En la maduración de las vainas, por otra parte, se ha señalado una mayor sincronización (Burkart, 1943), sin cambiar significativamente el número de semillas que contienen (Smartt, 1969).

Definición e Importancia del Trabajo

Ha quedado asentado ya, que la variabilidad genética es resultado y base de la evolución, asimismo que ha podido ser aprovechada y en alguna manera controlada por el hombre al dirigir tanto el aislamiento como la redistribución de las poblaciones (Hernández X. et al., 1979).

Tal variabilidad representa un acervo que ha sido mantenido, e incluso aumentado, por las sociedades agrícolas tradicionales (Ortega, 1973; Hernández X., 1975, 1985), no restringiéndose su influencia a las especies cultivadas, como lo avala el hecho de que existan comunidades campesinas que se integran al ambiente natural en que viven, obteniendo diversos satisfactores sin alterarlo drásticamente en tanto no se generen presiones demográficas o de otra índole que rompan el balance logrado (Hernández X. y Padilla, eds., 1980).

Para las comunidades que practican agricultura de temporal, el enfrentar condiciones limitantes que incluyen aleatoriedad climática y alta incidencia de enfermedades y depredación en los cultivos (Hernández-Bravo, 1973; Camacho, 1973; Hernández X., 1975), constituyen una muy fuerte motivación para que usen, experimenten, enriquezcan y conserven poblaciones genéticamente heterogéneas que les permiten asegurar una producción mínima de subsistencia (Hernández X., 1975, 1985).

La variabilidad genética representada en tales poblaciones, ha sido disminuida en la agricultura tecnificada a pesar de tenerse escaso conocimiento acerca de sus atributos y potencialidades

(Vieira, 1973; Hernández X., 1975). y de constituir un acervo de distintas respuestas adaptativas ante contingencias ambientales en virtud de sus cualidades homeostáticas.

Habida cuenta de que la variabilidad genética representa la posible solución a problemas alimentarios (al menos, en la base biológica de estos), es de gran importancia atender y profundizar en el estudio del potencial de adaptación representado en estas poblaciones.

Por otra parte, entrar al estudio de atributos ligados a la adaptabilidad, particularmente la capacidad homeostática, permite un mayor entendimiento de los mecanismos de domesticación, así como de su relación con las motivaciones antropocéntricas que la impulsan.

El potencial de la variabilidad biológica como fuente de respuestas adaptativas y de materia prima para el estudio de los procesos evolutivos, cobra especial relevancia en atención a que México es uno de los centros de origen y dispersión de poblaciones domesticadas (Vavilov, 1951).

En este sentido, el estudio de cualidades ligadas al proceso de domesticación, como lo es la capacidad homeostática, propicia a través del reconocimiento de poblaciones con distinto grado de domesticidad, el establecer las regiones probables donde se les domesticó.

Finalmente, la especie elegida para este trabajo, importante en México debido a su valor nutricional y a la estrecha relación hombre - planta de que es objeto, es además conveniente para estu

dios que, como el presente, se remiten al área de la domesticación vegetal, en consideración de que se dispone de una amplia variabilidad biológica (México es uno de sus posibles centros de origen; Miranda, 1967), que representa distintos grados de domesticidad, lo cual permite estudiar la domesticación como un proceso en marcha. Tal especie es, Phaseolus vulgaris, el frijol común.

En conclusión, para lograr un mayor entendimiento del proceso evolutivo conocido como domesticación y debido a que dicho conocimiento puede servir como un punto más de partida para estudios posteriores de mejoramiento y de aquellas investigaciones que busquen precisar la distribución geográfica de esta especie asociada a su domesticación, se desarrolló la presente investigación trabajando con poblaciones de distinto grado de domesticación y distinta localización geográfica bajo el siguiente objetivo.

Objetivo

Evaluar la capacidad homeostática del frijol común, representado por poblaciones con distinto grado de domesticación.

Postulado

La domesticación cambia la capacidad homeostática natural de las poblaciones.

Hipótesis

La capacidad homeostática del frijol ha disminuido con su domesticación.

Metodología

1. Colecta

Para la realización del experimento que aquí se reporta y como parte de las actividades del Programa de Investigación Interdisciplinaria de Frijol (PIIF)*, se elaboró y desarrolló un programa de colectas a nivel nacional, especialmente de las poblaciones de ciclo tardío (más de 6 meses de duración) y guía extralarga trepadora.

Esta clase de frijol se utiliza en las franjas de transición de climas cálido y semi-cálido húmedos de las cadenas montañosas del país, cultivado bajo temporal con uso de arado egipcio o, en su lugar, roza, tumba y quema con uso de palo sembrador y es caso control de competencia y depredación.

El programa de colectas incluye los estados: Nay., Jal., Mich., Gro., Oax., Chis., Ver., Tamps., Hgo., Pue., Mor. y Méx.; de estos, se exploró y colectó en Mor., Méx., Pue. y Oax.; durante los meses de diciembre de 1984 a febrero de 1985.

Se eligieron para este experimento algunas de las colectas de Puebla y Oaxaca debido a su mayor crecimiento vegetativo y amplitud de ciclo biológico, características ambas, tomadas como indicadores de un menor grado de domesticación.

* Este programa lo integran profesores del Centro de Botánica del Colegio de Postgraduados y tiene entre sus objetivos: generar y reunir información sobre frijol, así como entender la dinámica de su domesticación y evolución.

2. Material Biológico

Se trabajó con doce poblaciones de frijol, de las cuales diez fueron de frijol común y dos de Phaseolus coccineus, especie a la que pertenece el ayocote (J₀ y A).

Representan un amplio rango en grados de domesticación, tal como lo sugiere su variación en morfología y fenología.

En el extremo de mayor domesticación se encuentran los cultivos Cacahuete 72(C) y Mich.12-A-3(M), de hábitos determinado e indeterminado guía corta respectivamente. Este material se obtuvo de cosechas experimentales en el Laboratorio de Fisiología Vegetal del Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.

Las poblaciones restantes son de hábito indeterminado de guía larga y extra-larga. La población de guía larga procede de una colecta hecha en Michoacan por el Ing. Efraím Hernández Xolocotzi (X 16441); este material, sin embargo, es originario de Ixmiquilpan, Hidalgo.

Las poblaciones de guía extra-larga, exceptuando la silvestre, fueron colectadas por el autor en Puebla y Oaxaca (identificados con la letra J); son materiales regionales con más de seis meses de duración en sus ciclos biológicos.

La población silvestre es una colecta de P. coccineus ssp. formosus, hecha por el Biol. Luis M. Arias Reyes (A-422) y depositada en el Colegio de Postgraduados.

La siguiente tabla presenta las poblaciones utilizadas:

Identificación		Semilla		Procedencia
Colecta	Abreviatura	Color	Tamaño*	
Cacahuates 72	C	beigé	grande	**
Mich.12-A-3	M	negro	mediano	Michoacan
X 16441	X	rosa	grande	Hidalgo
J 175	J ₀	beigé	grande	Puebla
J 180 b	J ₁	negro	mediano	Puebla
J 197	J ₂	negro	mediano	Puebla
J 202 a	J ₃	negro	mediano	Oaxaca
J 204	J ₄	negro	mediano	Oaxaca
J 246	J ₅	beigé	mediano	Oaxaca
J 288	J ₆	beigé	mediano	Oaxaca
J 293 a	J ₇	negro	mediano	Oaxaca
A 422	A ₈	pardo	chico	Chiapas
		rojizo		

* Longitud: 7 mm < mediano < 12.6 mm (Hernández X. et al., 1979)

** Híbrido producido en el actual Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias.

3. Establecimiento del Experimento

a. Ubicación

El experimento se realizó en instalaciones del Colegio de Postgraduados y terrenos de la Universidad Autónoma Chapingo, Méx.

Chapingo se encuentra a los 19°29'N y 98°53'O, en la región central del país, con una altitud de 2243m y un clima C(w₀)(w)b (i')g (García, 1973, p.132; gráf. A-8).

b. Diseño y Factores Experimentales

La hipótesis se sometió a prueba evaluando la respuesta de las

poblaciones de frijol a la acción de los factores competencia y depredación, con un diseño experimental de parcelas divididas distribuidas en bloques al azar.

Originalmente se tenía previsto estudiar el factor competencia utilizando densidades controladas de Amaranthus cruentus y Sim-sia amplexicaulis (equivalente a 60,000 plantas/ha de cada especie), así como poblaciones naturales de arvenses.

Debido a problemas de germinación, sin embargo, se optó por usar en todos los casos poblaciones naturales de arvenses solamente; se consideró conveniente, asimismo, mantener la nomenclatura original ya que la semilla sembrada sesgaría la composición natural de las arvenses establecidas en los tratamientos respectivos.

El estudio del factor depredación, por otra parte, se determinó hacerlo -con excepción hecha del testigo- permitiendo el ataque de las poblaciones naturales de insectos.

Las diferentes poblaciones de frijol voluble constituyeron otro factor experimental que, combinadas con las 4 unidades definidas por los niveles usados de competencia y depredación dan 40 tratamientos según la nomenclatura del diseño experimental empleado (Cochran y Cox, 1973; Steel y Torrie, 1985).

Empero, pretendiendo enfatizar la importancia de las diferencias ambientales, se designó como tratamientos a las unidades experimentales (Cuadro 1), a pesar de lo cual, el análisis estadístico se hizo conforme a la estructura del diseño.

T	F	Competencia *	Depredación	Repeticiones
1		sin	todo el ciclo	3
2		<u>Amaranthus</u> <u>cruentus</u>	todo el ciclo	4
3		<u>Simsia</u> <u>amplexicaulis</u>	todo el ciclo	4
4		arvenses	todo el ciclo	4
t		sin	sin	3

Cuadro 1. Tratamientos experimentales(T). F - Factor ambiental; t - Testigo; (*) - por luz y espacio.

Para el crecimiento de los individuos de guía larga en los ambientes sin competencia, se usó como soporte tres plantas de maíz por mata, raza Chalqueño, cuya semilla fue proporcionada por el Departamento de Maíz del Campo Experimental del Valle de México, perteneciente al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias.

c. Parcelas Experimentales

Se emplearon parcelas de 2 m^2 , dentro de cada una de las cuales se transplantó dos individuos de guía larga de la misma variedad y se sembró doce de guía corta y doce de hábito determinado.

Se sembró en la misma parcela experimental individuos de distinto hábito a fin de que su evaluación final se hiciera con base en condiciones ambientales comparables; por otra parte, no se usó un mayor número de individuos de guía larga por parcela experimental, debido al gran desarrollo vegetativo que logran estos.

La distribución de los tratamientos se muestra en la fig. 2.

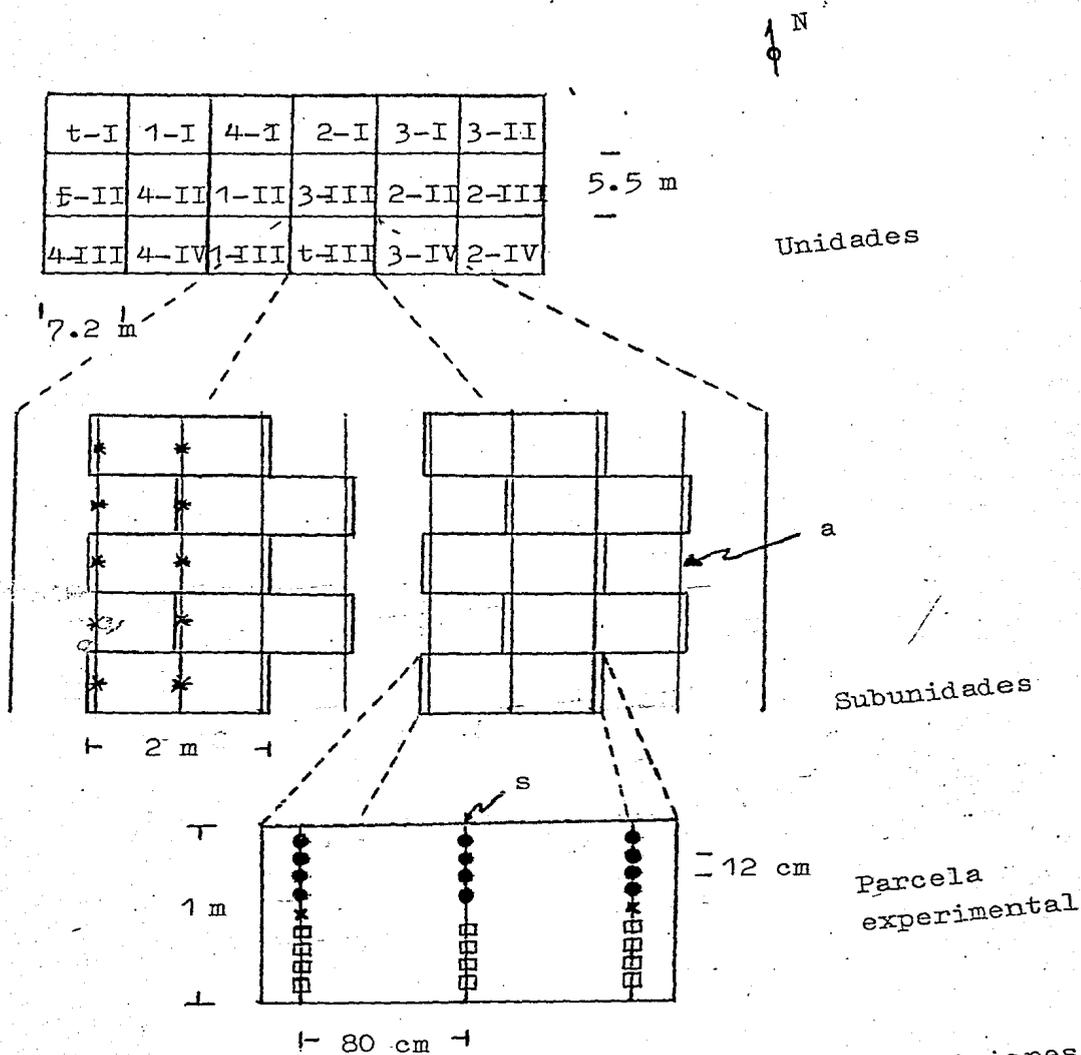


fig. 2 - Distribución de tratamientos (en arábigos), repeticiones (en románicos) y material biológico. Frijol: x - guía larga; ● - guía corta; □ - mata. t: Testigo. a: Espacio elegible para el muestreo de arvenses. S: Ojiva del surco. Se ejemplifica con dos hileras, la distribución de las espalderas de maíz (*) usadas en los ambientes sin competencia.

d. Variables

Durante el desarrollo del experimento, se hicieron las siguientes mediciones en las poblaciones de frijol.

Fenología(número de días a...): el inicio de la guía; formación de yemas florales; floración; llenado de la semilla; madurez fisiológica.

Competencia: altura del dosel de arvenses; altura máxima del frijol de guía larga y, longitud de las guías externas al dosel de arvenses.

Para evaluar la evolución del ambiente de competencia, se realizaron cuatro muestreos de las poblaciones de arvenses, aproximadamente a los 64, 99, 126 y 212 días después del primer riego. Las variables medidas fueron: composición florística y, altura, abundancia y biomasa(peso seco de la parte aérea) por especie.

Los muestreos de arvenses fueron extractivos, realizados en áreas (0.5 x 0.6 m) elegidas al azar de entre los espacios intermedios a las parcelas experimentales(fig. 2).

Después de la cosecha, se midieron las siguientes variables en los individuos de frijol:

- número promedio de nudos por planta;
- número y peso promedio de ramas por planta;
- número y peso promedio de vainas por planta;
- producción promedio de semilla por planta; y,
- producción total de semilla por población.

e. Constantes

Nutrientes y humedad fueron considerados constantes durante el

experimento, ya que se fertilizó el terreno en las etapas iniciales y se aplicaron los riegos que fueron necesarios.

Ambas prácticas se realizaron uniformemente en todas las parcelas experimentales.

No se homogeneizaron las características físicas del terreno; sus suelos son de color castaño claro, profundos, con texturas que van de arcillosa a migajón-arcillosa, y con un pH de 6.5 a 7.

4. Análisis Estadístico

Las inferencias que se hacen se basan en el análisis de la variación de los resultados, tanto por análisis de varianza, como a través de comparar los coeficientes de variación entre tratamientos de cada población.

En las variables en que se encontró diferencias significativas entre tratamientos, se determinó cuáles poblaciones eran estadísticamente distintas empleando la prueba de comparación de medias de Tukey al 5% de significancia.

5. Prácticas de Cultivo

a. Preparación del Terreno

Esta práctica incluyó ruptura, volteo y surcado del terreno, realizada con maquinaria durante el mes de febrero de 1985, por lo que para el momento en que establecieron las poblaciones de frijol, el terreno contaba con cerca de dos meses de barbecho posterior a su preparación.

La orientación y distancias del surcado se presentan en la fig.2.

b. Siembra

Debido a que las poblaciones de guía extra-larga son de ciclo tardío y, en consideración de que en Chapingo suelen presentarse heladas entre los meses de septiembre a marzo (en ocasiones hasta abril inclusive), la siembra de estas se hizo en macetas entre el 16 y el 18 de marzo con los propósitos siguientes:

- protegerles en contra de las heladas, lo cual permitió
- aumentar el tiempo disponible para su crecimiento.

No se les sembró con mayor anticipación debido al volumen limitado de suelo (las dimensiones de las macetas usadas fueron 7 x 7 x 14 cm), ya que éste podría retrasar el crecimiento de los individuos.

Los materiales de guía corta y de hábito determinado, se les sembró directamente en campo entre el 16 y el 18 de abril.

El maíz fue sembrado el 26 de marzo.

c. Transplante

Las plántulas del frijol de guía extra-larga fueron transplantadas entre el 13 y el 15 de abril.

d. Riego

- Almacigo. Se regó diariamente desde la siembra hasta cuatro días antes de su transplante.
- Campo. Se regó en cinco ocasiones, siendo las dos primeras con la finalidad de promover el establecimiento de las arvenses. Debido a que era necesario el desarrollo de una densa cubierta de estas, se optó por aplicar el volumen necesario para inundar los surcos hasta su cima; los posteriores riegos se hicie-

ron de la misma forma. El método empleado fue riego por gravedad. Las fechas de aplicación fueron: 21 a 23 de marzo; 30 y 31 de marzo; 1 y 2 de mayo; 14 a 16 de mayo y, 14 a 16 de octubre.

e. Fertilización

Se usó la fórmula 0 - 100 - 0, fertilizando el 22 y 23 de abril con superfosfato de calcio triple al 46% de P_2O_5 (203 g/surco/repetición); se aplicó en banda a mitad del talud del surco.

f. Control de Competencia

En el tratamiento 1 y en el testigo se deshirió con azadón en dos ocasiones: 20 y 22 de abril y, 28 de mayo.

g. Control de Depredación

Se aplicaron por aspersión, los siguientes insecticidas:

- Diazinon 25 E: 17.5 ml en 5 l de agua; aplicado al maíz como medida preventiva.
- Lannate: 10 g en 10 l de agua; aplicado al maíz y al frijol para controlar gusano "cogollero", "falso medidor", "thrips", "chicharritas" y "mosquita blanca".
- Lucathion 1000: 18.6 ml en 10 l de agua; aplicado al frijol como control de "conchuela".
- Lannate: 1 g en 1 l de agua; aplicado al frijol contra "pulgón" y "conchuela".

h. Control de Enfermedades

Se realizó control químico y manual en la siguiente forma.

h.1 - Control Químico

- Malathion 50 E: 45 ml en 12 l de agua; aplicado al maíz para controlar vectores de "rayado fino".
- Cupravit: 14.4g en 15 l de agua; aplicado al frijol para el control de roya.

h.2 - Control Manual

- Eliminación de las plantas de maíz enfermas de "rayado fino".
- Eliminación de Cuscuta sp.

i. Cosecha

Esta práctica fue secuencial, extendiéndose desde septiembre de 1985 a enero de 1986.

Resultados y Discusión

La presentación de los resultados y su análisis se hace en dos grandes secciones.

Primeramente, se describirá la evolución de las poblaciones de arvenses con las cuales compitieron las de frijol, y se tratará de explicar las causas de sus diferencias.

Se considera que esto es fundamental para comprender no sólo la respuesta de las poblaciones de frijol, sino también el porque fue necesario modificar la manera prevista de analizar los resultados de estas.

En la segunda sección se presenta y analiza la respuesta del frijol retomando en su oportunidad los resultados principales de la Evaluación de la Competencia.

La evaluación de la respuesta del frijol se hace a través de parámetros de fenología, morfología y, de reproducción. Las diferencias poblacionales se interpretan en términos de la relación homeostasis - domesticación.

I. Población de Arvenses: Evaluación de Competencia.

Es preciso iniciar este apartado con el siguiente señalamiento acerca de una de las condiciones ambientales en que prosperaron tanto las poblaciones de arvenses como las de frijol, dado que las afectó a todas si bien, no en la misma magnitud.

Se trata del ataque de que fueron objeto los individuos de todas estas poblaciones por parte de una especie parásita de la familia

Convolvulaceae(Sánchez, S.1980): Cuscuta sp.

Esta especie fue introducida deliberadamente hace cerca de doce años en el terreno donde se realizó la presente investigación; se intentó determinar la forma de controlarla, sin lograrlo.

Es una planta amarillenta, sin hojas y sin clorofila, salvo en los sépalos de las flores completamente desarrolladas, los cuales son de una intensa coloración verde. Sus flores son pentámeras, con corola gamopétala, blanca y lobulada.

Sus tallos, una vez enrollados en los órganos de las plantas que parasitan desarrollan haustorios, estructuras que establecen contacto con el floema de estas y aprovechan su savia.(fig. 3)

A pesar de los esfuerzos realizados por eliminarla, lo cual nunca se consiguió, esta especie modificó drásticamente el desarrollo del experimento, razón por la que se encontrará citada frecuentemente en la sección siguiente.

A. Muestreos

a.- Primer Muestreo

De acuerdo a los resultados de biomasa, altura y abundancia, en el tratamiento 2 se presentó la mayor intensidad de competencia al momento de este muestreo.(Cuadro 2)

En general, la variabilidad oscila entre 8 y 37 % principalmente correspondiendo los mayores valores al tratamiento 4, en tanto que la contraparte de ellos correspondió al tratamiento 2 en el cual llegó a 14 % como máximo.

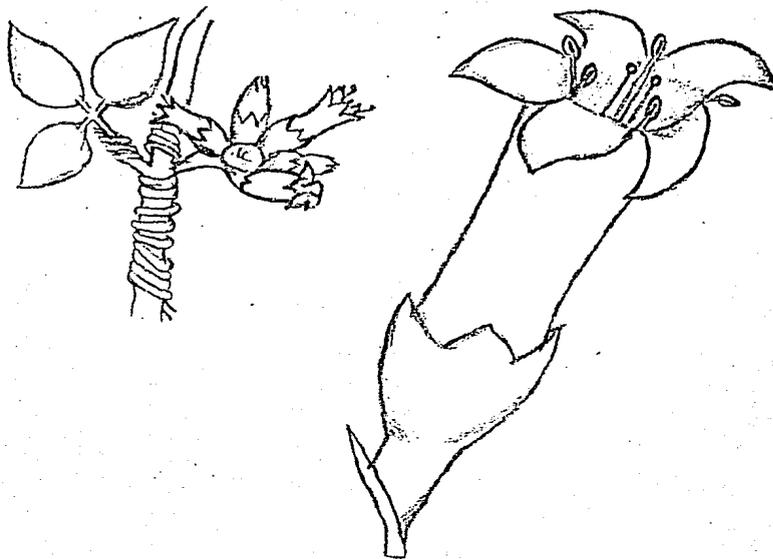


fig. 3 Ataque de Cuscuta sp. Las inflorescencias generalmente se presentan en los sitios de ramificación; las flores son blancas, pentámeras con ovario bilocular.

b.- Segundo Muestreo

Para este muestreo las relaciones entre los tratamientos cambian sustancialmente.

En este caso, se presenta la competencia más intensa en el tratamiento (T) 4, ya que a él correspondieron los mayores valores de abundancia, altura, número de estratos y biomasa (este último, 1 % inferior del máximo registrado que correspondió al T-3), se-

Cuadro 2. Arvenses: parámetros poblacionales; primer muestreo (62 a 68 días después del primer riego). T: Tratamiento; C.V.: Coeficiente de Variación(%).

T	+ Diversidad			* Abundancia			Biomasa (g)		
	2	3	4	2	3	4	2	3	4
\bar{x}	10	10	12.2	211.2	173.2	205.2	165.8	149.2	102.8
C.V.	12.2	15.8	17.7	13.9	21.1	36.8	6.5	3.3	33.5

T	Número de Estratos			Estrato de Mayor Importancia			Altura (cm) Máxima		
	2	3	4	2	3	4	2	3	4
\bar{x}	3.2	3.2	3.5	33.7	28.7	20	55.2	55.6	60.7
C.V.	13.3	13.3	14.3	8.5	27.3	14.1	11.6	9.6	25.2

+ número de especies

* número de individuos

gún se puede apreciar en el Cuadro 3.

La menor diversidad, abundancia, altura y biomasa, es decir, la menor intensidad de competencia, se presentó en T-2; esto refleja la mayor infestación de Cuscuta sp. observada en las parcelas de este tratamiento.

En términos generales, la variabilidad es mayor en este muestreo, aunque no hay una tendencia clara entre los tratamientos en cada uno de los atributos medidos.

Sin embargo, pueden hacerse las siguientes consideraciones que de marcan las diferencias ambientales encontradas.

T - 2 registró la mayor variación en diversidad, abundancia y altura máxima, al mismo tiempo que, fue el más consistente en los valores de biomasa y altura del estrato de mayor importancia. Esta mayor importancia se debe al hecho de haber presentado la mayor abundancia y biomasa relativas.

En T - 4 se presentó la mayor consistencia en altura máxima (atributo que fue, en general, el más homogéneo dentro de cada tratamiento), así como las mayores variaciones en abundancia, biomasa y altura del estrato de mayor importancia.

Estas diferencias no se habían presentado aún en el primer muestreo, durante el cual, como ya se indicó, existía una mayor homogeneidad general a pesar de haber tenido entre 20 y 40 % más individuos, pero tuvo asimismo, de 10 a 18 veces menos biomasa lo que sugiere una menor competencia general, residiendo en esto la explicación de su menor variabilidad.

Cuadro 3. Arvenses: parámetros poblacionales; 2º muestreo (94 a 104 días después del primer riego); T : Tratamiento.

T	+ Diversidad			* Abundancia			Biomasa (g)		
	2	3	4	2	3	4	2	3	4
\bar{x}	10	10.2	11.7	125.2	135.7	154.2	1694.7	1855.5	1826.9
C.V. (%)	29.1	8.1	19.4	32.4	18.3	32.1	21.2	42.9	38.1

T	Número de Estratos			Estrato de Mayor Importancia			M á x i m a		
	2	3	4	2	3	4	2	3	4
\bar{x}	4.5	4.5	4.7	71.2	92.5	117.5	108.5	116.5	138.2
C.V. (%)	11.1	11.1	9.1	7.8	37.7	33.9	9.5	8.9	6.3

+ número de especies

* número de individuos

c.- Tercer Muestreo

T 4 sigue representando la competencia más intensa, ya que posee los mayores valores de biomasa y altura. (Cuadro 4; gráf. A-2, A-4 y A-5)

Los valores de biomasa y altura del estrato de mayor importancia de este tratamiento, fueron superiores a los de T 3 y T 2 en un orden de 38 y 34 % y, 65 y 68 % respectivamente.

En T 2, asimismo, se registraron promedios de abundancia y altura máxima apenas 1 y 10 % inferiores a los de T 4. Esto sugiere una menor eliminación de individuos debida a la competencia (colateral con un menor crecimiento en talla y biomasa) y una mayor abertura en la estratificación vertical, en virtud de que el estrato de mayor importancia de T 2 representa, aproximadamente, sólo una tercera parte del correspondiente de T 4.

Por otra parte, existe una menor variabilidad que en el muestreo anterior.

En el T 2 se registraron los menores C.V. (con la única excepción del parámetro diversidad), lo que puede interpretarse como consecuencia de la presencia generalizada de Cuscuta que, mantuvo un menor crecimiento al mismo tiempo que, una mayor homogeneidad al impedir que se manifestaran relaciones de competencia más intensas como efecto colateral de la detención del crecimiento.

La mayor variabilidad en abundancia, biomasa y altura máxima se registró en el T 4; se considera que esto es resultado, tanto de la mayor competencia que se presentó en este tratamiento, como de un efecto más localizado atribuible a la acción de Cuscuta en razón de su menor abundancia.

Cuadro 4. Arvenses : parámetros poblacionales; 3^{er} muestreo (123 a 130 días después del primer riego); T: Tratamiento.

T	+ Diversidad			* Abundancia			Biomasa (g)		
	2	3	4	2	3	4	2	3	4
\bar{x}	9.7	8.7	12	109.7	92.7	110.2	1304.9	2240.9	3464.5
C.V. (%)	12.9	23.7	11.8	15.9	19.8	36.6	13.3	53.1	46.9

T	Número de Estratos			Estrato de Mayor Importancia			Al t u r a (cm) Má x i m a		
	2	3	4	2	3	4	2	3	4
\bar{x}	5.3	5.7	4.7	60	118.3	174	169.3	149	1187
C.V.	8.8	16.6	17.4	13.6	36.6	15.2	13.1	16.9	17.7

+ número de especies

* número de individuos

d.- Cuarto Muestreo

En este último muestreo sólo permanecen como fuente de competencia interespecífica las arvenses del tratamiento 4.

Se registró una notable reducción de los valores promedio de abundancia y biomasa; estos representan aproximadamente el 29 y 47 % de los valores respectivos del tercer muestreo. (Cuadro 5; gráf. A-1 y A-2)

En altura, en cambio, es hasta este muestreo en el que se registran los máximos valores: gráf. A-4 y A-5

El valor promedio de biomasa por individuo fue también superior, en este caso 38 %, al muestreo anterior. Se considera que esta es la resultante, tanto del hecho de que los individuos que sobrevivieron hasta este muestreo aún no habían terminado de crecer durante el inmediato anterior, así como de una posible reacción compensatoria entre una menor competencia, es decir, una menor densidad, y una mayor producción de biomasa en cada uno de los individuos restantes.

Se trata entonces, de parcelas con pocos individuos (32 por área de muestreo: 0.3 m^2) pero de mayor masa relativa, donde los estratos inferiores son abiertos, y el estrato de mayor importancia se ubica cerca del dosel superior.

Cuadro 5. Arvenses: parámetros poblacionales; 4º muestreo
(211 y 212 días después del primer riego);

: Tratamiento.4

	\bar{x}	C.V.(%)
Diversidad	5.25	24.7
Abundancia	32.2	37.1
Biomasa (g)	1640.6	35.5
Núm. de Estratos	4.2	10.2
Estrato de Mayor Importancia (cm)	197.5	12.6
Altura Máxima (cm)	205	7.3

B. Composición Florística

La cubierta de arvenses estuvo compuesta en su mayoría por 22 especies, de las cuales, 6 fueron encontradas en todos los muestreos y otras 3 en los tres primeros. Tales especies se enlistan a continuación.

Especie	Presencia (núm. de muestreos)	Valor de Importancia(%)
<u>Amaranthus hybridus</u>	4	40.4
<u>Bidens odorata</u>	4	10
<u>Eleusine multiflora</u>	4	9.5
<u>Simsia amplexicaulis</u>	4	7.9

<u>Eragrostis mexicana</u>	4	4.8
<u>Portulaca oleracea</u>	4	3.6
<u>Cyperus esculentus</u>	3	4.2
<u>Galinsoga parviflora</u>	3	3.8
<u>Chenopodium album</u>	3	3.4

Como se podrá notar, sólo cuatro especies representaron cerca del 70 % de la cubierta de arvenses; de estas, Amaranthus hybridus y Simsia amplexicaulis, constituyeron el soporte principal de los individuos de frijol de guía larga, permitiendo que estos compitieran eficazmente por luz y pudieran incluso, dominar el dosel.

El listado completo de las especies encontradas, así como sus respectivos valores de importancia (Müeller-Dombois y Ellenberg, 1974) por tratamiento y muestreo aparecen en el Apéndice.

II. Respuesta del Frijol

Como se indica en el apartado de Evaluación de Competencia, en todas las parcelas donde se permitió el establecimiento de arvenses, prosperó una especie (Cuscuta sp.) que parasitó por igual tanto a las arvenses como a las poblaciones de frijol.

El efecto que produjo, sin embargo, no fue el mismo en los distintos ambientes de cultivo ya que su abundancia fue diferente en cada uno de ellos.

Modificó drásticamente la dinámica de crecimiento de las arvenses pues por ejemplo, donde su presencia fue poca y mejor controlada, las arvenses en su conjunto alcanzaron mayor porte, y en virtud de las presiones de competencia que se generaron, hacia el final del experimento se presentó una situación caracterizada por poblaciones poco diversas, de escasa abundancia por especie y, donde las especies que lograron desarrollar la mayor biomasa dominaron la cubierta vegetal.

En las parcelas donde se propagó más Cuscuta, la situación fue marcadamente diferente, pues se trató de poblaciones de arvenses más abundantes pero con un menor desarrollo general tanto en biomasa como en altura. Esto sugiere que, el parasitismo al disminuir el crecimiento de cada individuo aminoró al mismo tiempo las presiones de competencia por luz; efecto que es contrario al ambiente que se buscaba promover para evaluar las poblaciones de frijol.

Por otra parte, el efecto que tuvo sobre el frijol fue "enmascarar" la acción de los factores en estudio, en razón de lo cual, la evaluación de estos que se hace a continuación es con base en

los tratamientos 1 y 4 comparándolos con el tésigo, en los que, la presencia de Cuscuta fue escasa o nula.

Las poblaciones de los ambientes 2 y 3 tuvieron que ser descartados del análisis final, ya que fue necesario como medida de control última para evitar la mayor propagación de Cuscuta, eliminar la cubierta de arvenses después de su tercer muestreo.

Se utilizó esta circunstancia, sin embargo, para hacer una cuantificación morfológica de los individuos de guía larga y extra-larga que incluyó nudos, ramas, hojas, racimos en flor o botón e, infrutescencias. Esta información adicional se presenta, bajo el encabezado "~~Término de la Competencia~~", para caracterizar en mayor medida las diferencias en aptitud competitiva de las poblaciones tardías que son sugeridas por los muestreos realizados in situ.

Por otra parte, la alta mortalidad originada por la acción de hongos de raíz sobre los individuos de frijol, principalmente sobre los que se hallaban en competencia, obstaculizó aún más el análisis estadístico.

Esta clase de hongos prospera en ambientes húmedos, los cuales eran propiciados precisamente por las densas poblaciones de arvenses: disminuye la ventilación y evaporación, lo cual favorece el mantenimiento de humedad por más tiempo que en las parcelas sin competencia.

La pérdida de individuos de frijol en todas las poblaciones fue de tal magnitud que, impidió hacer una estimación confiable de los "datos perdidos".

Debido a lo anterior, se evaluó estadísticamente sólo los resultados de los ambientes sin competencia, esto es, sólo el factor depredación. Las respuestas ante los factores competencia-depredación, se evalúan exclusivamente con base en diferencias proporcionales.

El período de heladas, finalmente, impidió también hacer una evaluación conjunta de todas las poblaciones de frijol. Las heladas se presentaron en distinto momento respecto de la fenología de cada una de las poblaciones en estudio, introduciendo un efecto que no era posible separar y cuantificar dentro de la respuesta observada en cada una de ellas.

No obstante, en virtud de que el inicio del período de heladas coincidió en sentido amplio con las mismas etapas fenológicas de ciertas poblaciones, se consideró adecuado agrupar y evaluar la respuesta de estas en subconjuntos. La agrupación resultante fue:

Poblaciones	Fase Fenológica al Inicio del Período de Heladas
C, M, X, J ₁ , J ₂	Habían terminado su ciclo.
J ₀ , J ₃ , J ₅	Habían empezado el llenado de las semillas.
J ₄ , J ₆ , J ₇	No comenzaban aún el llenado de las semillas.

Debido a lo anterior, se evaluó estadísticamente sólo los resultados de los ambientes sin competencia, esto es, sólo el factor depredación. Las respuestas ante los factores competencia-depredación, se evalúan exclusivamente con base en diferencias proporcionales.

El período de heladas, finalmente, impidió también hacer una evaluación conjunta de todas las poblaciones de frijol. Las heladas se presentaron en distinto momento respecto de la fenología de cada una de las poblaciones en estudio, introduciendo un efecto que no era posible separar y cuantificar dentro de la respuesta observada en cada una de ellas.

No obstante, en virtud de que el inicio del período de heladas coincidió en sentido amplio con las mismas etapas fenológicas de ciertas poblaciones, se consideró adecuado agrupar y evaluar la respuesta de estas en subconjuntos. La agrupación resultante fue:

Poblaciones	Fase Fenológica al Inicio del Período de Heladas
C, M, X, J ₁ , J ₂	Habían terminado su ciclo.
J ₀ , J ₃ , J ₅	Habían empezado el llenado de las semillas.
J ₄ , J ₆ , J ₇	No comenzaban aún el llenado de las semillas.

En atención a todo lo anterior, es que en adelante se considera y denomina como Ambientes de Cultivo en vez de Tratamientos, a los distintos ambientes definidos por las presiones de competencia, depredación y parasitismo, en que crecieron las poblaciones de frijol.

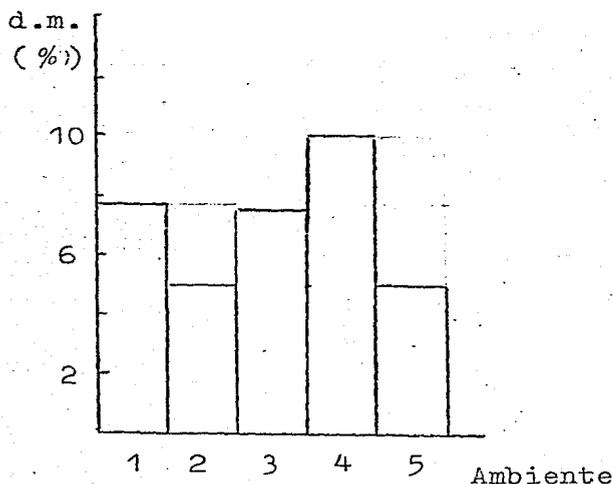
Este cambio es algo más trascendente que un mero cambio de denominación, en virtud de que la aplicación de un tratamiento supone tener control sobre los factores en estudio, de modo tal que pueda ser discernible y cuantificable su efecto; en este experimento se presentaron contingencias ambientales que no permitieron tal control, pero que, sin embargo, no impidieron evaluar las diferencias en capacidad homeostática existentes entre las poblaciones.

A fin de usar la misma nomenclatura base, en adelante el testigo es denominado también ambiente de cultivo y se le identifica con el número cinco.

a, Fenología

a.1 - Inicio de la Guía

En el número promedio de días al inicio de la guía (Cuadro 6), se encontró una gran similitud tanto entre poblaciones para un ambiente dado, si se exceptua la única población perenne incluida en el experimento (gráf. 1), como entre ambientes de cultivo para una misma población, pues en este caso, la diferencia máxima registrada fue de 5 % (2 días).



gráf. 1. Número de días al inicio de la guía: diferencia máxima (d.m.) entre poblaciones. No se incluye a la población perenne (A).

$$d.m. = \frac{\text{máx.} - \text{mín.}}{\text{mín.}} \cdot (100)$$

No se observa tendencia alguna de cambio ni en las medias ni en los coeficientes de variación, por lo que se juzga que las breves diferencias encontradas obedecen básicamente a diferencias poblacionales más que a los factores evaluados.

Cuadro 6. Número promedio de días al inicio de la guía. Amb.: Ambiente;
 C: Competencia; D: Depredación; T: Testigo; C.V.: Coeficiente de Variación(%)

Amb.	Factor	X	J ₁	J ₂	J ₀	J ₃	J ₅	J ₄	J ₆	J ₇	A
1	D \bar{x}	39	40	42	40	41	40	41	44	42	75
	C.V.	2.4	1.8	5	0	5	3.5	3.4	2.5	3.5	0
2	C-D \bar{x}	41	40	40	40	41	40	42	41	42	73
	C.V.	5	1.7	3.2	1.6	3.5	3.6	2.4	5	4.5	2
3	C-D \bar{x}	41	42	40	40	41	40	42	43	43	73
	C.V.	5	3	2.5	0	3.6	3	3	2	2	0
4	C-D \bar{x}	41	40	41	41	41	41	41	44	42	75
	C.V.	3.3	1.6	3.1	3.2	3.5	4.5	3.3	1.6	4.4	0
5	T \bar{x}	41	40	40	40	41	40	41	42	42	75
	C.V.	5	1.2	3.5	2.8	4.6	3.7	4.6	4	5.1	0

a.2 - Primordios Florales

Para el momento en que se registra esta variable, ya se apuntan diferencias tanto entre poblaciones como entre ambientes de cultivo (Cuadro 7).

En primer término, salvo las colectas J_0 y J_2 , existe en los ambientes limitantes la tendencia hacia el retraso fenológico, especialmente en los ambientes con competencia, donde en general, es menor de 20%.

Los mayores retrasos respecto del testigo, se registraron en la colecta X.

En relación a la colecta perenne (A), sólo llegaron a formarse yemas florales en el ambiente 1 por lo que no es posible hacer comparación alguna con ningún otro ambiente.

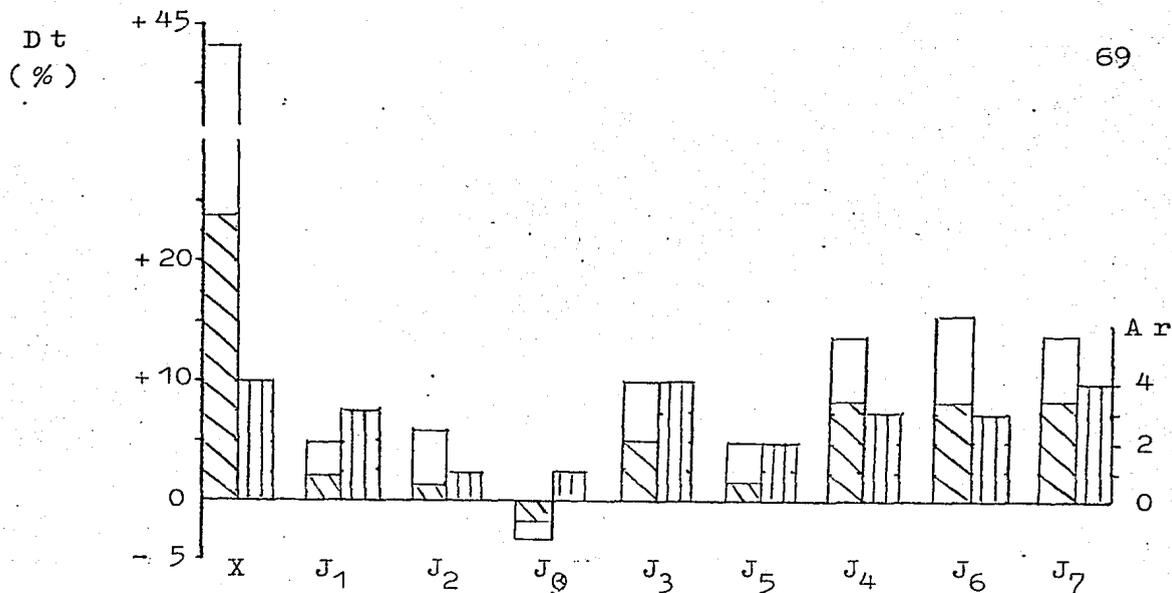
Por otra parte, la variación poblacional confirma la tendencia anterior, es decir, la combinación competencia-depredación ejerció un mayor efecto que el factor depredación sólo: son mayores los C.V. en los ambientes con competencia.

Al promediar el efecto que tienen los ambientes limitantes en esta variable, se encuentra dos resultados notoriamente contrastantes (gráf. 2).

En primer lugar, que el conjunto de poblaciones de guía extra-larga y ciclo tardío presentan retrasos fenológicos menores que la colecta de guía larga y de ciclo medio (X-16,441), que es

Cuadro 7. Número promedio de días a formación de primordios florales. Amb: Ambiente; C: Competencia; D: Depredación; P: Parasitismo; T: Testigo; C.V.: Coeficiente de Variación (%).

Amb	Factor	X	J ₁	J ₂	J ₀	J ₃	J ₅	J ₄	J ₆	J ₇	A
1	D \bar{x}	71	117	136	131	148	145	159	146	162	230
	C.V.	10.4	5.1	0	2.3	5	5.6	7.4	4.5	10.4	0
2	C-D-P \bar{x}	60	111	137	132	156	153	141	154	162	-
	C.V.	16.7	22.1	4.8	4.8	10.9	15.4	0	8.8	4.6	
3	C-D-P \bar{x}	58	120	138	135	160	152	159	163	180	-
	C.V.	5.7	6.9	15.4	4.5	8.3	21.8	11.9	18.5	13.2	
4	C-D \bar{x}	57	119	146	130	148	144	164	169	180	-
	C.V.	16.2	12.3	5.6	16	6.7	4.3	11.1	5.8	4.6	
5	T \bar{x}	49	115	137	133	145	146	144	146	157	-
	C.V.	9.1	0.8	0	2.5	4.7	4.5	3.6	4.5	7.7	



gráf. 2. Diferencia en el promedio de días a formación de primordios florales respecto del testigo (Dt): máxima (□) y promedio (▣). Número de ambientes en los que se registró retraso fenológico: Ar (▨).

más domesticada que aquellas; por otra parte, dentro del grupo tardío, se observa un consistente aumento en la modificación fenológica según sea mayor la amplitud del ciclo de cada colecta.

Se considera que estas diferencias son de distinta naturaleza; debe tomarse en cuenta que no toda modificación es adaptativa en sí misma: puede ser evidencia de la baja capacidad adaptativa de una población o, el medio que le permita su adaptación al ambiente.

Por lo tanto, es necesario disponer de mayor información para poder explicar estas diferencias.

Es necesario destacar, sin embargo, que J₀ (Phaseolus coccineus

ssp. darwinianus), considerada como menos domesticada que cualesquiera de las poblaciones de Phaseolus vulgaris, registró valores promedio menores a los del testigo. Este hecho tiene los dos siguientes significados: primeramente, que el gradiente ambiental no fue lo suficientemente amplio como para producir el mismo efecto en J_0 que en las demás poblaciones; asimismo, que la domesticación ha reducido la capacidad de resistencia a las limitantes del ambiente.

a.3 - Inicio de Floración

Se encontró un retraso general en todas las poblaciones ante los ambientes limitantes, siendo mayor éste en los que involucraron competencia: de 2 a 30 % aproximadamente. (Cuadro 8)

Puede sin embargo, reconocerse un mayor retraso en la mayoría de las poblaciones que prosperaron en los ambientes 2 y 3, tendencia que no se apreciaba al momento de la aparición de las yemas florales.

Aparentemente entonces, el factor parasitismo ocasiona un retraso adicional al originado por la combinación competencia-depredación; no fue cuantificado este efecto en virtud de que no era posible cuantificar la presencia de la planta que parasitó a los individuos de frijol, misma que, por otra parte, era constantemente modificada en los intentos por terminar con el parasitismo. Esto último permite comprender el hecho de que no exista una diferencia consistente entre los ambientes 2 y 3.

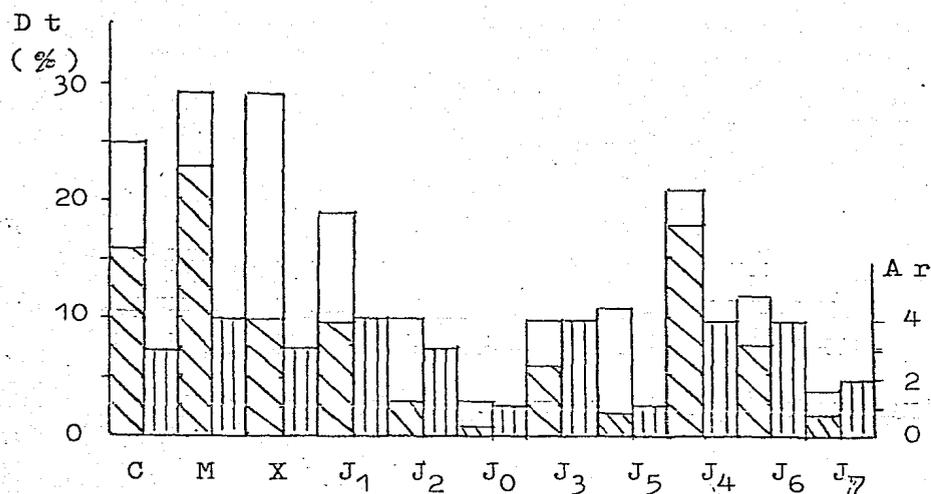
Por otra parte, la variabilidad poblacional fue en general baja,

Cuadro 8. Número promedio de días al inicio de la floración. Amb: Ambiente de Cultivo; C: Competencia; D: Depredación; P: Parasitismo; T: Testigo; C.V.: Coeficiente de Variación (%).

Amb	Factor		G	M	X	J ₁	J ₂	J ₀	J ₃	J ₅	J ₄	J ₆	J ₇
1	D	\bar{x}	46	77	104	134	167	165	191	185	200	206	207
		C.V.	2.7	6.1	12.3	3.6	0.3	7.1	2.4	4	2.9	3.5	3.7
2	C-D-P	\bar{x}	59	88	85	137	168	164	207	211	211	217	-
		C.V.	8.8	7.4	17.8	18.7	12.1	3.3	2.7	4.8	0	4.9	
3	C-D-P	\bar{x}	57	85	79	155	164	169	196	187	213	206	217
		C.V.	12.7	10.5	3.4	4.3	12.9	7.9	3.1	10	7.1	3.2	7.4
4	C-D	\bar{x}	57	87	87	143	181	165	205	191	211	211	217
		C.V.	11.3	9	13.6	8.7	8.9	15.1	5.3	6.7	7.8	7	4.9
5	T	\bar{x}	47	68	81	130	164	164	188	190	176	194	209
		C.V.	4.6	11.1	7	1.7	6.6	4.6	7.9	1.7	8.7	2.7	6.9

pues en la mayoría de las colectas fue menor a 10 %.

Las mayores variaciones tienden a presentarse en los ambientes con competencia y, considerando a todos los ambientes en conjunto, la variación es menor en las colectas de ciclo tardío ($J_0, J_3 - J_7$).



gráf. 3. Diferencia en el promedio de días al inicio de floración respecto del testigo (Dt): máxima (□) y promedio (▨). Número de ambientes en los que se registró retraso fenológico mayor a 1%: Ar (▧).

Respecto del efecto que tuvieron los factores ambientales sobre las medias de cada población, se puede observar en la gráf. 3 que éste tiende a ser mayor en las de hábito determinado (C) e indeterminado guía corta (M); nuevamente, dentro de las poblaciones de guía larga, el menor efecto se presenta en la colecta J₀.

a.4 - Llenado de las semillas

Por "llenado" se hace alusión al traslado y almacenamiento de nutrientes en la semilla, carbohidratos y proteínas principalmente. Se registró este evento en el momento en que eran visibles en las vainas ensanchamientos en las zonas correspondientes a las semillas, de tal forma que el fruto visto a lo largo, exhibe una sucesión de cimas y depresiones en cada una de sus valvas.

Se encontró un retraso general menor a 10% en las colectas de guía larga que crecieron en ambientes limitantes (Cuadro 9); hubo poblaciones específicas en las que este efecto fue mayor como es el caso de las colectas J_1 y J_4 , en las que el retraso fue de 11.7 y 13% en promedio respectivamente (gráf.4). Dentro de los ambientes limitantes se registró un mayor efecto en aquellos que incluyeron competencia: de 3 (J_4) a 19% (J_0) superior a la respuesta inducida por el factor depredación sólo.

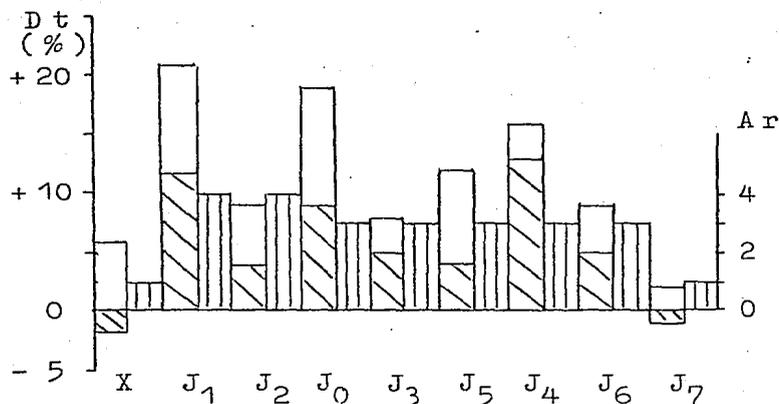
La variabilidad poblacional, asimismo, sigue la tendencia apuntada por los valores promedio: tiende a ser mayor en los ambientes limitantes, en los que, particularmente en aquellos con competencia, alcanza valores máximos que superan a los correspondientes testigos en un orden de 75(X) a 2400% (J_5) respectivamente.

Sin embargo, la variabilidad general es relativamente baja, pues en el 90% de los casos es menor al 10% (Cuadro 9).

Es de llamar la atención, que las colectas de guía larga y de ciclo más tardío (J_3, J_4, J_6, J_7), sean las que menor variación muestra

Cuadro 9. Número promedio de días al llenado de las semillas. Amb: Ambiente de Cultivo; C: Competencia; D: Depredación; P: Parasitismo; T: Testigo; CV: Coeficiente de Variación(%); Gral: General.

Amb	Factor	X	J ₁	J ₂	J ₀	J ₃	J ₅	J ₄	J ₆	J ₇
1	D \bar{x}	136	172	195	200	212	214	229	227	245
	CV	8	6.8	2.2	5.8	0	3.3	5.6	4.4	4.6
2	C-D-P \bar{x}	119	171	195	214	230	237	-	-	-
	CV	14.7	16.8	10.3	5.4	0	5.4			
3	C-D-P \bar{x}	127	191	203	240	229	215	230	236	234
	CV	4.7	3.9	7.2	2.6	1.8	9.6	0	2.7	0
4	C-D \bar{x}	122	186	211	202	232	219	241	218	236
	CV	7.9	10.8	7.4	6.2	4.2	7.6	6.5	5.3	2.7
5	T \bar{x}	128	158	194	201	214	213	207	217	240
	CV	4.5	1.5	3.4	2.6	5.2	0.4	7.7	5.8	3.7
Gral	\bar{x}	125	176	200	214	222	219	223	224	241
	CV	10.3	11.2	7.4	7.9	4.2	7.7	7.2	5.2	3.9



gráf. 4. Diferencia en el promedio de días al llenado de la semilla respecto del testigo (Dt): máxima(□) y promedio(▨). Número de ambientes en los que se registró retraso fenológico: Ar (▧).

ron evaluando su respuesta en todos los ambientes: C.V. general.

En la respuesta promedio y máxima de esta variable (gráf. 4), no se aprecia una tendencia clara de variación entre las poblaciones lo que es posible se deba al inicio del período de heladas; esto sucedió a los 224 días después de la siembra.

Como es sabido, la temperatura ambiental afecta de manera muy importante el desarrollo de los organismos, induciendo en ellos modificaciones fenotípicas o bien, diferenciación ecotípica (Beadle C., et al. 1985); claro que, esto en el mejor de los casos, pues puede llegar a provocar la muerte.

Las bajas temperaturas pueden afectar drásticamente el crecimiento de los vegetales, ya que muchas de las reacciones que ocurren durante el funcionamiento normal de un individuo son termosensibles; es por ello que disminuye la fotosíntesis así como el transporte y acumulación de fotosintatos, y en general, la tasa de

crecimiento.

El efecto visible de estos cambios es: el retraso general de la fenología de los organismos, así como la pérdida de muchos de sus órganos bien sea de forma directa o indirecta.

Si el frío es lo suficientemente intenso, puede provocar la "que madura" de hojas y tallos y la abscisión de flores y vainas jóvenes. Estas pérdidas disminuyen el potencial de producción de semilla, al margen del efecto directo que tiene retardando el traslado y acumulación de reservas en las semillas; cabe mencionar que el frijol es una especie particularmente sensible a sufrir daños ocasionados por el frío (Cordner, 1933; Stobbe et al., 1966; Salisbury y Ross, 1978; Stephenson, 1981; Mederski, 1983; Beadle et al., 1985).

De acuerdo a lo anterior y dado que las poblaciones tardías estuvieron expuestas al período de heladas desde los momentos iniciales de sus respectivas fases de llenado de semillas, se considera que este factor ambiental es el responsable de que las diferencias poblacionales se ahondaran desbalanceadamente hacia las de mayor duración en su ciclo biológico.

a.5 - Madurez Fisiológica

Con esta designación se hace referencia al momento en que los frutos de una planta han completado su desarrollo y pueden servir como diseminulos.

En el caso del frijol, ya ha concluido el traslado de fotosintatos a las semillas y estas junto con el pericarpio del fruto han

perdido la humedad suficiente como para no germinar en la vaina; generalmente la humedad residual de la semilla oscila entre 10 y 12 % de su peso fresco.

Se trata entonces, de la conclusión del ciclo biológico de la planta, y los indicadores externos de este momento, por lo que toca al fruto son, el cambio de color y consistencia de la vaina.

Se encontró, en general, un breve retraso (menor a 10%) en esta variable, tanto en los promedios y C.V. por ambiente y por población, como en los de cada población en todos los ambientes.

Es necesario abundar en lo siguiente, sin embargo, a fin de caracterizar las diferencias entre las poblaciones de acuerdo a su correspondencia con el inicio del período de heladas.

En el primer grupo, que corresponde a las poblaciones que concluyeron sus ciclos biológicos antes del período de heladas, se puede observar que las de hábito determinado (C) e indeterminado guía corta (M), tienden a presentar las mayores variaciones respecto del testigo, siendo mayor su retraso en el ambiente 4, el cual representa la mayor intensidad de competencia. (gráf. A-2, A-4, A-5, 5; Cuadro 10)

Destaca sobremanera la respuesta de la población de mata (C), el extremo de mayor domesticación de las aquí evaluadas, ya que su retraso fluctuó entre 20 y 40% aproximadamente en todos los ambientes que incluyeron competencia (gráf. 5)

Debido a que la intensidad de los factores en estudio aumentó con el paso del tiempo, y buscando establecer una base más confiable de comparación entre poblaciones que difieren en ciclo biológico.

Cuadro 10. Número promedio de días a madurez fisiológica. Amb: Ambiente de Cultivo; C: Competencia; D: Depredación; P: Parasitismo; T: Testigo; CV: Coeficiente de Variación(%). Las letras a,b,c,d,x y z, indican diferencias significativas al 5% con la prueba de Tukey.

Amb	Factor		C	M	X	J ₁	J ₂	J ₀	J ₃	J ₅	J ₄	J ₆	J ₇
1	D	\bar{x}	109 ^d	144 ^c	163 ^c	204 ^{ab}	288 ^a	246 ^x	250 ^x	257 ^x	258 ^z	258 ^z	267 ^z
		CV	8.6	1.6	11	3.7	3.5	2.3	2.4	3.2	6	4.5	5
2	C-D-P	\bar{x}	131	147	147	202	224	257	267	269	-	-	-
		CV	4.8	3.8	9.4	5.4	9.6	1.2	0	5.2			
3	C-D-P	\bar{x}	130	152	151	210	231	266	271	238	247	258	-
		CV	1.5	1.9	3.7	4.1	7.2	4.4	5	8.2	0	4.6	
4	C - D	\bar{x}	154	164	153	210	251	259	262	268	268	251	262
		CV	8.9	2	4.1	9.9	7.3	5.4	3.4	5.8	6.2	4.8	0.9
5	T	\bar{x}	109 ^d	142 ^c	154 ^c	196 ^b	219 ^{ab}	251 ^x	252 ^x	257 ^x	249 ^z	254 ^z	279 ^z
		CV	8.6	1.7	3.7	1.4	6.8	1	4.8	0.9	4.5	2.8	3
General		\bar{x}	129	150	153	205	231	255	259	259	258	256	272
		CV	14.7	5.8	7.9	5.5	8.7	3.8	4.6	6.1	5.7	4.1	4.5

gico y por tanto en las presiones que enfrentan, se podría hacer una subdivisión adicional dentro de este grupo separando las más precoces que incluyan, no obstante, diferencias en hábito de crecimiento y ciclo biológico; de acuerdo a esto, C, M y X, serían consideradas por separado de J_1 y J_2 .

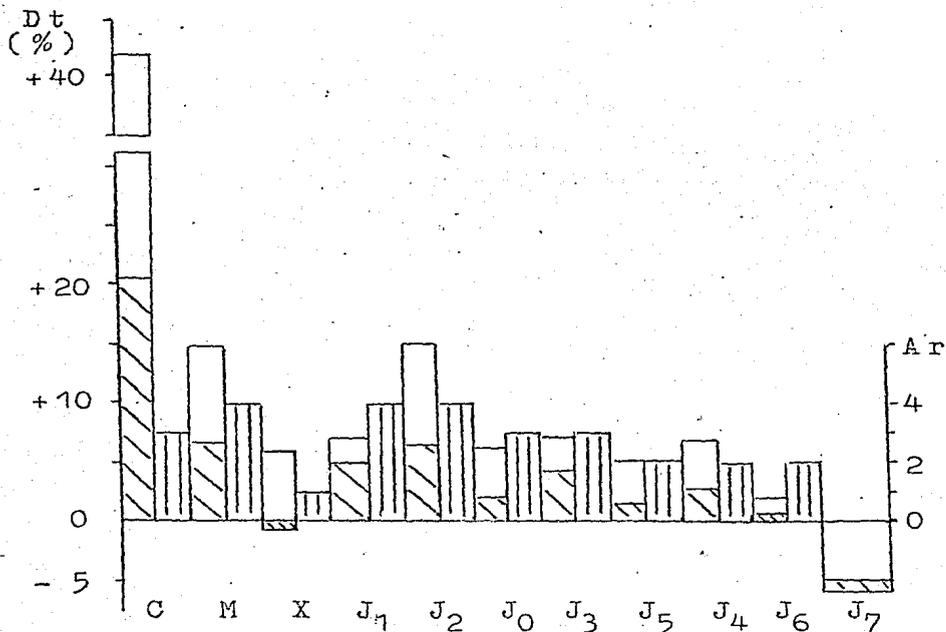
Dentro del primer subgrupo, la población que se espera muestre la mayor capacidad de adaptación (homeostasis), es la colecta X y su contraparte la población C.

Los resultados de esta variable confirman la hipótesis tal como se evidencia en la gráfica 5.

Se puede observar asimismo, que las colectas J_1 y J_2 a pesar de haber estado sujetas por más tiempo a las presiones del ambiente, tuvieron modificaciones de alrededor de 5% en promedio, que son incluso menores a las de la población menos expuesta a las limitantes del medio, la población C; aparentemente entonces, no es necesario hacer tal subdivisión en virtud de la gran capacidad de adaptación que muestran estas colectas.

El análisis estadístico, por otra parte, indica que el factor de depredación no ejerció influencia significativa en la duración final de cada población; confirma además, que el material más precoz es la población C, y el más tardío lo constituyen las colectas J_1 y J_2 .

Con base en lo anterior, se puede concluir que las poblaciones de guía larga y tardías tienen una mayor capacidad de adaptación a las presiones ambientales, en este caso, a la combinación compe-



gráf. 5. Diferencia en el promedio de días a madurez fisiológica respecto del testigo (Dt): máxima (□) y promedio (▨). Número de ambientes en los que se registró retraso fenológico: Ar (▤).

tencia-depredación, lo cual se evidencia en que son menos modificadas por estas.

Por lo que hace a las restantes colectas de guía larga y tardías, no se encontró diferencias significativas ni entre ambientes, es decir, el factor depredación no tuvo efecto sobre la duración de los ciclos biológicos, ni entre poblaciones, esto es, todas las poblaciones son estadísticamente iguales en la duración de sus ciclos. Posteriormente se explicará la posible razón de este resultado.

Al considerar los factores competencia-depredación, se evidencia un retraso fenológico en la mayoría de las poblaciones; este re-

traso fue menor a 10% en todos los casos, lo mismo que la variabilidad poblacional, esta última tanto en cada uno de los ambientes como en el conjunto de ellos(gráf. 5).

Aún cuando las condiciones ambientales en las que prosperaron estas colectas fueron más severas(competencia, depredación, parasitismo y hacia el final de sus ciclos, heladas), registraron los menores C.V. general, lo cual se traduce en una mayor capacidad de adaptación(Cuadro 10).

Es de llamar la atención también que, los menores valores de variación general los hayan presentado las colectas J_0 , J_6 y J_7 . J_0 pertenece a una especie, Phaseolus coccineus, que tiene una historia de domesticación más reducida que la del frijol común, alrededor de un tercio de la de éste(Kaplan, 1965); en tanto que las poblaciones J_6 y J_7 representan el extremo de menor domesticación dentro del conjunto de frijol común evaluado.

Así que, de acuerdo a la hipótesis de trabajo, son poblaciones como estas en las que se espera encontrar la menor modificación inducida por el ambiente, la mayor homeostasis; los resultados parecen confirmar dicha hipótesis.

Recapitulando, se puede señalar que las presiones ambientales ensayadas en este experimento, aumentan la duración de los ciclos biológicos.

Lo anterior concuerda con lo encontrado por López C.(1982), quien aplicando distintas intensidades de poda sobre Phaseolus vulgaris(X 16441), encuentra entre otros resultados que, se re

tarda el final de la floración y la madurez fisiológica en todos los niveles practicados de poda; las intensidades extremas que usó fueron - según su nomenclatura -, 9 - 0 - 0 y 17 - 20 - 20 refiriéndose al número de nudos que dejaba en el tallo principal, ramas primarias y secundarias respectivamente.

Asimismo, Campos E.(1983), evaluando el efecto de arvenses, plagas y sistemas de producción sobre tres poblaciones de frijol común de diferente tipo de crecimiento(mata, mateado y enredador), encuentra que cuando crecen con competencia durante todo el ciclo, la madurez fisiológica se retarda en todas ellas. Debe destacarse que, la menor modificación se presentó en la población de hábito indeterminado, guía larga, el más tardío de los tres evaluados.

Por otra parte, de los factores evaluados la combinación competencia-depredación produce un mayor efecto que el factor depredación sólo.

Coinciden con este señalamiento los resultados de Campos E.(1983) y de Miranda C.(1971), este último evaluando el efecto de malezas, plagas y fertilizantes sobre la producción de tres variedades de diferente hábito y ciclo de crecimiento.

Y, finalmente, que las poblaciones de hábito indeterminado, con crecimiento enredador y de ciclo tardío, son las menos modificadas por las presiones ambientales.

b. Competencia

Durante el período de competencia se midió sólo la respuesta de las poblaciones de guía larga, ya que incluir diferentes hábitos de crecimiento dificultaría hacer una comparación sobre la misma base.

Las variables que se midieron fueron: altura del dosel de arvenses, altura máxima del frijol y: longitud de las guías que sobresalieran a la cubierta de arvenses.

b.1 - Primer Muestreo

De acuerdo a los resultados que se representan en los gráficos 6, 9 y 10, se puede señalar lo siguiente.

La cubierta de vegetación creció en forma heterogénea, tanto entre ambientes de cultivo como en cada uno de ellos. Se puede apreciar, sin embargo, que la población vegetal (arvenses y frijol) del ambiente 4 fue en general la que mayor crecimiento registró, lo cual - tal como se indica en el apartado de Evaluación de Competencia - puede deberse a la menor infestación que durante todo el experimento tuvo de Cuscuta sp.

Las diferencias de altura de las poblaciones de frijol, por otra parte, coinciden en general con las diferencias del dosel de arvenses; esto se interpreta como una respuesta general de la vegetación a las diferencias micro-ambientales de los sitios de cultivo, más que como una manifestación de sus respectivas aptitudes para competir. Debe indicarse que, si bien se procuró homogeneizar humedad y nutrimentos en el terreno, lo cierto es que las di

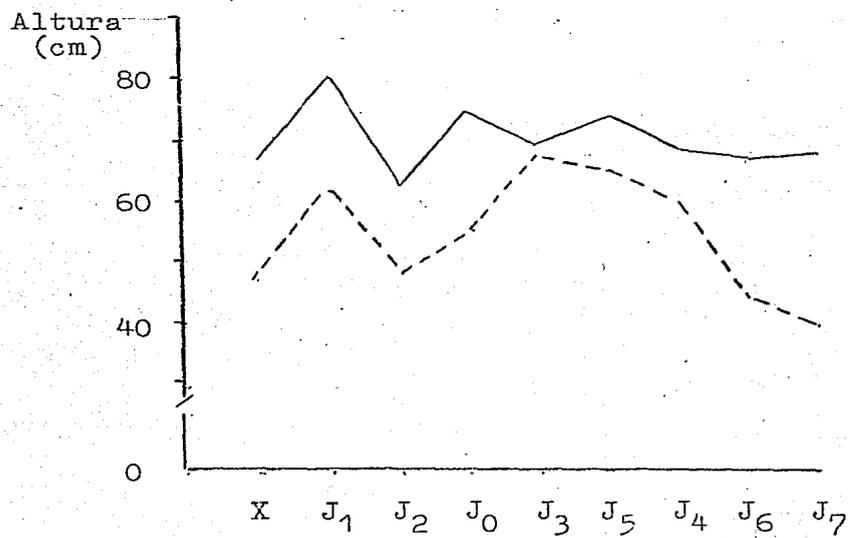
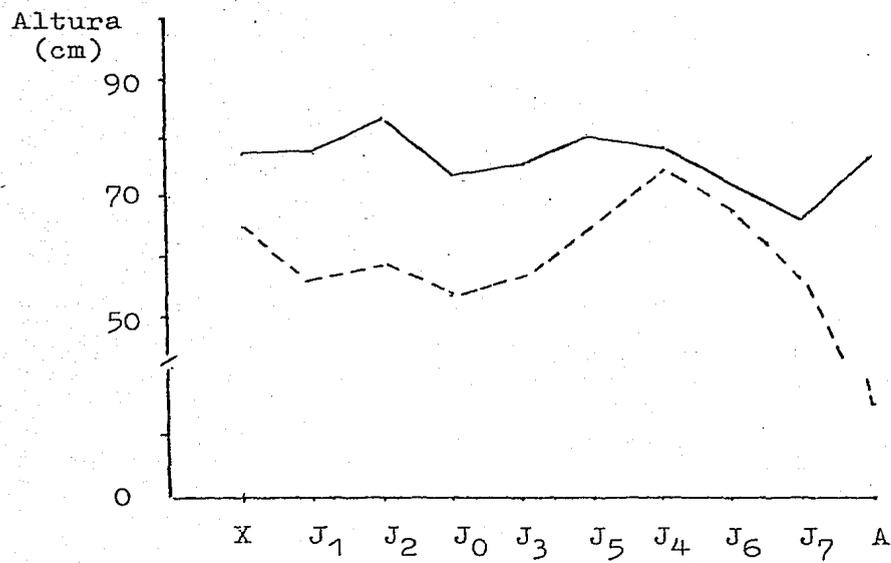
ferencias de textura en éste, señaladas ya en la metodología, se traducían en una retención diferencial de estos recursos dando lugar a que fuese en su conjunto un mosaico de microambientes.

Que las respuestas encontradas en este registro se deben más a diferencias ambientales que a las poblaciones per se, se colige de la relativa uniformidad tanto en las diferencias de altura arvense-frijol (gráf. 9), como en los C.V. de las respectivas poblaciones calculados para el conjunto de ambientes con competencia (gráf. 6)

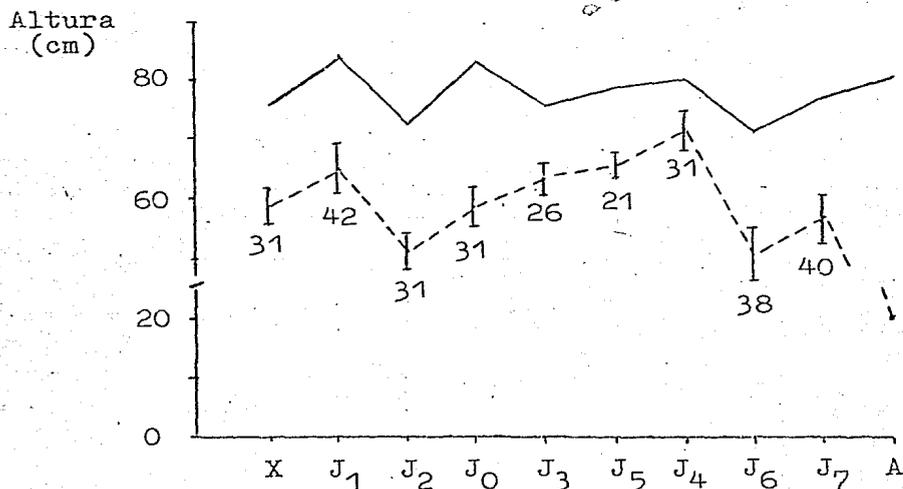
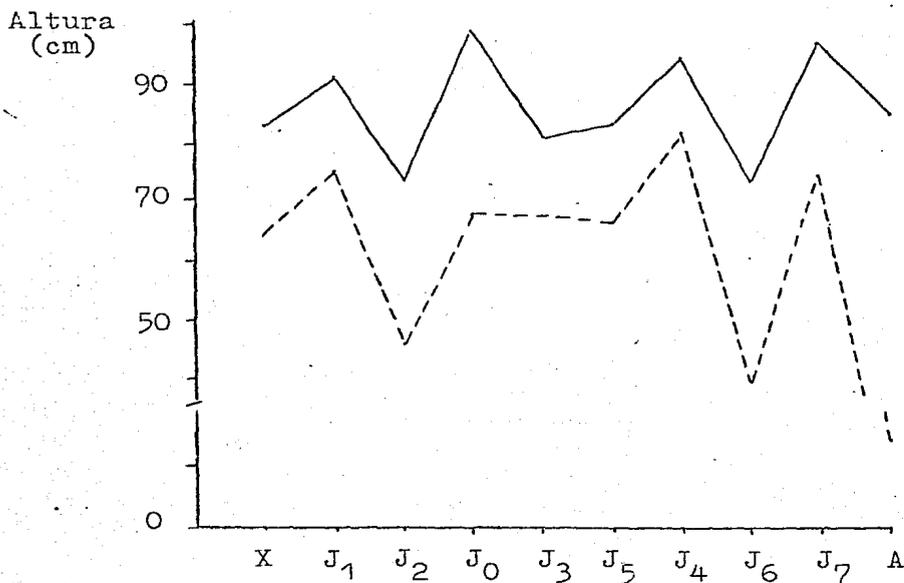
Respecto de las guías externas al dosel, debe mencionarse que se incluyeron dentro de esta categoría todas aquellas que sobresaliesen al cuerpo de arvenses y no sólo las que quedaran por encima de él.

Si bien las mediciones de esta variable (gráf. 10), no permiten reconocer una tendencia clara de cambio entre poblaciones, sí se puede indicar lo siguiente.

El hecho de que existan longitudes de guía comparables entre poblaciones tan distintas (X , J_3 y J_4), se juzga es un indicador de que la competencia al momento del primer muestreo, no es lo suficientemente intensa como para originar la manifestación de las diferencias en aptitud competitiva entre las poblaciones.



gráf. 6 - Competencia ...



gráf. 6 - Competencia: altura del dosel de arvenses (línea continua) y altura máxima del frijol (línea discontinua). Primer registro: 81-83 días después del primer riego. CV: Coeficiente de Variación (%). A - Ambiente de Cultivo.

b.2 - Segundo Muestreo

Se encuentra nuevamente que, las diferencias de altura entre las poblaciones de frijol coinciden en general con las existentes entre arvenses, lo cual vuelve a sugerir el efecto de diferencias micro-ambientales. (gráf. 7)

Se presentan ya, no obstante, diferencias en aptitud competitiva entre las poblaciones. Tal lo indican, tanto las diferencias en altura arvenses-frijol (gráf. 9), en variabilidad poblacional (gráfica 7), así como en extensión de guías externas al dosel (gráf. 10).

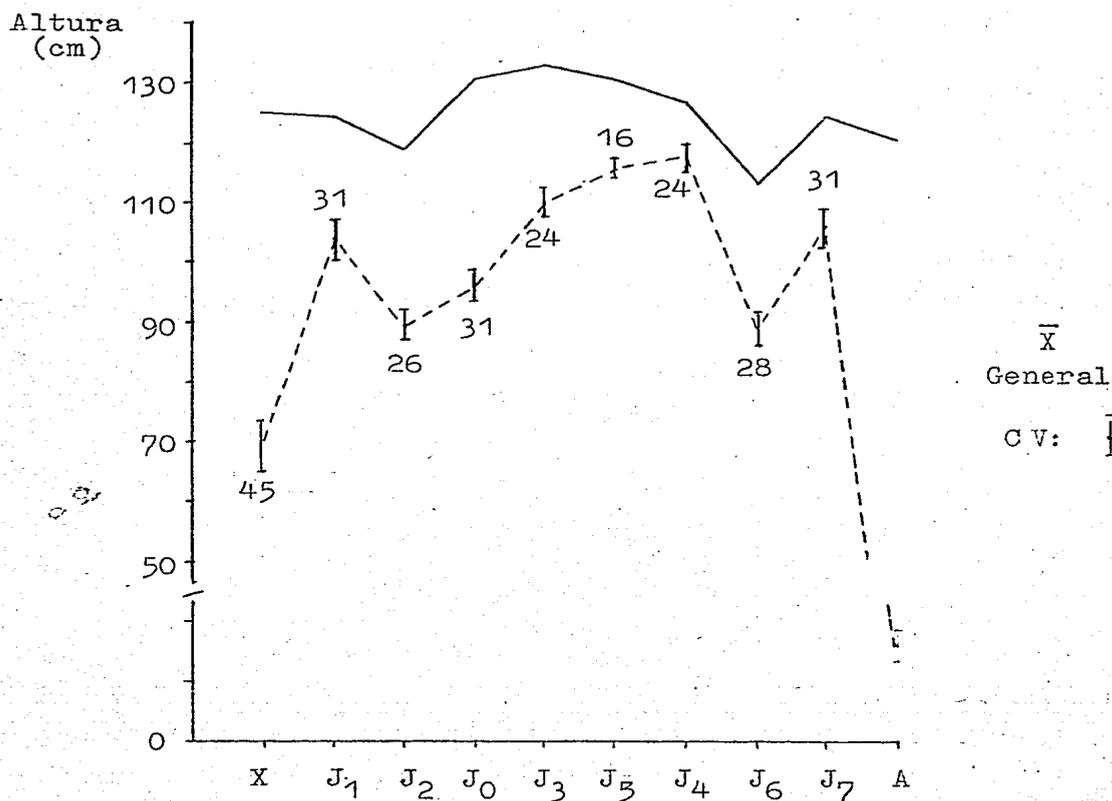
En atención a lo anterior, destaca la respuesta de X, apartándose de todas las demás colectas; el caso de la colecta A requiere un diferente análisis por lo que se tratará hasta el final de este apartado.

Esta colecta no sólo quedó más abajo del dosel que las restantes colectas, sino también tuvo la menor extensión de guías externas al mismo; ambos resultados sugieren una menor capacidad competitiva.

Por el contrario, la población que mostró un mayor crecimiento relativo, y por ende una mayor aptitud para competir, fue J_4 , que es de las de mayor duración en ciclo biológico.

Como es sabido, la variabilidad de una población es reflejo tanto de sus diferencias internas (genéticas) como del ambiente en que crece. (Harper, J. 1977)

Aquí se ha señalado, por otra parte, que las diferencias del te-



gráf. 7 - Competencia: altura del dosel de arvenses (línea continua) y altura máxima del frijol (línea discontinua). Segundo registro: 105-118 días después del primer riego. CV: Coeficiente de Variación (%). A - Ambiente de Cultivo.

rreno afectaron por igual aparentemente a arvenses y frijol, lo cual significa que no sesgaron las respuestas evaluadas en esta fase del experimento.

La consecuencia de esta interpretación es que, las diferencias halladas en variabilidad reflejan fundamentalmente diferencias internas para adaptarse a las condiciones del medio.

Según como ha sido explicado en el marco conceptual de este trabajo, homeostasis puede considerarse como sinónimo de relativa estabilidad; en este sentido, una población con mayor capacidad homeostática es aquella que responde - o se desarrolla - de manera relativamente constante en diferentes ambientes.

De acuerdo entonces a los resultados de la gráf. 7, la población que menor capacidad homeostática muestra, al ser la más variable (con un C.V. de 45%), es la colecta X, la cual fue al mismo tiempo la que menor aptitud competitiva mostró.

En el extremo opuesto, se encuentra la respuesta marcadamente menos modificada de las colectas J_3 , J_4 y J_5 , que son a su vez, las que mayor altura registraron.

Se considera conveniente, remitir a otros trabajos en los que también se evalúa homeostasis pero a través de diferentes atributos a los aquí empleados, tales como heterocigosis (Adams y Shank, 1959; Pfahler, P. 1966) o estabilidad fenotípica (Smith, R. et al., 1967), con los cuales sin embargo, se tiene el común denominador de medir homeostasis por medio de variabilidad. Es importante resaltar que, independientemente de las característi-

cas que se utilicen para evaluarla, ya que se trata del mismo fenómeno, su análisis debe ser similar.

b.3 - Tercer Muestreo

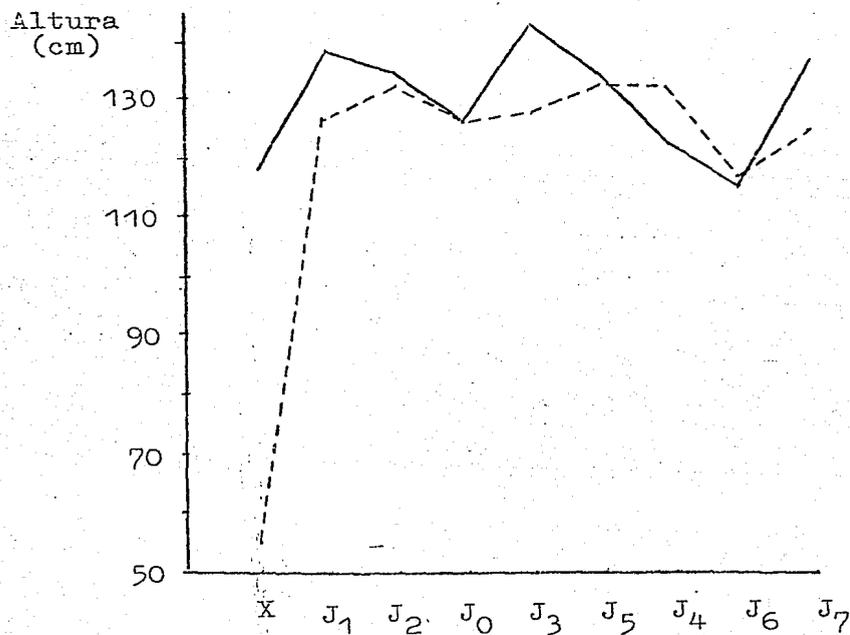
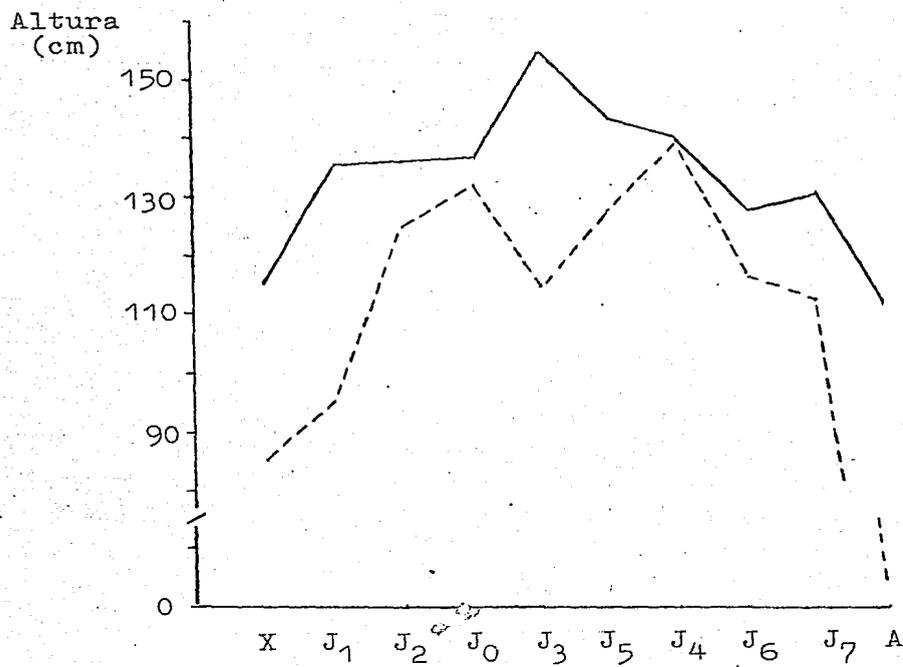
Se mantiene la tendencia general antes descrita, es decir, los cambios entre poblaciones de frijol y sus arvenses vecinas describen patrones similares; las diferencias entre ambientes, así mismo, tienden a reflejar la distinta intensidad de parasitismo que los afectó. (gráf.8)

Tanto por altura máxima, diferencia de altura respecto del dosel y longitud de guías externas al mismo, la colecta X sigue representando la población menos vigorosa. (gráf.8, 9 y 10)

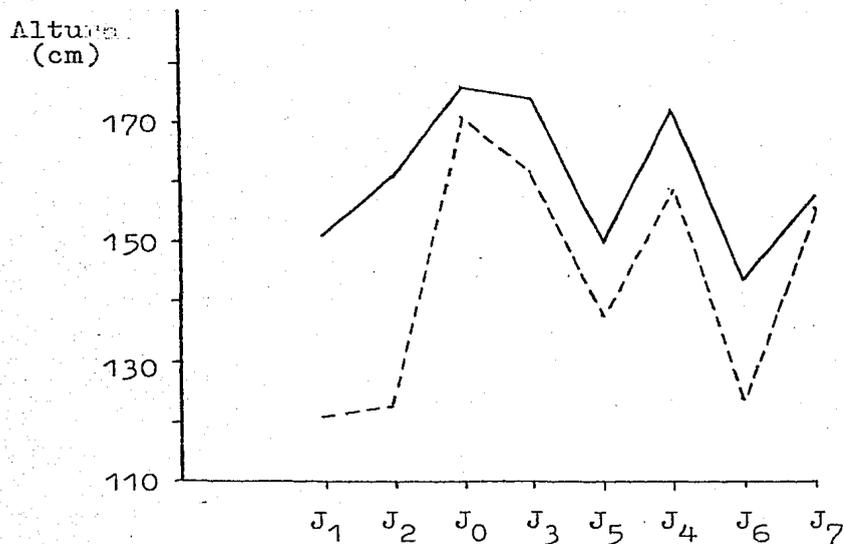
Las poblaciones que mostraron la mayor capacidad para competir, siguen siendo las más tardías; destacan las colectas J_0 y J_4 .

Respecto de la variabilidad poblacional, se observa que esta tiende a ser menor según aumente la duración del ciclo biológico y, en general, que las poblaciones tardías tuvieron una respuesta más uniforme, de dos a tres veces superior, que la de ciclo medio (X): poseen por tanto, una mayor capacidad homeostática.

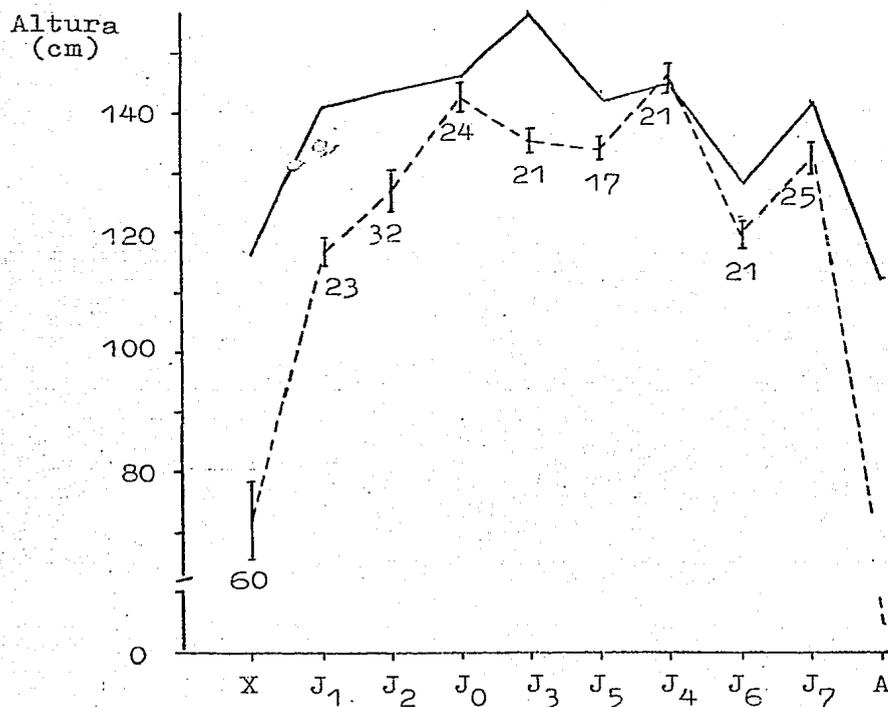
Tomando en cuenta que, la duración del ciclo biológico ha sido reducida con la domesticación (Burkart, 1943; Kaplan, 1965; Schwanitz, 1967; Smartt, 1969; Sousa y Delgado, 1979), y con base en las tendencias sugeridas por los resultados antes descritos, se infiere que la domesticación ha reducido la capacidad homeostática en el frijol común.



gráf. 8 - Competencia ...



A - 4
(175 - 189
d p r)



\bar{x}
General
C.V: [

gráf. 8 - Competencia: altura del dosel de arvenses (línea continua) y altura máxima del frijol (línea discontinua). Tercer registro; dpr: días después del primer riego. A - Ambiente de Cultivo. C.V: Coeficiente de Variación (%).

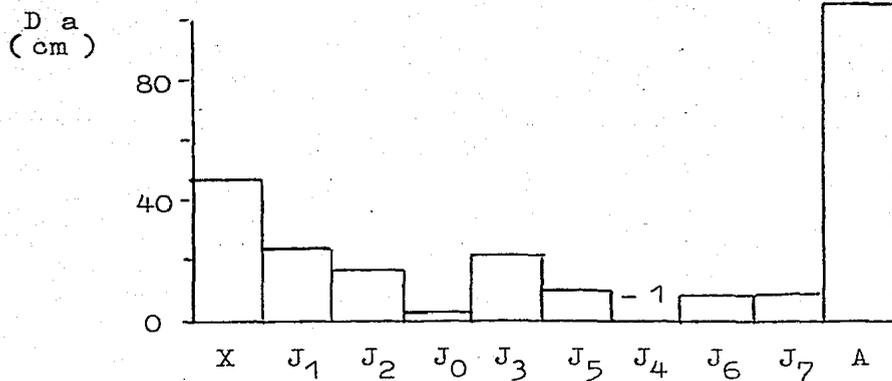
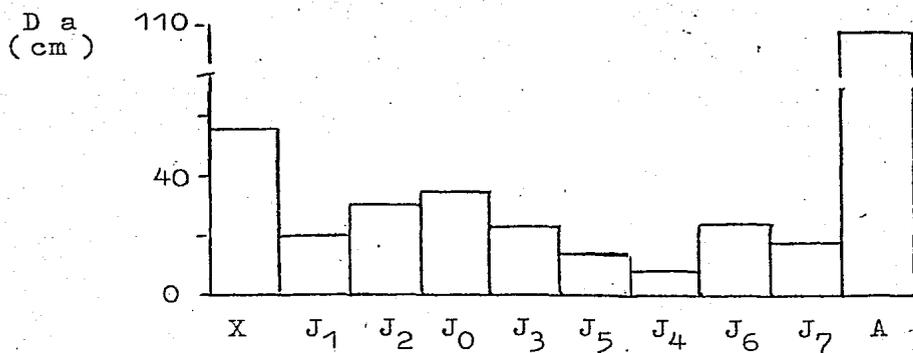
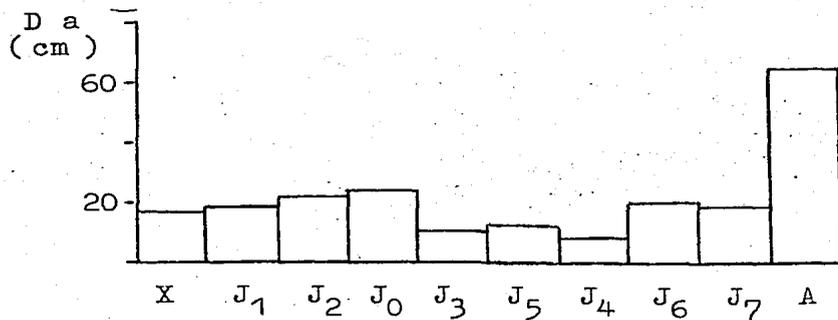
La respuesta de la colecta A si fuese juzgada en la misma forma que las de las restantes poblaciones de guía larga, resultaría ser la contendiente menos apta a pesar de ser silvestre, entrando entonces en contradicción aparente con lo antes señalado.

Debe recordarse que esta población es perenne, en razón de lo cual, no se esperaba que al término de un ciclo de cultivo llegáse a fructificar, por consiguiente, no podría evaluarse su respuesta con los mismos criterios empleados con las restantes poblaciones, que son anuales.

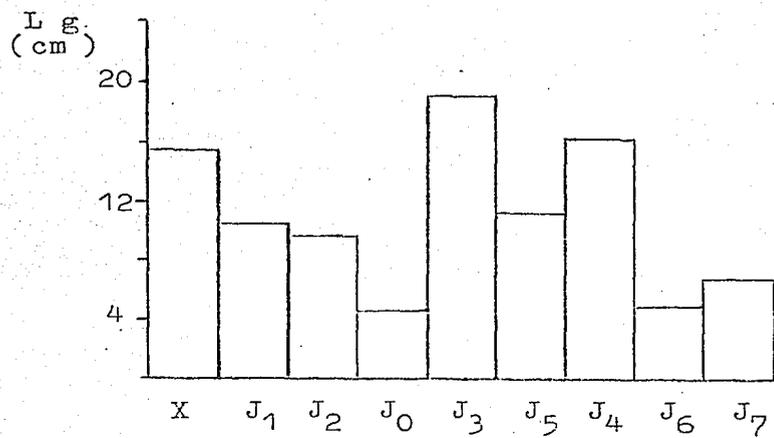
En efecto, la colecta A (Phaseolus coccineus ssp. formosus) comenzaba a formar primordios florales cuando ya habían arribado a madurez fisiológica las poblaciones C, M, X, J₁ y J₂ ; las restantes colectas distaban de esta etapa entre 10 y 30 días aproximadamente.

Esta especie tiene entonces, una tasa de crecimiento notoriamente inferior a la de cualquiera de las poblaciones evaluadas de P. vulgaris. Es en esta característica, más que en su capacidad para competir, donde se puede hallar la explicación a su respuesta.

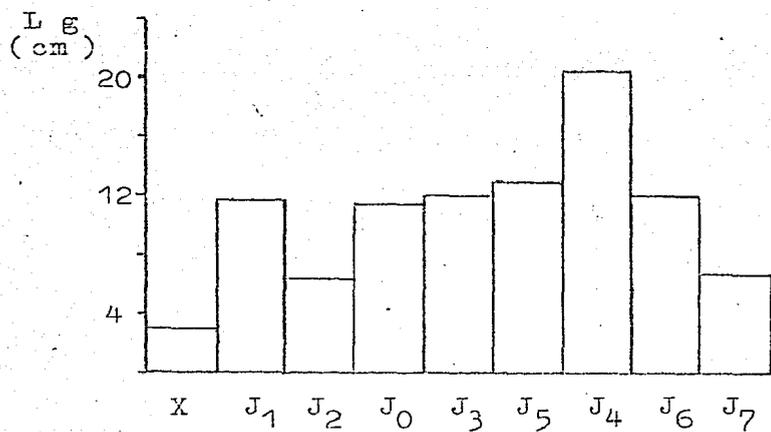
En la sección final de resultados, la relativa a cosecha, se retomará la evaluación de esta colecta.



gráf. 9 - Diferencia de altura entre el dosel de arvenses y la altura máxima del frijol (D_a). Promedios generales por período de registro.

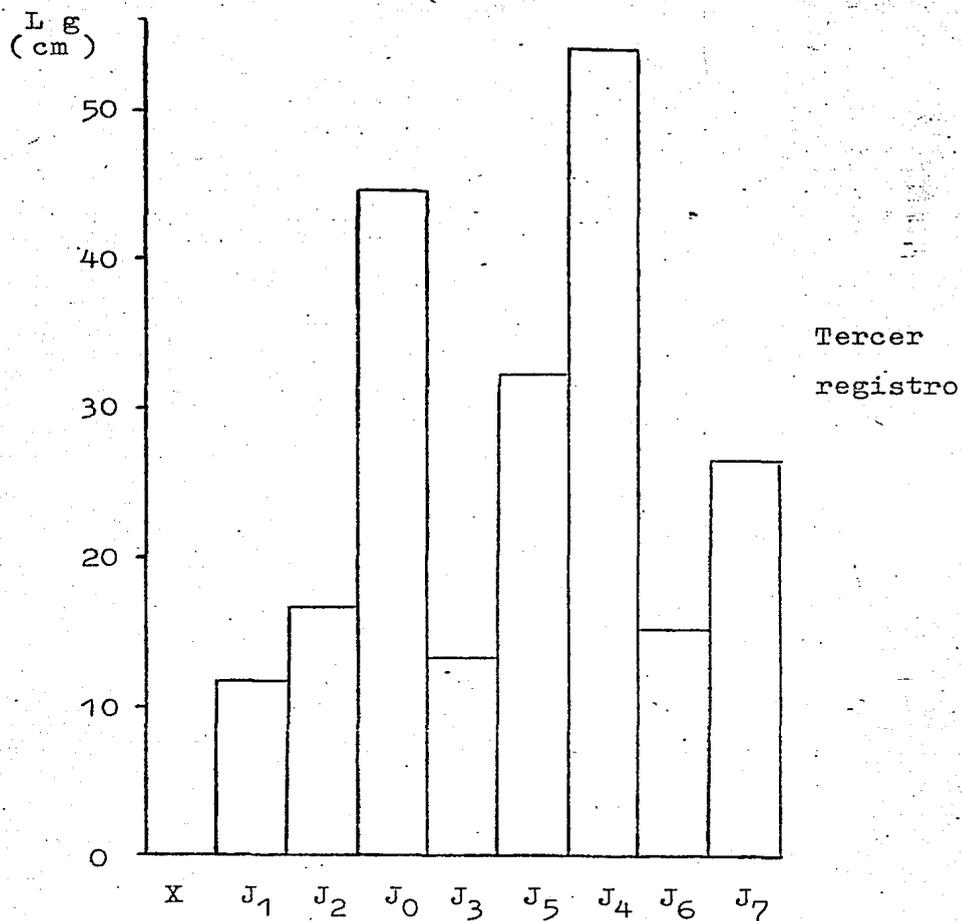


Primer
registro



Segundo
registro

gráf. 10 - Competencia ...



gráf. 10 - Competencia: Longitud de las guías externas al dosel de arvenses (L g). Promedios generales por período de registro.

c. Término de la Competencia

La cuantificación que se hizo de nudos, ramas, hojas y racimos, se realizó conforme se iba eliminando la cubierta de arvenses, razón por la que esta labor se prolongó; los períodos respectivos en los que se evaluó a los individuos de guía larga fueron, 164 a 172 días después de la siembra en el ambiente 2 y. 175 a 184 días en el ambiente 3.

c.1 - Organos Vegetativos

De acuerdo a los resultados de los cuadros A-1, A-2 y A-3 (Apéndice), se evidencia una superioridad en crecimiento vegetativo de parte de las poblaciones tardías, caracterizada esta por su mayor ramificación y producción promedio de nudos y hojas por planta.

Empero, debido a que se carece de base de comparación (no se evaluaron al mismo tiempo los testigos), no es posible emplear los promedios en el análisis de las diferencias en capacidad para competir.

En cambio, la información sobre la variación poblacional si permite caracterizar un poco más las diferencias en aptitud competitiva señaladas en el apartado anterior.

Se encontró que, en general, la variación tiende a ser mayor (de dos a tres veces superior) que la que presentaron las mediciones de altura en el último muestreo (gráf. 3).

Este resultado sugiere que, la mayor constancia en altura en las poblaciones de guía extra-larga, obedezca precisamente a las modificaciones estructurales que experimente cada individuo, de

tal forma que, esto le permite una situación ventajosa respecto del dosel; debe considerarse que cada ramá representa una oportunidad para captar una mayor cantidad de energía luminosa.

En otras palabras, la relativa constancia encontrada en la altura del frijol respecto del dosel, es resultado de su capacidad de modificarse adaptativamente en morfología de acuerdo a las condiciones del medio: la homeostasis de ciertos caracteres se explica con la plasticidad de otros (Bradshaw, 1965; Adams, 1967; Harper, 1977).

Ahora bien, la respuesta de la colecta X, la más domesticada dentro del conjunto de guía larga, requiere una mención particular.

De acuerdo a la gráf. 8 y a los cuadros A-1 y A-2, esta colecta fue más variable en altura que las poblaciones más tardías; por el contrario, mostró menor plasticidad morfológica.

Por tanto, es en la combinación de ambas respuestas cómo se puede caracterizar su menor aptitud para competir.

Aparentemente, entonces, las poblaciones más tardías dentro del tipo de guía larga, poseen tanto mayor plasticidad como mayor homeostasis que las poblaciones más domesticadas.

La elevada variación encontrada en el número de hojas para esta colecta, puede entenderse al considerar que en el momento en que se eliminó la competencia ya había alcanzado la madurez fisiológica, por lo que quedaban muy pocos individuos con hojas.

c.2 - Organos Reproductivos

Se encontró un marcado efecto originado por las diferencias en

ciclo biológico, lo que impide hacer señalamiento alguno acerca de diferencias en aptitud para competir.

Los resultados de las colectas X y J_0 pueden ilustrar esta situación; debe recordarse que para el momento en que se eliminó la competencia, X había arribado a madurez fisiológica y J_0 aún no comenzaba el llenado de la semilla.

En número de inflorescencias J_0 es notoriamente superior a X pero, en número de infrutescencias presenta apenas alrededor de una quinta parte de la cantidad desarrollada en esta última (Cuadros A-4 y A-5); es claro que estos resultados reflejan diferencias de ciclo biológico.

d. Cosecha

d.1 - Sobrevivencia

La primera y más inmediata evidencia de la capacidad de adaptación al medio de parte de las poblaciones, es su sobrevivencia.

Se encontró que, en general, la sobrevivencia fue menor conforme aumentaron las presiones del medio, particularmente donde se presentaron los factores competencia y parasitismo (Cuadro 11).

En los individuos que iban muriendo a lo largo del experimento se encontró evidencias de ataque de hongos en las raíces. No es posible sin embargo, atribuir exclusivamente a tal infección la mortalidad encontrada, pues bien pudo ser la combinación de diferencia en susceptibilidad, así como de intensidad de competencia y parasitismo que padecieron, lo que colocó a estos individuos en situación desventajosa para resistir la acción de los hongos.

Las poblaciones de guía larga y extra-larga son las que mayor proporción de sobrevivencia registraron y esto es válido aún cuando se les compare dentro de situaciones ambientales diferentes.

Así por ejemplo, las colectas J_6 y J_7 no sólo fueron objeto de mayor depredación y parasitismo, sino también padecieron el efecto de las heladas, lo cual no sucedió con los cultivares C y M, y sin embargo, la sobrevivencia de aquellas colectas en los ambientes 2,3 y 4 fue mayor que la de estas últimas.

Debe hacerse mención aparte de la respuesta registrada en la po-

Cuadro 11. Sobrevivencia(%) al momento de la cosecha. Amb: Ambiente de Cultivo; C: Competencia; D: Depredación; P: Parasitismo; T: Testigo; CV(%): Coeficiente de Variación; n: número de individuos.

Amb	Factor	C	M	X	J ₁	J ₂	J ₀	J ₃	J ₅	J ₄	J ₆	J ₇	A
1	D	88.9	72.5	100	100	100	66.7	83.3	100	83.3	100	50	33.3
	n	320	261	6	6	6	4	5	6	5	6	3	1
2	C-D-P	12.8	6.9	62.5	75	62.5	87.5	62.5	50	0	50	25	0
	n	46	25	5	6	5	7	5	4		4	2	
3	C-D-P	24.2	17.8	62.5	87.5	75	87.5	50	62.5	37.5	50	37.5	0
	n	87	64	5	7	6	7	4	5	3	4	3	
4	C-D	47.2	23.6	87.5	62.5	50	50	75	87.5	50	50	62.5	0
	n	170	85	7	5	4	4	6	7	4	4	6	
5	T	95.8	70.3	100	100	100	100	100	83.3	100	100	83.3	33.3
	n	345	253	6	6	6	6	6	5	6	6	5	1
General	\bar{x}	53.8	38.2	82.5	85	77.5	78.3	74.2	76.7	54.2	70	51.7	
	CV	62.2	72.3	20.5	17.1	25.8	22.6	23.1	23.5	64.9	35	39	

blación silvestre, A, debido a sus notable diferencias con las restantes poblaciones. Después de presentar todos los resultados se dará una explicación general que pondere su respuesta y la posibilidad de compararla con las demás poblaciones.

Finalmente, llama la atención que las variedades de porte arbus-tivo(C y M), hayan registrado los mayores C.V. al hacer una evaluación general de todo el rango ambiental, lo cual se interpreta como un indicador de su menor capacidad de adaptación; en otras palabras, mostraron menor capacidad para resistir el aumento de las presiones ambientales. Con los resultados siguientes, se podrá caracterizar en mejor medida la diferencia en adaptabilidad que se sugiere.

d.2 - Organos Vegetativos

d.2.1 - Número de nudos y ramas

Los individuos que crecieron en ambientes limitantes, tuvieron en general menor desarrollo que los correspondientes testigos, medido éste por medio del número de nudos y ramas por planta.

El análisis estadístico de los resultados de los ambientes 1 y 5 indica diferencias significativas entre poblaciones pero no así entre ambientes, esto es, se reconoce como distintas estadísticamente a las poblaciones pero no un efecto significativo originado por el factor depredación(Cuadros 12 y 13).

Cabe señalar que, la evaluación estadística no permite diferenciar a las poblaciones más que en forma amplia; en un mismo grupo quedarían ubicadas las de hábito determinado (C), de semi-

guía(M) y de guía larga-ciclo medio(X), distinguiéndose del de las poblaciones de guía extra larga-ciclo tardío(J_1, J_2) dentro del conjunto que no fue afectado por las heladas.

Antes de continuar con la presentación de resultados, es necesario indicar lo siguiente en relación a los tamaños de muestra con base en los cuales se hizo el análisis de varianza y la comparación de los C.V.

Como se presenta en el Cuadro 11, el número de individuos de guía larga y extra-larga es marcadamente reducido en comparación con los de porte arbustivo(C y M). Se considera que esto tiene las dos siguientes consecuencias: respecto del análisis de varianza, el tamaño de muestra en las poblaciones de guía larga fue tan reducido que no permitió detectar más que las diferencias más extremas; por otra parte, los C.V. de las colectas de guía larga y extra-larga sobrevalúan la variación de sus correspondientes poblaciones a causa de los reducidos tamaños de estas.

No obstante lo anterior, las diferencias del material biológico son tan notorias, que fue posible reconocer sus respectivas cualidades homeostáticas tal como posteriormente se indicará.

En las restantes poblaciones de guía extra-larga($J_0, J_3, J_5, J_4, J_6, J_7$), que son las de mayor duración en ciclo biológico, no son tan marcadas las diferencias de crecimiento como en las del primer grupo analizado; es posible que a esto se deba el no ha--

ber encontrado diferencias estadísticas entre ellas, sin embargo, no se puede descartar un efecto adicional en el mismo sentido debido al tamaño de muestra.

Por tanto, tal como lo sugieren Snedecor y Cochran(1967), este resultado no puede interpretarse como un rechazo confiable de la hipótesis de trabajo, sino como la necesidad de considerar mayores tamaños de muestra.

Se retomará aquí la exposición de resultados de los Cuadros 12 y 13, según la agrupación que se hizo por su correspondencia entre fenología e inicio del período de heladas.

Poblaciones C, M, X, J_1 y J_2

Se encontró las mayores diferencias en relación al testigo en el ambiente 4, donde la disminución del número de nudos fue del orden de 30 y 50% en las poblaciones C y M respectivamente, en tanto que en las colectas J_1 y J_2 fue de 15 y 30% aproximadamente.

En el número de ramas por planta se observa la misma tendencia: la disminución fue de 50 y 40% en C y M, y aproximadamente de 40 y 30% en J_1 y J_2 .

Las poblaciones menos domesticadas tienden entonces a ser menos afectadas por las presiones del ambiente. Los C.V. confirman esta tendencia.

Los C.V. general de las colectas X y J_1 son muy similares tanto en el número de nudos como en el ramas por planta; los de la colecta J_2 son notablemente menores (representan aproximadamente entre el 50 y el 30% de los coeficientes de X y J_1), incluso que

Cuadro 12. Cosecha: número promedio de nudos por planta. Amb : Ambiente de Cultivo; C: Competencia; D: Depredación; T: Testigo; CV: Coeficiente de Variación(%). a, b, c, d, x, z: Diferencias significativas con la prueba de Tukey al 5%. Los () indican las respectivas proporciones de los CV general en relación a los correspondientes del testigo. Los valores de esta variable estan redondeados.

Amb	Factor	C	M	X	J ₁	J ₂	J ₀	J ₃	J ₅	J ₄	J ₆	J ₇	A
1	D \bar{x}	9 ^d	17 ^d	91 ^{cd}	438 ^{bc}	632 ^{ab}	635 ^x	1439 ^x	1242 ^x	2083 ^z	1205 ^z	2200 ^z	120
	CV	26.9	35.2	35.8	44.8	62.9	66.9	69.6	26.6	21.5	34.2	51.4	-
4	C-D \bar{x}	7	8	35	217	773	668	1067	434	1476	489	898	-
	CV	20.2	26.1	29.9	55.4	22.6	52.7	87.3	60.8	52.5	75	52.6	-
5	T \bar{x}	9 ^d	16 ^d	102 ^{cd}	256 ^{cd}	846 ^a	475 ^x	1283 ^x	1165 ^x	1284 ^z	1488 ^z	1377 ^z	33
	CV	29.7	39.3	36	22.1	38	55	50	19.8	68.6	39.4	32.3	-
General	\bar{x}	8	13	72	312	745	561	1162	897	1498	1067	1509	
		17.9	33.7	47.1	47.6	24.8	38.7	67.8	43.7	49.8	47.2	45.2	
		(0.6)	(0.9)	(1.3)	(2.1)	(0.6)	(0.7)	(1.4)	(2.2)	(0.7)	(1.2)	(1.4)	

Cuadro 13. Cosecha: número promedio de ramas/planta(valores aproximados). Amb: Ambiente de Cultivo; C: Competencia; D: Depredación; T: Testigo; CV: Coeficiente de Variación(%). a, b, c, d, x, z: Diferencias significativas con la prueba de Tukey al 5%. Los () indican las correspondientes proporciones de los CV general respecto del testigo.

Amb	Factor		C	M	X	J ₁	J ₂	J ₀	J ₃	J ₅	J ₄	J ₆	J ₇	A
1	D	\bar{x}	3 ^d	5 ^d	9 ^d	48 ^{bc}	71 ^{ab}	62 ^x	153 ^x	122 ^x	210 ^z	110 ^z	211 ^z	17
		CV	40.1	32.8	34.2	54.1	40.3	77.1	60.5	21.8	18.2	38	48.2	-
4	C-D	\bar{x}	1	3	5	20	82	52	110	44	150	46	99	-
		CV	56	43	35	56	20	36	88	53	50	73	43	-
5	T	\bar{x}	3 ^d	5 ^d	13 ^d	31 ^{cd}	87 ^a	50 ^x	130 ^x	114 ^x	133 ^z	150 ^z	134 ^z	3
		CV	39.6	37.2	52.7	29.1	35.6	43.3	46.5	18.5	62.2	29.9	29.4	-
General		\bar{x}	2	4	8	33	80	53	119	88	154	102	148	
		CV	30.7	27.9	48.3	55.1	15.7	33.1	66.3	44.5	46.1	47.2	39.8	
			(0.8)	(0.7)	(0.9)	(1.9)	(0.4)	(0.8)	(1.4)	(2.4)	(0.7)	(1.6)	(1.3)	

los de los cultivares C y M.

Buscando hacer una evaluación más rigurosa de la variación, discriminando la propia de cada población respecto de la introducida como efecto de los factores ambientales, se calculó la proporción que representa el C.V. de cada población respecto del que ésta tiene en el testigo; esto se basa en el supuesto de que, por representar el testigo condiciones favorables de cultivo, la variación registrada en éste reflejaría fundamentalmente la intrínseca de cada población.

La manera como se interpretará esta estimación es como sigue: un valor mayor que la unidad, indicará un aumento en la variación debido al gradiente ambiental; por el contrario, un valor igual o menor a la unidad, significará que el gradiente ambiental no es lo suficientemente extremo como para incrementar la variación poblacional.

De acuerdo a este estimador, la variación en el número de nudos aumentó en las colectas X(30%) y J_1 (110%), en tanto que en el número de ramas por planta, aumentó sólo en J_1 (90%).

Llama la atención que, sean similares los estimadores - todos ellos menores a la unidad - de las poblaciones C, M y J_2 (Cuadros 12 y 13); sin embargo, este hecho tiene distintos significados como se podrá señalar al analizar los resultados del peso promedio de ramas por planta.

Poblaciones J_0 - J_3 - J_5 y J_4 - J_6 - J_7

Se encuentra en estas colectas, tanto en el número de nudos como

en el número de ramas por planta (Cuadros 12 y 13), las dos siguientes tendencias.

En primer término, existió en general menor crecimiento ante la combinación competencia-depredación que ante el factor depredación sólo. Los resultados del ambiente 4 representan aproximadamente entre 40% (J_5, J_6, J_7) y 70% (J_3, J_4) de los correspondientes del ambiente 1.

Respecto de la variación poblacional, se puede notar que las colectas que mostraron mayor crecimiento en los ambientes 1 y 4 en relación al testigo (J_0 y J_4), no evidenciaron efecto debido al ambiente; por el contrario, las colectas J_5 y J_6 , que tuvieron en el ambiente 4 los menores crecimientos relativos al testigo, tienden a mostrar los mayores incrementos en variación originados por el gradiente ambiental. Aparentemente entonces, las colectas J_0 y J_4 poseen la mayor capacidad homeostática dentro de sus respectivos grupos.

d.2.2 - Peso de ramas

Poblaciones C, M, X, J_1 y J_2

Las diferencias estadísticas halladas se presentaron entre poblaciones pero no entre ambientes, es decir, no existió efecto significativo originado por el factor depredación (Cuadro 14).

Resultaron estadísticamente iguales los pesos promedio de C, M y X por un lado y de J_1 y J_2 por otro.

La combinación competencia-depredación disminuyó notoriamente el

crecimiento promedio de cada población, particularmente en las más domesticadas (C, M, X), en las que, tal disminución osciló entre 80 y 90% respecto del testigo; en las colectas J_1 y J_2 fluctuó entre 20 y 40% aproximadamente.

Respecto de la variación debida al ambiente, considerando por separado los subgrupos C-M-X y J_1 - J_2 , ésta fue menor en X y J_2 . Debe enfatizarse el contraste entre C y M con J_2 , habida cuenta de que su respuesta fue muy similar en las variables número de nudos y ramas por planta (Cuadros 12 y 13). Con base en que el ambiente no afectó la variación de C y M en sus respectivos números de nudos y ramas, mas sí en cambio la del peso de estas estructuras (aumentó en un orden de 350 y 170% respectivamente), se infiere que estos cultivares no poseen capacidad de ajustar sus relaciones fisiológicas de oferta y demanda de fotosintatos. La colecta J_2 evidenció mayor capacidad de adaptación, pues si bien registró disminuciones en el número de nudos y ramas comparables a las de C y M, su pérdida de peso en estas estructuras fue marcadamente menor; por otra parte, el efecto del ambiente sobre su variación poblacional fue nulo en todas estas variables.

Poblaciones J_0 - J_3 - J_5 y J_4 - J_6 - J_7

No se encontró diferencia estadística debida al factor depredación; de hecho, salvo en J_6 , el peso promedio por planta en el

Cuadro 14. Cosecha: peso promedio(g) de ramas/planta; valores aproximados. Amb: Ambiente de Cultivo; C: Competencia; D: Depredación; T: Testigo; CV: Coeficiente de Variación(%); a, b, c, x, y, z: diferencias significativas con la prueba de Tukey al 5%. Los () indican las proporciones del CV general respecto de los correspondientes testigos.

Amb	Factor		C	M	X	J ₁	J ₂	J ₀	J ₃	J ₅	J ₄	J ₆	J ₇	A
1	D	\bar{x}	1 ^c	1 ^c	16 ^c	72 ^{ab}	82 ^{ab}	57 ^x	159 ^x	175 ^x	221 ^y	102 ^z	167 ^{yz}	1
		CV	21.7	6.9	54.6	40	57.5	47.3	40.2	23.3	17.8	39.9	59.1	-
4	C-D	\bar{x}	0.3	0.2	2	34	65	66	149	52	140	37	77	-
		CV	33.3	23.2	34	57.5	12.3	51.7	105	55.8	56.9	83.4	66.3	-
5	T	\bar{x}	1 ^c	1 ^c	19 ^c	43 ^{bc}	103 ^a	57 ^x	142 ^x	152 ^x	153 ^{yz}	149 ^{yz}	146 ^{yz}	0.5
		CV	12.3	22	63.3	26	26.6	50	65.4	19.9	43.6	39.5	29.5	-
General		\bar{x}	1	1	11	51	86	59	137	118	163	97	134	
		CV	55.4	59.2	74.2	46	25.8	38.2	76.9	48.6	44.2	56	36.9	
			(4.5)	(2.7)	(1.2)	(1.8)	(1)	(0.8)	(1.2)	(2.4)	(1)	(1.4)	(1.2)	

ambiente 1 fue igual o superior a los correspondientes testigos. La respuesta hallada en el ambiente 4 fue contrastante, pues mientras para las colectas J_0 , J_3 y J_4 el crecimiento promedio fue similar al testigo (con diferencias de entre 5 y 17% aproximadamente), en las colectas J_5 , J_6 y J_7 se registró un peso promedio inferior entre 50 y 75% a los correspondientes testigos.

Dentro de sus respectivos grupos, J_5 y J_6 presentaron las mayores disminuciones así como los mayores incrementos en su variación de origen ambiental (140 y 40% respectivamente). En J_0 y J_4 en cambio, se presentaron respuestas completamente opuestas, esto es, mínimo o nulo decremento en su peso promedio y, nulo aumento de su variación poblacional a causa del gradiente ambiental; esta es una evidencia que indica su mayor capacidad homeostática.

Debe añadirse que, se observó daños ocasionados por hongos en algunos individuos de J_5 y J_6 , lo cual, aunado al reducido tamaño de muestra, es muy probable explique en buena medida la respuesta encontrada en estas colectas.

d.3 - Organos Reproductivos

d.3.1 - Número de infrutescencias y vainas por planta

En estas variables se encontró esencialmente la misma respuesta en todas las poblaciones según se detalla a continuación.

Poblaciones C, M, X, J_1 y J_2

No existió efecto significativo originado por el factor depreda-

ción; destacan los resultados de la colecta X, pues representan las mayores disminuciones en relación al testigo: de 40 a 50% (Cuadros 15 y 16).

El efecto de la combinación competencia-depredación fue más acentuado en todas las poblaciones, excepto en J_2 ya que sus resultados son incluso mayores que los del testigo.

La disminución en el número de infrutescencias y vainas fue del orden de 50 y 60% para la población C, de 70 y 80% en M, de 90% en X y, de 57 y 65% para J_1 respectivamente.

Respecto de la variación poblacional, se encontró en general que ésta es alta pues fluctuó entre 30 y 65% aproximadamente en el testigo. Dentro de tal intervalo se encuentran también los CV de los ambientes 1 y 4, por lo que, aparentemente no existió un efecto del gradiente ambiental; tal es la condición de los resultados de las poblaciones C, M y J_2 .

A pesar de la similitud de su respuesta, ésta tiene implicaciones diferentes según se explicará en las secciones siguientes; deberá recordarse, por otra parte, que la variación calculada para C y M está subestimada, sin embargo, constituye un indicador de que el comportamiento del número de infrutescencias y vainas por planta fue menos afectado por el ambiente que el de otras variables reproductivas, lo cual es muy importante para poder entender su respuesta general.

En X y J_1 , sí existe en cambio, un efecto debido al ambiente sobre su variación: un incremento de 30% para el número de infru-

Cuadro 15. Cosecha: número promedio de infrutescencias/planta; valores aproximados. Amb: Ambiente de Cultivo; C: Competencia; D: Depredación; T: Testigo; CV: Coeficiente de Variación(%); a, b, c, x, z: diferencias significativas con la prueba de Tukey al 5%. Los () indican las proporciones de los CV general respecto de los correspondientes del testigo.

Amb	Factor		C	M	X	J ₁	J ₂	J ₀	J ₃	J ₅	J ₄	J ₆	J ₇	A
1	D	\bar{x}	3 ^c	5 ^c	18 ^c	79 ^a	74 ^{ab}	20 ^x	48 ^x	70 ^x	103 ^z	41 ^z	35 ^z	0
		CV	49.2	48.5	69.1	17.3	43.7	67.4	73.2	42.1	191	90.4	135	-
4	C-D	\bar{x}	1	1	3	35	109	2	14	17	30	1	1	-
		CV	42.5	37.1	47.1	74.1	51.5	79.3	168	96.3	96.7	104	167	-
5	T	\bar{x}	3 ^c	5 ^c	28 ^{bc}	80 ^a	78 ^{ab}	27 ^x	75 ^x	95 ^x	104 ^z	97 ^z	8 ^z	0
		CV	48	55.8	62.6	29.5	47	117	58.5	52.3	76.9	49.8	88.2	-
General		\bar{x}	2	3	15	67	87	16	42	55	74	46	10	-
		CV	37.6	52.2	80.9	38.8	42	113	96.4	72.4	107	96	156	-
			(0.8)	(0.9)	(1.3)	(1.3)	(0.9)	(1)	(1.6)	(1.4)	(1.4)	(1.9)	(1.8)	-

Cuadro 16. Cosecha: número promedio de vainas/planta; valores aproximados. Amb: Ambiente de Cultivo; C: Competencia; D: Depredación; T: Testigo; CV: Coeficiente de Variación(%); a, b, c, d, x, z: diferencias significativas con la prueba de Tukey al 5%. Los () indican las proporciones de los CV general respecto de los correspondientes del testigo.

Amb	Factor		C	M	X	J ₁	J ₂	J ₀	J ₃	J ₅	J ₄	J ₆	J ₇	A
1	D	\bar{x}	3 ^d	7 ^d	22 ^{cd}	110 ^{ab}	99 ^{abc}	22 ^x	58 ^x	90 ^x	123 ^z	46 ^z	44 ^z	0
		CV	49.1	55.7	68.4	19.8	48.4	68.6	71.2	46	191	93.3	137	
4	C--D	\bar{x}	1	1	3	47	131	2	18	20	40	1	1	-
		CV	42.9	44.6	52.2	70.6	52.5	79.3	181	91.7	96.9	104	167	
5	T	\bar{x}	3 ^d	7 ^d	42 ^{bcd}	133 ^a	107 ^{ab}	34 ^x	91 ^x	113 ^x	127 ^z	109 ^z	8 ^z	0
		CV	49.2	65.9	53.1	35.9	51.9	125	65.1	54.5	76	51.4	88	
General		\bar{x}	2	5	21	100	114	19	52	66	90	52	12	
		CV	41.2	59.1	84.2	42.3	43	121	98.2	74.2	105	97	169	
			(0.8)	(0.9)	(1.6)	(1.2)	(0.8)	(1)	(1.5)	(1.4)	(1.4)	(1.9)	(1.9)	

tescencias y, de 60 y 20% respectivamente para el número de vai
nas.

Atendiendo entonces, exclusivamente la respuesta de las poblacio
nes de guía larga, la que menor capacidad tuvo para asimilar las
presiones ambientales y, por tanto, posee menor capacidad para
mantener una respuesta relativamente constante, fue la colecta X.
En el extremo opuesto, es decir, la población con mayor capaci-
dad homeostática fue la colecta J₂.

Poblaciones J₀-J₃-J₅ y J₄-J₆-J₇

El análisis estadístico no reportó diferencias significativas, ni
debidas al factor depredación ni entre poblaciones (Cuadros 15 y
16).

Se observa, sin embargo, una menor producción general en el am-
biente 1: de 30 a 60% en el número de infrutescencias y, de 20
a 60% en el número de vainas según la población; la colecta más
afectada fue J₆, con decrementos de 60% en ambas variables.

Las respuestas de J₄ y J₇ constituyen excepciones, ya que la pro
ducción de la primera de estas es aproximadamente igual a la del
testigo, en tanto que la de J₇ representa un incremento del or-
den de 350%.

Se considera que estas excepciones obedecen más a diferencias in
trapoblacionales que a un efecto directo del factor depredación,
puesto que los C.V. de estas poblaciones fueron en ambas varia-
bles superiores al 100%; en este sentido debe añadirse, que exis
tieron algunos individuos con producciones notables, lo que auna
do al tamaño de muestra, sesgó marcadamente el promedio poblacio

nal.

El efecto de la combinación competencia-depredación fue mayor: disminuyó la producción promedio de infrutescencias y vainas en un rango de 70 (J_4), 80 (J_3, J_5, J_7), 90 (J_0) y 99% (J_6).

Por otra parte, al estimar el efecto del ambiente sobre la variación poblacional, se encontró que éste fue nulo en la colecta J_0 e incrementó entre 40 y 90% la variación en las restantes poblaciones.

Cabe destacar dos tendencias dentro de estos resultados: en primer término, que los mayores efectos se encontraron en las poblaciones más tardías, J_6 y J_7 ; probablemente esto sea reflejo del hecho de haber padecido el efecto de las heladas por un período más prolongado de su ciclo biológico, lo que vino a marcar una importante fuente de variación adicional que no tuvieron las restantes poblaciones.

En segundo lugar, dentro de cada uno de estos grupos el menor efecto se presentó en las colectas J_0 y J_4 , mismas sobre las que, con base en los anteriores resultados, se ha sugerido una mayor aptitud para competir así como mayor homeostasis.

Debe advertirse sin embargo, que la comparación de los C.V. general y los correspondientes del testigo, no excluye completamente el efecto de los individuos que se alejan marcadamente del comportamiento general de sus respectivas poblaciones (a causa del tamaño de las muestras), sin embargo, en cuanto procedimiento de análisis, sí representa una confiable aproximación al verdadero valor del efecto del ambiente sobre la variación poblacional ha-

bida cuenta de que a pesar de que queda subestimado el valor real, es congruente - en cuanto tendencia - con los resultados de las restantes variables.

d.3.2 - Peso de vainas

Poblaciones: C, M, X, J_1 y J_2

No se encontró diferencias estadísticas debidas al factor deprecación, y sí en cambio entre poblaciones, distinguiéndose C y M de J_1 y J_2 (Cuadro 17).

Se observan sin embargo, diferencias en el ambiente 1 del orden de 10% en el cultivar M, de 50% para X y, de 30 y 20% en J_1 y J_2 respectivamente.

Los factores competencia-depredación produjeron las mayores disminuciones en relación al testigo: 80, 90 y 95% para C, M y X respectivamente, en tanto que en las colectas tardías, fueron de 70(J_1) y 30% (J_2).

Las estimaciones de la variación debida al gradiente ambiental confirman la anterior tendencia: 650% superior a la del testigo en la población C, 220% en M, 90% en X y, 10% en J_1 ; fue nulo el efecto en la colecta J_2 .

Se infiere a partir de estos resultados que, las poblaciones más domesticadas (C y M en general y, X en particular dentro del conjunto de guía larga), poseen una menor capacidad para mantener una respuesta relativamente estable al crecer en ambientes distintos: son menos homeostáticas.

Cuadro 17. Cosecha: peso promedio(g) de vainas/planta. Amb: Ambiente de Cultivo; C: Competencia; D: Depredación; T: Testigo; CV: Coeficiente de Variación(%); a, b, c, x, z: diferencias significativas con la prueba de Tukey al 5%. Los () indican proporciones del CV general respecto de los correspondientes testigos.

Amb	Factor		C	M	X	J ₁	J ₂	J ₀	J ₃	J ₅	J ₄	J ₆	J ₇
1	D	\bar{x}	1.2 ^c	1.5 ^c	11 ^{bc}	33 ^{ab}	26 ^{abc}	8.7 ^x	12.5 ^x	23.2 ^x	21.5 ^z	8.2 ^z	10.6 ^z
		CV	18.2	4.2	63.9	40.3	41.2	86.8	59.2	47.8	191	70.1	137
4	C-D	\bar{x}	0.3	0.1	0.9	15.7	31.3	1.2	2.9	6.6	6.2	0.2	0.3
		CV	22.5	30.7	57.3	61.9	47.5	71	167	81.5	96.4	122	150
5	T	\bar{x}	1.2 ^c	1.3 ^c	20 ^{bc}	47.8 ^a	32 ^{ab}	19.1 ^x	21.3 ^x	33 ^x	27.2 ^z	18.8 ^z	1.5 ^z
		CV	7.8	22.6	48	42.8	54.2	129	90.9	55.1	66.5	49.6	86.3
General		\bar{x}	0.8	0.9	9.7	32.8	29.9	9.8	11.2	18.7	17.2	9.1	2.7
		CV	58.4	71.7	89.7	47.4	36.2	136	114	73.9	102	92.7	183
			(7.5)	(3.2)	(1.9)	(1.1)	(0.7)	(1.01)	(1.2)	(1.3)	(1.5)	(1.9)	(2.1)

Es oportuno llamar la atención, hacia las estimaciones de la variación de origen ambiental en los promedios de infrutescencias y vainas por planta (Cuadros 15 y 16). Integrando todos estos resultados, se colige lo siguiente.

En la variación de las poblaciones C, M y J_2 no existe un componente ambiental pero por razones distintas: en C y M, por poseer una menor plasticidad, es decir, una menor capacidad de respuesta adaptativa al medio, derivado este hecho del mayor peso acumulado de la selección artificial que ha operado en ellas; más específicamente, al crecer en ambientes limitantes no mostraron capacidad de ajustar su demanda interna (número de vainas por planta) a su correspondiente oferta de fotosintatos, de ahí la notoria oscilación en el peso de las vainas por planta.

En contraste, las colectas X y J_1 evidenciaron una mayor capacidad de adaptación ya que modificaron más su número de infrutescencias y vainas por planta, pero menos el peso de éstas.

La plasticidad de unos atributos, permite entonces explicar la homeostasis de otros.

El caso de la colecta J_2 merece una mención aparte, porque el hecho de que no se detectase un componente ambiental en la variación poblacional del número y peso de estas estructuras, se ha interpretado como indicio de que el gradiente ambiental no fue lo suficientemente amplio como para que en esta colecta no se pudiera reestablecer su balance interno entre oferta y demanda de acuerdo a las condiciones del medio; esto constituye otra expresión de su mayor adaptabilidad.

Poblaciones J_0 - J_3 - J_5 y J_4 - J_6 - J_7

No existió efecto significativo debido al factor depredación y, todas las poblaciones dentro de sus respectivos grupos fueron estadísticamente iguales entre si.

Se observa, no obstante, una menor producción general en el ambiente 1; las disminuciones fueron del orden de 60(J_0 y J_6), 40 (J_3), 30(J_5) y 20% (J_4) respecto del testigo(Cuadro 17).

El promedio de la colecta J_7 se aparta de esta tendencia, pues es casi 600% superior al testigo. Tal como se explicó en las variables número de infrutescencias y vainas por planta, esta respuesta obedece más a diferencias intrapoblacionales que al ambiente; en la misma situación se encuentra la respuesta de la colecta J_4 ya que ambas tienen C.V. superiores al 100%.

Los factores competencia-depredación produjeron una mayor reducción, pues ésta es de 77% en J_4 , 80% en J_5 y J_7 , 86% en J_3 , 94% para J_0 y 99% en J_6 .

El efecto del ambiente sobre la variación poblacional fue en general menor: 1% para J_0 , 20, 30 y 50% en J_3 , J_5 y J_4 respectivamente y, de 90 y 110% para J_6 y J_7 . Se aprecia nuevamente, como se señaló en anteriores variables, que existe un mayor efecto en las poblaciones más tardías, particularmente en J_6 y J_7 , probablemente debido a su mayor exposición a las heladas; debe destacarse que, dentro de cada uno de estos grupos, la mayor estabilidad a pesar del gradiente ambiental se presentó en las poblaciones J_0 y J_4 .

d.3.3 - Número de semillas por vaina

Los resultados de esta variable se calcularon con base en los respectivos de producción de semilla y vainas por planta, así como el de peso promedio por semilla.

Se encontró en general en los promedios, un menor efecto tanto por el factor depredación como por la combinación competencia-depredación que en las restantes variables reproductivas ya revisadas.

Poblaciones C, M, X, J_1 y J_2

En el ambiente 1 prácticamente no disminuyeron los valores de C y M, en las colectas de guía larga en cambio, tal disminución ascendió a 30% en X, 24% en J_1 y 49% en J_2 (Cuadro 18).

Por otra parte, los factores competencia-depredación produjeron disminuciones del orden de 50% en C, 28% en M, 20% en X y 45% en J_2 ; el resultado de la colecta J_1 fue prácticamente igual al del testigo.

Respecto de la estimación de la variación inducida por el ambiente, se encontró que ésta es extraordinariamente alta en la población más domesticada, C, pues fue superior a un 700%.

En las poblaciones de hábito indeterminado en cambio, este efecto ambiental es más reducido, notándose una consistente tendencia a disminuir según sea mayor la extensión de la guía y el ciclo biológico de la población respectiva: 190% en M, 60% en X, 30% en J_1 y 10% para J_2 .

LLama la atención que, a pesar de que en J_2 tienden a presentar-

se las mayores disminuciones a causa de las presiones ambientales, fue la más estable al discriminar el efecto de su variabilidad interna respecto de la inducida por el medio. Este resultado cobrará mayor significación al considerar los resultados de peso de semilla por planta en la sección siguiente.

Asimismo, que la introducción del factor competencia afectó más severamente a C y M que a las poblaciones de guía larga, como se deriva de la mayor diferencia en su respuesta entre los ambientes 1 y 4, tanto en sus promedios como en sus C.V.

Debe indicarse que, por ser esta variable estimada, la variación reportada es menor a la real, no obstante, las diferencias entre las poblaciones son tan amplias que permiten reconocer la misma tendencia sugerida por los resultados de otras variables que sí fueron medidas.

Poblaciones J_0 - J_3 - J_5 y J_4 - J_6 - J_7

Dentro del conjunto de guía larga, estas colectas mostraron las menores diferencias en el ambiente 1 respecto del testigo (la diferencia máxima fue de 10% para J_0 y J_3), por lo que se infiere que el factor depredación no ejerció ningún efecto (Cuadro 18).

En los resultados del ambiente 4, las menores diferencias en relación al testigo, 10%, se presentaron en las colectas J_0 y J_5 ; en tanto que en el grupo de poblaciones que arribó a la fase de llenado de semilla después del inicio de las heladas, las diferencias mínimas corresponden a J_4 y J_7 , pero en estas ascienden a 23 y 37% respectivamente.

Cuadro 18. Cosecha: número promedio de semillas/vaina; valores estimados. Amb: Ambiente de Cultivo; C: Competencia; D: Depredación; T: Testigo; CV: Coeficiente de Variación(%). Los () indican proporciones del CV general respecto de los correspondientes testigos.

Amb	Factor		C	M	X	J ₁	J ₂	J ₀	J ₃	J ₅	J ₄	J ₆	J ₇
1	D	\bar{x}	3.3	4	2.3	2.2	3.3	2.4	4.1	4.9	4.4	4.9	4.6
		CV	6.8	3.9	33.7	23.4	30.5	4.8	12.2	1.4	18.3	22	14.6
4	C-D	\bar{x}	1.8	3.1	2.6	3.1	3.6	2.4	2.5	5.4	3.3	1.9	2.7
		CV	17.4	26.6	34.9	22.1	10.6	21.1	59.5	16.5	27.6	72.7	70.7
5	T	\bar{x}	3.6	4.3	3.3	2.9	6.2	2.7	4.6	4.9	4.3	4.5	4.3
		CV	3.7	7.1	21	19.8	51.5	11.9	11.5	15.3	12.5	9.6	13.8
General		\bar{x}	2.8	3.7	2.7	2.7	4.5	2.5	3.6	5.1	4	3.8	3.8
		CV	30	20.7	33.1	26	56.3	15.7	38	14.5	23.1	44.7	40.8
			(8.1)	(2.9)	(1.6)	(1.3)	(1.1)	(1.3)	(3.3)	(0.9)	(1.8)	(4.7)	(2.9)

Es probable que haya sido más el efecto de las heladas (a través del aborto de semillas) que una menor oferta de fotosintatos, consecuencia derivada de la competencia, la causa principal de estas diferencias.

Las estimaciones de la variación inducida por el gradiente ambiental, confirman estas diferencias: los menores efectos se encontraron en las colectas J_0 (30%) y J_5 (en ésta, incluso, fue nulo) por un lado, y en J_4 (80%) y J_7 (190%) por otro, apreciándose claramente una mayor influencia del ambiente en las poblaciones más tardías.

No obstante lo anterior, se observa que a pesar de haber sido objeto de una mayor presión ambiental, el conjunto de estas poblaciones tiende a presentar una respuesta más estable que las más domesticadas (C y M).

d.3.4 - Producción de semilla por planta y población

Poblaciones C, M, X, J_1 y J_2

No se encontró efecto significativo en la producción promedio por planta atribuible al factor depredación; por otra parte, en la producción total poblacional no se realizó análisis estadístico, debido a que una gran proporción (ca. 60%) de los resultados provenía de distintas densidades, ocasionado esto por la diferente mortalidad entre las poblaciones, circunstancia que vendría a encubrir el efecto del factor depredación.

La comparación proporcional que se hizo con los respectivos testigos, sin embargo, permitió encontrar diferencias que coinciden

esencialmente con las de la variable producción media por planta, a excepción de los resultados de C y M en el ambiente 4, ya que la diferencia de densidad de este ambiente con el testigo (50 y 66% respectivamente) fue marcadamente mayor que entre éste último y el ambiente 1 (13 y 3%).

Es conveniente destacar que, en las poblaciones de guía larga se presentaron diferencias de densidad similares (17, 33, 40 y 50%) entre los ambientes 1, 4 y 5, a pesar de lo cual, disminuyeron menos su producción total en los ambientes limitantes.

Se encontró una disminución general en la cantidad de semilla producida por planta y población, siendo más acentuada ésta en las poblaciones de guía larga en el ambiente 1; en cambio, en el ambiente 4 el mayor efecto se encontró en las de mata (C) y guía corta (M).

En el ambiente 1 las disminuciones de producción por planta y población fueron del orden de 10 y 20% en C, de 60, 50 y 30% en ambas variables para X, J_1 y J_2 respectivamente; en M prácticamente no hubo diferencia (Cuadros 19 y 20).

En el ambiente 4, las producciones de C y M disminuyeron 80 y 90% por planta y, 92 y 97% por población respectivamente; X y J_1 registraron pérdidas de alrededor de 93 y 80% respectivamente, en ambas variables; la producción de J_2 disminuyó 50% por planta y, 70% por población (cabe señalar que, su densidad en el ambiente 4 fue 50% menor que la del testigo).

Las estimaciones de la variación debida al ambiente confirman la tendencia sugerida por estos resultados: el aumento de las pre-

siones ambientales afecta menos a las poblaciones de guía larga, y dentro de estas, disminuye el efecto según sea mayor la extensión de las guías y de sus ciclos biológicos.

En la producción media por planta, se encontró que la variación general fue superior a la del testigo en un orden de 860 y 320% en C y M y, de 230 y 30% para X y J₁ respectivamente; en J₂ no se detectó efecto (Cuadro 19).

En la producción por población, el efecto ambiental fue mayor en todos los casos: 1450 y 560% para C y M y, 740, 90 y 30% en X, J₁ y J₂ respectivamente (Cuadro 20). Se considera que este mayor efecto se debe a las diferencias de densidad, a pesar de lo cual, no se altera en esencia la relación entre poblaciones.

Poblaciones J₀-J₃-J₅ y J₄-J₆-J₇

El análisis estadístico no reportó efecto significativo del factor depredación, si bien, salvo la colecta J₇, se presentó una disminución general respecto del testigo en ambas variables.

En el ambiente 1, las disminuciones fueron del orden de 50 y 60% en ambas variables para J₀ y J₆ respectivamente; de 70, 10 y 40% en las producciones por planta y: 60, 20 y 30% en los valores por población para, respectivamente, J₃, J₅ y J₄.

En el ambiente 4, el decremento observado fue de 80% en J₅ y J₄, 90% en J₇ y mayor a 99% en J₆, en todos los casos, para ambas variables; asimismo, fue de 97 y 96% en J₀ y de 92 y 90% en J₃, respectivamente, para la producción por planta y población.

Cuadro 19. Cosecha: peso promedio(g) de semilla/planta. Amb: Ambiente de Cultivo; G: Competencia; D: Depredación; T: Testigo; CV: Coeficiente de Variación(%); a, b, c, x, z: diferencias significativas con la prueba de Tukey al 5%. Los () indican proporciones del CV general respecto de los correspondientes testigos.

Amb	Factor		G	M	X	J ₁	J ₂	J ₀	J ₃	J ₅	J ₄	J ₆	J ₇
1	D	\bar{x}	5 ^c	5.7 ^c	26 ^{bc}	62 ^{abc}	65 ^{abc}	25.1 ^x	35.5 ^x	100 ^x	53.9 ^z	25.4 ^z	24.2 ^z
		CV	11.1	12.3	65	41.5	56.5	77.3	63.6	43.7	188	92.5	132
4	C-D	\bar{x}	1.1	0.7	4.3	28.5	60.5	2.3	8.2	21.5	19.7	0.4	0.7
			26.6	31.2	94.4	74.3	51.6	75.9	175	83.1	100	139	166
5	T	\bar{x}	5.4 ^c	5.9 ^c	63 ^{abc}	113 ^a	96 ^{ab}	52	84.9	132	76.6	63.4	6.8
			6.1	16.1	26.3	46.5	48.5	141	91.3	46.6	62	49.2	94
General		\bar{x}	3.5	3.8	28.8	69.5	75.9	26.8	39.2	74.8	47.2	29.7	7.4
		CV	58.4	68.3	87.4	61.2	42.3	143	124	74.6	94.1	98.4	144
			(9.6)	(4.2)	(3.3)	(1.3)	(0.9)	(1.01)	(1.3)	(1.6)	(1.5)	(2)	(1.5)

Cuadro 20. Cosecha: peso total(g) de semilla/población. Amb: Ambiente de Cultivo; C: Competencia; D: Depredación; T: Testigo; CV: Coeficiente de Variación(%). Los () indican proporciones del CV general respecto de los correspondientes testigos.

Amb	Factor		C	M	X	J ₁	J ₂	J ₀	J ₃	J ₅	J ₄	J ₆	J ₇
1	D	\bar{x}	529	495	51.7	124	130	50.3	59.2	200	89.9	50.9	36.3
		CV	12.8	11.5	42.7	24.6	43.2	65.5	77.8	34.6	132	53.2	91.1
4	C - D	\bar{x}	47.2	16.1	10.2	47.5	90.8	3.1	12.4	37.6	26.3	0.54	1.2
		CV	46.2	54.4	83.4	30.3	22.7	42.6	130	27.5	71	109	112
5	T	\bar{x}	620	495	126	226	191	104	170	220	153	127	11.3
		CV	4.7	11.9	10.4	35.3	37.8	96.7	72.8	59.5	34.2	30.2	51.3
General		\bar{x}	364	303	57.4	133	143	52.7	73.6	141	89.8	59.4	13.7
		CV	72.7	78.7	87.8	66.8	48.7	147	133	83.3	102	98.5	158
			(15.5)	(6.6)	(8.4)	(1.9)	(1.3)	(1.5)	(1.8)	(1.4)	(3)	(3.3)	(3.1)

Cabe señalar algunas tendencias que se apuntan es estos resultados como es el hecho de que el decremento de producción de J_3 y J_6 tendió a mantenerse entre los valores más altos en ambos ambientes; el comportamiento contrario se observó en J_4 .

Sobresalen las amplias diferencias entre los ambientes 1 y 4 de las colectas J_5 y J_7 ; se considera que obedecen a razones distintas.

Los resultados de J_7 se deben a variaciones intrapoblacionales más que al gradiente ambiental, como se infiere del hecho de que fue la única población dentro de su grupo que tuvo un C.V. mayor al 90% en ambos ambientes; debe precisarse que tales variaciones fueron en sentido opuesto en cada uno de estos ambientes: un individuo cuya producción fue notablemente superior a la de los restantes de su población en el ambiente 1 y, otro en una condición opuesta en el testigo.

Por otra parte, con base en los C.V. de J_5 , se infiere que esta población fue la más estable en los ambientes 1 y 5 (no así en el 4 donde lo fue J_0); es importante destacar esto porque, aunado al hecho de que en estos ambientes fue la colecta que mayor producción tuvo, tanto por individuo como por población, y de que mostró el mayor efecto - dentro de su grupo - por el incremento de la severidad ambiental (según los resultados de los ambientes 1 y 4), configura una respuesta esencialmente igual a la de las poblaciones más domesticadas (C y M): tiene una producción elevada y estable en ambientes benignos, pero su capacidad de adaptación en ambientes limitantes es baja.

Por tanto, J_5 muestra el mayor grado de domesticación dentro de su grupo; cabe señalar que, a esta misma conclusión ya se había llegado en secciones previas, sólo que no en términos de J_5 , pues se indicaba que las poblaciones que tendían a mostrar mayor capacidad adaptativa eran J_0 y J_3 .

Las estimaciones de la variación inducida por el ambiente, finalmente, confirman en lo general las tendencias indicadas en secciones anteriores, a saber: existe un mayor efecto en las poblaciones más tardías, probablemente debido a su mayor exposición a las heladas y, dentro de sus respectivos grupos, J_0 y J_4 tienden a mostrar la mayor estabilidad ante el gradiente ambiental.

d.3.5 - Tamaño de la semilla (peso promedio)

La evaluación de esta última variable arrojó resultados notoriamente distintos a los hasta aquí explicados.

En primer lugar, esta fue la característica menos modificada por el ambiente; por ejemplo, en el ambiente 1 las diferencias que se marcan respecto del testigo, son en la mayoría de los casos menores a 10%.

Los resultados del ambiente 4 reflejan una situación distinta: las únicas poblaciones en que se registró variaciones menores de 10%, fueron las más precoces (C, M, X), las cuales - como se indicó en secciones previas - escaparon al momento de más intensa competencia, lo que puede ser la explicación de su respuesta.

En las demás poblaciones, que padecieron en diferente intensidad las presiones de competencia y heladas de acuerdo a la duración

de sus ciclos biológicos, se observa una mayor disminución: de 20 a 30% aproximadamente en las colectas J_1 , J_2 , J_0 , J_5 y J_4 , alcanzando valores cercanos a 50, 60 y 70% en J_3 , J_6 y J_7 respectivamente (Cuadro 21).

Debe precisarse que, en las poblaciones de guía extra-larga, J_0 - J_3 - J_5 y J_4 - J_6 - J_7 , se registraron C.V. notablemente altos debido a que hubo individuos que no produjeron semilla; probablemente para algunos de ellos, en particular en las colectas más tardías, la explicación se halle en su propia lentitud de desarrollo. Si se descartaran estos individuos, las diferencias con el testigo serían menores de 3% en J_0 , J_3 , J_5 y J_4 , disminuyendo también a poco menos de 30% en J_6 y J_7 .

Sin embargo, dado que hubo un decremento consistentemente mayor en el ambiente 4 que en el 1, no se puede descartar la influencia del medio: la competencia aparentemente alteró el balance de la distribución de fotosintatos entre órganos vegetativos y reproductivos a favor de los primeros, esto les confirió mayor capacidad para competir. Se recordará que el peso promedio de ramas por planta fue más estable en los individuos de guía extra-larga que en los de guía larga-moderada (X) y corta (M), así como en los de hábito determinado (Cuadro 14).

Las estimaciones de la variación inducida por el ambiente marcan un importante contraste con lo reportado para otras variables.

Persiste la tendencia de que dentro del grupo de poblaciones precoces, continua habiendo un mayor componente ambiental en la va-

Cuadro 21. Cosecha: peso promedio por semilla(g). Amb: Ambiente de Cultivo; C: Competencia; D: Depredación; T: Testigo; CV: Coeficiente de Variación(%). Los () indican proporciones del CV general respecto de los correspondientes testigos.

Amb	Factor		C	M	X	J ₁	J ₂	J ₀	J ₃	J ₅	J ₄	J ₆	J ₇
1	D	\bar{x}	0.462	0.189	0.513	0.258	0.198	0.452	0.168	0.226	0.094	0.115	0.167
		CV	1.5	1.6	6.6	13.4	15.2	9.9	23.8	5.1	53.7	14.7	20.2
4	C-D	\bar{x}	0.436	0.168	0.453	0.197	0.130	0.364	0.083	0.194	0.109	0.047	0.051
		CV	1.3	5.1	24.2	8.3	10.7	60.7	114	43.6	63	118	122
5	T	\bar{x}	0.473	0.184	0.486	0.282	0.161	0.487	0.170	0.247	0.146	0.127	0.183
		CV	1.6	1	8.6	14.5	11	9.3	24.3	15.8	10.6	11.4	15.3
General		\bar{x}	0.455	0.180	0.488	0.247	0.166	0.453	0.137	0.222	0.123	0.094	0.136
		CV	3.9	5.9	15.4	16	20.4	23.9	40.6	19.1	31.6	45.2	50.9
			(2.4)	(5.9)	(1.8)	(1.1)	(1.8)	(2.6)	(1.7)	(1.2)	(3)	(4)	(3.3)

riación de C(140%) y M(490%); pero al considerar la respuesta exclusivamente de las colectas de guía extra-larga de este grupo, resulta que la mayor influencia del ambiente se produjo en J_2 (80%), población que en todas las demás variables había mostrado ser la más estable.

Las estimaciones del grupo J_0 - J_3 - J_5 apuntan la misma relación: J_0 , la población más estable con base en los resultados de anteriores variables, muestra aquí el mayor efecto del gradiente ambiental con un C.V. general 160% superior al del testigo.

Finalmente, en las colectas más tardías, J_4 - J_6 - J_7 , se presentaron los mayores efectos del ambiente sobre la variación poblacional (la aumentó en un orden de 200 a 400%), considerando todo el conjunto de colectas de guía extra-larga; vale decir que este material tardío, prosperó en el gradiente ambiental más extremo. En relación a sus diferentes cualidades homeostáticas, lo único que puede decirse es que, aparentemente, J_6 tiende a ser la más afectada por el ambiente.

El análisis de estos resultados se presenta en la discusión ambiental.

Discusión General

1. Fenología

En la primera variable medida, el número de días al inicio de la guía, no se encontró efecto alguno originado por el gradiente de los distintos ambientes de cultivo, debido en parte a que las diferencias entre estos apenas se perfilaban.

En las restantes variables medidas (número de días a formación de primordios florales, a inicio de floración, a llenado de semillas y a madurez fisiológica), se encontró un retraso general respecto del testigo. La condición ambiental que invariablemente produjo los mayores efectos en prácticamente todas las poblaciones, fue la combinación competencia-depredación.

El evento que resultó consistentemente más afectado por las condiciones limitantes fue el inicio de floración, ya que, exceptuando dos colectas (J_0 y J_7), se registraron retrasos de al menos 10% en todas las poblaciones; las más afectadas fueron C, M y X (con retrasos igual o mayor de 25%), de las cuales, X presentó el menor retraso promedio.

Los máximos efectos, retrasos superiores a 40%, correspondieron a X y C en las variables referentes - respectivamente - a primordios florales y madurez fisiológica.

En cuanto a la tendencia de variación entre las poblaciones, se encontraron C.V. general entre 5 y 15% correspondiendo los mayores valores a las poblaciones precoces (C, M, X, J_1 , J_2).

El incremento de tal variación a causa del gradiente ambiental,

fue menor en las colectas J_2 (fluctuó de 0 a 100%) y J_3 (de 0 a 50%), dentro de sus respectivos grupos.

Comparando la respuesta del grupo más tardío, J_4 - J_6 - J_7 , se encontró que el incremento de variación tiende a ser similar en todas sus colectas (de 0 a 50%), particularmente después de floración.

Por lo tanto, las poblaciones que tienden a ser menos afectadas por el ambiente, son las de guía y ciclo más extenso.

Estos resultados, en el sentido de que los ambientes limitantes aumentan la duración de los ciclos biológicos, concuerdan con lo encontrado por López Castañeda (1982) al aplicar distintas intensidades de poda en poblaciones de frijol común (X-16441); entre otros resultados reporta que, todos los tratamientos (cuyas intensidades extremas eran, según su clave, 9-0-0 y 17-20-20, refiriéndose al número de nudos que dejaba en el tallo, ramas primarias y secundarias respectivamente) retardan el final de la floración y la madurez fisiológica.

Campos Escudero (1983), evalúa el efecto de arvenses, plagas y sistemas de producción sobre tres poblaciones de frijol de distinto tipo de crecimiento (mata, mateado y enredador), encontrando asimismo que, la madurez fisiológica se retarda en todas ellas (13, 12 y 7% respectivamente) por efecto de los factores competencia y depredación.

Por otra parte, el señalamiento que se hace aquí de que la combinación competencia-depredación produce un mayor efecto que el factor depredación sólo, coincide con los resultados de Campos E.

(1983) y de Miranda(1971), éste último evaluando el efecto de arvenses, plagas y fertilizantes sobre la producción de tres variedades de diferente hábito y ciclo de crecimiento.

2. Competencia

Durante los tres muestreos realizados, se encontró que las diferencias microambientales del terreno tendieron a afectar por igual a las poblaciones de arvenses y de frijol; diferencias en capacidad competitiva aparecieron sólo en los dos últimos muestreos.

Con base en los valores de altura máxima, diferencia de altura respecto del dosel y longitud de guías externas al mismo, se encontró que la colecta X representa el extremo de menor aptitud competitiva. La mayor capacidad para competir la evidenciaron las poblaciones más tardías, particularmente destacan las respuestas de J_0 y J_4 .

Se encontró asimismo que, la variación poblacional tendió a ser menor según aumente la duración del ciclo biológico. Integrando ambos resultados, se infiere que la mayor capacidad competitiva de las poblaciones de guía extra-larga, ciclo tardío, deriva del hecho de haber alcanzado una mayor altura respecto del dosel, de haberlo logrado de una manera relativamente estable a pesar del gradiente ambiental, así como de haber alcanzado una mayor extensión en las guías que sobresalieron al cuerpo de arvenses.

Al término de la competencia se hizo una evaluación morfológica de cada individuo de frijol enredador, cuyos resultados vinieron

a complementar la respuesta antes descrita.

Se encontró una mayor capacidad de variación morfológica en las poblaciones tardías, lo que se tradujo en el mantenimiento de su ventaja competitiva; de acuerdo a este resultado, se infiere que la variación en las cantidades de nudos, ramas y hojas es de carácter adaptativo, es decir, son variaciones plásticas.

Más explícitamente, el hecho de que los individuos de poblaciones tardías posean una estructura morfológica más variable, les provee de la oportunidad de variar más aún ajustándose de esta manera a las condiciones microambientales de cada individuo; la resultante es que, el atributo que les permite estar en una situación ventajosa para competir por luz, su altura en la estructura vertical de la comunidad, pueda mantenerse elevada y relativamente estable.

Se puede concluir por tanto, tal como lo señalan Bradshaw(1965) y Harper(1977), que la plasticidad de ciertos atributos(morfológicos en este caso), permite explicar la homeostasis de otros(al_utura relativa al dosel).

3. Cosecha

a. Sobrevivencia

La más inmediata evidencia de la capacidad de adaptación de una población en ambientes variables, es su sobrevivencia, como vía necesaria a la posibilidad de mantener relativamente estable su tamaño numérico al paso de las generaciones.

La sobrevivencia fue menor conforme aumentaron las presiones del

ambiente. Estableciendo un gradiente de mayor a menor sobrevivencia entre los factores estudiados, estos quedarían como sigue: depredación, competencia-depredación y competencia-depredación-parasitismo.

La sobrevivencia tiende a ser menor en las poblaciones que representan el extremo de mayor domesticación: C y M. Comparando la respuesta de estas poblaciones con las de frijol enredador que no fueron objeto de heladas (X , J_1 , J_2), se tiene que estas últimas no sólo registraron una mayor sobrevivencia sino que también fueron de 3 a 4 veces menos variables, lo cual evidencia su mayor capacidad para mantener una relativa constancia en su tamaño poblacional (homeostasis poblacional); este resultado es extensivo a las restantes poblaciones de guía.

Como se había anticipado, la respuesta de la población perenne (A), necesita una mención aparte.

De acuerdo a los resultados de fenología y cosecha, esta especie posee un desarrollo notablemente más lento que el resto de las poblaciones consideradas en este estudio.

En razón de lo anterior, no es posible analizar y comparar su respuesta con los mismos parámetros empleados para las poblaciones anuales. Se tiene que considerar que al término de un año, no está en condición aún de producir semilla, si acaso de haber formado rizomas, órganos de almacenamiento que le permiten la posibilidad de establecerse en un sitio dado, regenerando las estructuras aéreas de cada individuo si es que éstas fueron destruidas durante la época desfavorable del año.

Así pues, los rizomas pueden constituir, al igual que las semillas, un puente generacional lo mismo que un medio de dispersión.

Por lo tanto, en virtud de su equivalencia ecológica, ~~es tan exitosa~~ después de un año de crecimiento una herbácea anual que produce semillas, como otra perenne que desarrolla su rizoma; vale decir que, los pocos individuos que sobrevivieron hasta la cosecha si lo formaron.

Empero, subsisten serios obstáculos que no permiten la comparación de esta colecta con las restantes poblaciones.

Siendo una especie de lento desarrollo, requiere para establecerse, del mantenimiento de condiciones de disturbio por más tiempo que las especies de rápido crecimiento (oportunistas, como las que crecen en los campos de cultivo asociadas a la especie de interés), lo cual les permite persistir hasta lograr el porte vegetativo suficiente para poder competir.

Tal como lo señalan Putwain et al. (1968), la abundancia de algunas especies depende de la existencia de sitios disponibles para colonización, es decir, temporalmente abiertos dentro de la comunidad.

La semilla que se utilizó de esta especie procede de Chiapas, y de acuerdo a los registros y observaciones de campo del colector, Biol. Luis M. Arias Reyes, esta especie se le puede encontrar totalmente en campos de cultivo de frijol, así como en bosques de encino perturbados por pastoreo (la colecta se hizo precisamente en un encinar).

Es entonces, una especie adaptada a condiciones de disturbio pa-

ra poder establecerse en un lugar.

Por otra parte, se sabe que las plantas que crecen en condiciones limitantes frecuentemente reducen su porte así como su tasa de crecimiento (Lloyd, 1980), y si se considera que esta especie es de lento crecimiento per se, es posible entender que no haya sobrevivido ningún individuo en los ambientes con competencia, ya que se formó rápidamente una cerrada cubierta de arvenses, con la cual no pudo competir.

La densidad de la cubierta vegetal, tuvo como efecto directo el mantener - según se pudo observar - un escaso o nulo crecimiento en los individuos de esta población; indirectamente, por las condiciones de humedad que propiciaba, propició su muerte por la acción de hongos de raíz.

Por lo tanto, dado que sólo sobrevivió un individuo en los ambientes 1 y 5, no es posible incluir en la comparación poblacional la respuesta de esta especie.

b. Organos Vegetativos y Reproductivos

La evaluación estadística realizada se limitó a los ambientes que no incluyeron competencia, debido a la gran proporción de datos perdidos originados por la mortalidad que se registró en los ambientes con competencia.

En ninguna variable y población se encontró diferencia estadística debida al factor depredación; aparentemente entonces, la oferta de follaje y de frutos jóvenes, particularmente en las poblaciones de guía larga, fue lo suficientemente grande como para

amortiguar el efecto de los depredadores naturales.

Estos resultados avalan lo señalado por Harper(1977), en el sentido de que los organismos pueden compensar los efectos de una defoliación parcial, bien a través de un incremento en su eficiencia fotosintética o, bien a través de la formación de nuevo follaje(dado que no se midió la intensidad de depredación, no se puede concluir acerca de cuál haya sido el mecanismo que interviene, pero tampoco se puede excluir ninguno de los dos); asimismo, sugieren una sobreproducción de órganos que resulta de valor adaptativo(Stephenson, 1981).

Es necesario enfatizar que, el amortiguamiento del efecto de la depredación natural, se debe fundamentalmente al conjunto de poblaciones tardías ya que, si bien el número de individuos de éstas representa sólo 7.3% del correspondiente de C y M en el ambiente 1, su número de nudos y peso de ramas supera en 83 y 87% respectivamente a los de estas mismas en conjunto.

De manera similar a como Lloyd(1980); explica el efecto que puede tener el tamaño y estructura de una población sobre los niveles de polinización, particularmente sobre el número de visitas de insectos que puedan recibir las distintas flores de una planta, se puede esperar, por extensión, que los individuos y poblaciones que desarrollasen un mayor tamaño sean también los que mayor número de visitas reciban de depredadores; en este caso, el conjunto de poblaciones de ciclo tardío.

No se cuantificó la presencia de depredadores ni el daño que oca

sionaban a cada población, por lo que no se puede afirmar categóricamente, pero de acuerdo a las periódicas observaciones que se hacían en el testigo a fin de controlar oportunamente a los depredadores, se encontró con mayor frecuencia evidencias de éstos en los individuos de ciclo tardío.

Por otra parte, el análisis estadístico señaló diferencias significativas entre poblaciones sólo en el grupo que representaba la variación más extrema de éstas: C, M, X, J_1 y J_2 .

Tales diferencias coinciden en agrupar, con base en todas las variables, a las poblaciones de hábito determinado (C) e indeterminado guía corta (M) por un lado, y a las de hábito indeterminado guía extra-larga (J_1, J_2) por otro.

La población X es también de hábito indeterminado, pero tal como se le describe en el registro original de colecta, es de tipo guía larga-moderada y de ciclo medio; se considera que representa una condición intermedia entre las poblaciones analizadas, debido a que sus diferentes respuestas fueron encontradas estadísticamente iguales a las de C y M, así como a los menores valores de J_1 y/o J_2 .

Se hizo además, una cuantificación proporcional de todas las diferencias halladas entre los ambientes 1, 4 y 5, lo que permitió establecer que los factores competencia-depredación produjeron un mayor efecto que el factor depredación. A similares resultados llegan Miranda (1971), al evaluar el efecto de competencia, depredadores y fertilizantes en la producción de frijol y, Cam-

pos(1983), estudiando el efecto de competencia, depredadores y sistemas de producción sobre la fenología y rendimiento de distintas variedades de frijol.

Uno de los resultados que llama la atención por su consistencia en este primer grupo es que, a excepción del tamaño de semilla, las poblaciones que representan el extremo de mayor domesticación(C y M), presentaron en todas las variables los mayores decrementos al aumentar la severidad ambiental.

La variable tamaño de semilla será explicada al final de esta sección, por lo que no se incluye en las generalizaciones que a continuación se hacen.

Respecto de las poblaciones de guía larga-precoces(X, J_1 , J_2), exceptuando la variable semillas por vaina, se encontró también una notable consistencia en todos sus resultados: X mostró el mayor decremento en relación al testigo, su contraparte fue J_2 . Asimismo, el aumento de la variación poblacional a causa del gradiente ambiental, fue mayor en X; en J_2 , por el contrario, salvo en las variables semillas por vaina y producción total por población, el ambiente no aumentó la variación de esta colecta.

Conforme a lo anterior, se concluye que las limitantes del medio afectan más a las poblaciones de guía corta y de hábito determinado, que a las de guía larga, dentro de las cuales, el efecto del ambiente es menor según aumente la extensión de las guías y del ciclo biológico.

A resultados equivalentes llega Campos(1983), al cultivar tres

poblaciones de distinto hábito de crecimiento con control de depredación (durante el 50 y 100% de sus respectivos ciclos) y, con competencia durante todo el ciclo.

A las mismas conclusiones llegan también Barreto (1970) y Miranda (1971), al cultivar poblaciones de frijol de distinto hábito y ciclo biológico.

Debe mencionarse que, a pesar de que los resultados de Campos son similares a los que se obtuvieron en este estudio, en cuanto a las tendencias entre poblaciones, este autor las interpreta de una manera distinta, ya que concluye que la variedad de mata (Canario 107), por no mostrar efecto ante competencia y depredación, se adapta a ambientes de bajo rendimiento. Por otra parte, la variedad de guía larga (Negro 150) la caracteriza como la de mayor sensibilidad al medio, e indica que posee mayor adaptación a los ambientes de alto rendimiento.

Esta interpretación es errónea, ya que no intenta explorar las causas de sus resultados: no relaciona la evolución de la intensidad de competencia con las diferencias de ciclo biológico, así mismo, pasa por alto que las presiones de competencia para individuos de distinto hábito no son equivalentes, particularmente si las condiciones de competencia inter-planta son altas (Adams, 1967).

Es importante destacar que, en nuestro caso, las poblaciones de porte arbustivo (C y M) escaparon al momento de más intensa competencia y, que la más estable en esta condición, J_2 , pertenece al tipo guía larga y ciclo tardío.

La colecta J_2 , sin embargo, posee capacidad para modificarse adaptativamente (plasticidad), según se deriva del hecho de que no obstante haber tenido una sobreproducción de infrutescencias y vainas en el ambiente 4 respecto del testigo, ajustó su demanda fisiológica a las condiciones del medio: de las poblaciones de hábito indeterminado, fue la que mayor disminución registró en su número de semillas por vaina; esto se tradujo en una mayor estabilidad (que la que se observó en X o M por ejemplo) del tamaño promedio de su semilla.

Es necesario hacer una mención adicional de la respuesta general de la colecta X-16441; fue más homeostática que C y M, pero menos que J_1 y J_2 .

Tal resultado, esperado de acuerdo a la hipótesis de este estudio, se considera es debido al mayor manejo (esto es, cuidados que le liberan de presiones ambientales) y selección artificial de que ha sido objeto, en comparación con las restantes colectas de guía larga.

Según los registros de colecta, X 16441 (colecta del Maestro Hernández Xolocotzí), es originaria de Ixmiquilpan, Hgo., donde es cultivada con espaldera de carrizo y riego. En contraparte, las restantes poblaciones de guía larga, se les cultiva en los sitios de colecta (Puebla y Oaxaca) asociadas con maíz y bajo temporal.

Una población que es cultivada en un ambiente más severo (debida esta severidad tanto a la escasez como la aleatoriedad de recursos), y persiste, retiene y/o acumula mayor capacidad de adapta-

ción.

En el caso de las poblaciones de los grupos, J_0 - J_3 - J_5 y J_4 - J_6 - J_7 , no se encontró diferencias significativas entre ellas.

Se considera que este resultado obedece al reducido tamaño de muestra de cada colecta (en el ambiente 1, debido a la diferente sobrevivencia de cada población, se trabajó con la información de 3 a 6 individuos por colecta), por lo que, tal como Snedecor y Cochran (1967) sugieren, no se puede rechazar confiablemente la hipótesis de trabajo o, en sus palabras, se "confirma débilmente la hipótesis alternativa".

Sin embargo, las diferencias halladas expresadas como proporciones respecto de sus correspondientes testigos, permiten reconocer las siguientes tendencias.

Ante los factores competencia y depredación la colecta que muestra las mayores disminuciones es J_6 , su contraparte fue la colecta J_4 ; considerando las poblaciones por grupos, los menores efectos se registraron respectivamente en J_0 y J_4 , los mayores decrementos por el contrario, se observaron en J_5 y J_6 . Las estimaciones del incremento en la variación poblacional a causa de las diferencias en el ambiente, confirman estas diferencias.

Se considera que, dada su mayor amplitud de ciclo biológico, no se puede descartar la influencia del período de heladas en esta respuesta, particularmente en las poblaciones más tardías, J_6 y J_7 , al margen de posibles diferencias en capacidad de adaptación. En este último aspecto, puede citarse la respuesta de J_5 en cuan

to a su producción promedio de semilla por planta y por población. Tuvo las mayores producciones en cada uno de los ambientes de cultivo; fue la más homogénea dentro de su grupo en el ambiente 1 y al mismo tiempo, la que mayor disminución registró en el ambiente 4 y mayor efecto tuvo en su variación poblacional.

En síntesis, la respuesta de J_5 es esencialmente similar a las de C y M: tiene altos rendimientos en ambientes benignos y menor capacidad de adaptación en ambientes limitantes; en consecuencia, es aparentemente la más domesticada dentro de su grupo.

Del grupo más tardío (J_4 - J_6 - J_7), no es posible hacer un señalamiento similar debido a la mayor influencia que en éste - se estima - tuvieron las heladas.

Debe destacarse en cambio, que a pesar de la mayor severidad ambiental en que sobrevivieron, derivada ésta, tanto de los factores experimentales y contingencias del ambiente, como del hecho de proceder de condiciones climáticas distintas de las del sitio experimental, las poblaciones tardías mostraron en todas las variables medidas, menor efecto del ambiente sobre su variación poblacional que el observado en los materiales más precoces y más domesticados, C y M (los cuales han sido cultivados ya por varios años en el lugar donde se desarrolló el experimento).

Resta de analizar las diferencias halladas en el tamaño promedio de las semillas.

Debe indicarse en primer término, tal como varios autores lo señalan (Harper, 1977; Snaydon, 1980; Silvertown, 1982), esta fue

la característica más constante de todas las cuantificadas; no sólo fue la que menores decrementos registró en los ambientes 1 y 4 en relación al testigo, sino también, especialmente en las poblaciones más domesticadas, tendió a presentar los menores coeficientes de variación(gráf. A-7).

Se encontró una consistente diferencia al comparar la respuesta de todas las poblaciones en esta variable, respecto de la tendencia que coinciden en sugerir todas las variables anteriormente revisadas.

En el ambiente 1, prácticamente todas las poblaciones tuvieron diferencias menores de 10% en relación del testigo. La divergencia surge en el ambiente 4, puesto que, las menores diferencias de los promedios se presentaron en las poblaciones más precoces: C, M, X; asimismo, J_3 y J_0 registraron mayores disminuciones que J_5 y J_2 que J_1 .

No se incluye la comparación del grupo más tardío, porque se considera que en éste hay una marcada influencia adicional, las he-ladas.

Las estimaciones del incremento de la variación poblacional originado por el gradiente ambiental, confirman en general esta tendencia, ya que, si bien dentro del conjunto de poblaciones precoces sigue siendo mayor el efecto del ambiente en C y M sobre las colectas de guía larga, cuando se le compara con el de las restantes de guía extra-larga, más tardías, el efecto del ambiente en el extremo de mayor domesticación, C, llega a resultar menor que en estas(Cuadro 21, gráf. A-7).

En este mismo sentido, el efecto del ambiente es menor en J_5 que en J_0 y J_3 , así como menor en J_1 que en J_2 .

En síntesis, las poblaciones que habían registrado los mayores efectos del ambiente en las variables vegetativas y demás variables reproductivas, resultan ser en esta variable las más estables.

Se puede entender esta contradicción, al considerar la relación existente entre las presiones de selección natural y los móviles de la selección artificial.

Es amplia la evidencia de que el peso de las semillas es una característica altamente homeostática, y esto ha servido de base para sugerir que sea de mayor importancia en la evolución natural que, por ejemplo, el número de semillas (Harper, 1977).

La selección natural determina, de acuerdo a la alternativa reproductiva (r o K) que una especie presente, así como de acuerdo a las condiciones ambientales en las que ésta se encuentre, la cantidad necesaria de reservas que posea cada semilla que le permita tener probabilidad de germinar y establecerse; de fluctuar ampliamente el peso de las semillas, esto disminuiría la probabilidad de automantenimiento de una población.

Por otra parte, entre los cambios introducidos por la domesticación, se pueden citar el aumento de tamaño del órgano útil, la disminución de los mecanismos naturales de dispersión y protección, una mayor uniformidad según las condiciones de cultivo, la cual se traduce en mayor similitud en fenología, morfología y

producción del órgano útil entre los integrantes de la población (Burkart, 1943; Kaplan, 1965; Swanitz, 1967; Sousa y Delgado, 1979).

Como se podrá notar, algunos móviles de selección artificial entran en contraposición directa con las presiones de selección natural; otros en cambio, coinciden en sentido e incrementan el efecto producido por la selección natural.

Se considera que este último, es el caso del peso promedio de las semillas, razón por la cual, las poblaciones que se habían identificado como menos domesticadas, evidenciaron de manera excepcional, una menor homeostasis en esta variable específicamente; por ejemplo, J_2 mostró una menor constancia que J_1 , e incluso, J_0 y J_4 fueron menos estables que C y J_5 (Cuadro 21, gráf. A-7).

Finalmente, comparando la respuesta de las distintas variables por población, se puede apreciar que, en general, según aumente la extensión de las guías y la duración de ciclo biológico, se presenta una mayor variación total (C.V.) en cada población, especialmente en las variables reproductivas. Asimismo, se observa una menor variación debida al ambiente conforme a esta misma tendencia (gráf. A-7).

Esta contrastante respuesta, sugiere que las poblaciones de guía extra-larga y ciclo tardío poseen una mayor variabilidad interna y plasticidad, lo cual explica la mayor homeostasis que demuestran (Adams y Shank, 1959; Allard y Bradshaw, 1964; Rowe y Andrew, 1964; Pfahler, 1964; Crothers y Westermann, 1976).

Conclusiones y Recomendaciones

- La combinación de factores competencia-depredación produce un menor desarrollo vegetativo y reproductivo general, así como un mayor retraso fenológico que el factor depredación sobre las poblaciones de frijol.
- Las poblaciones de frijol común presentan mayor capacidad homeostática según sea mayor la extensión de sus guías y de su ciclo biológico, es decir, según sea menor su grado de domesticación.

Debido a las limitantes, algunas del ambiente (como los daños ocasionados por Cuscuta sp. y hongos de raíz sobre las poblaciones de arvenses y de frijol), y otras de la planeación experimental evidenciadas durante el desarrollo del trabajo, los anteriores señalamientos acerca de los factores y poblaciones utilizadas no pueden tomarse como categóricos, ya que se basan sólo en tendencias de variación, por lo cual, quizá la conclusión más importante sea el reconocimiento de la necesidad de enmendar la metodología para un subsecuente trabajo de este tipo.

En tal sentido, se hace a continuación el planteamiento de algunas sugerencias basadas en el conocimiento derivado de esta experiencia introductoria.

En un trabajo que, como el presente, involucre la evaluación de los factores población, competencia y depredación, es de utilidad tomar en cuenta lo siguiente.

Las poblaciones elegidas deben de representar un rango de variación en domesticidad, lo suficientemente amplio como para reconocer con mayor claridad sus diferencias en capacidad de adaptación. En este sentido, fue acertado incluir en el estudio materiales de porte arbustivo y trepador, y de ciclo precoz y tardío.

Surge entonces la pregunta: ¿Cómo evitar que las diferencias en material biológico se confundan con el efecto de los factores ambientales ante los cuales se evalúa?

La respuesta a esta interrogante tiene varios niveles: el tamaño de la población; el control del ambiente que se debe observar durante el desarrollo del experimento y el análisis de los resultados.

Respecto de la evaluación de los resultados, existen procedimientos convencionales de análisis estadístico que permiten discriminar y cuantificar tanto el efecto independiente de los factores como el de sus distintas interacciones.

En relación al tamaño de muestra de las poblaciones elegidas, resultará de gran importancia (particularmente en las poblaciones de menor grado de domesticación, a causa de su mayor variabilidad), realizar un ensayo previo en el que se cultive cada población a densidad y ambiente constante, evaluando tamaños de muestra cada vez mayores (por ejemplo, en la siguiente serie aritmética: 5, 10, 15, ...), hasta determinar aquel a partir del cual, los promedios y C.V. respectivos no difieran significativamente; para hacer esta evaluación puede ser suficiente considerar las variables, número de nudos, peso de ramas y rendimiento.

Hacer un cultivo preliminar conlleva la ventaja de poder conocer el material que se usará, principalmente si éste procede de una región distinta a donde se le va a cultivar, lo cual permite determinar no sólo cuáles variables pueden ser útiles, sino también anticipar medidas de control que excluyan el efecto de contingencias ambientales.

Esto nos lleva al restante nivel referente al control del ambiente. Se trata del control que se debe tener de los factores experimentales, así como de las condiciones del medio a fin de que no tengan un efecto diferencial en los resultados.

En este sentido, es de gran importancia conocer los antecedentes del terreno y, en una mayor escala, del lugar donde se pretende desarrollar el experimento.

Así por ejemplo, si se presentan heladas y se averigua en un cultivo preliminar, que estas desbalancen los resultados de algunas poblaciones, se tiene como alternativas, eliminar estas poblaciones si es que no se reduce sensiblemente el rango biológico o, adelantar la fecha de siembra y hacerla de forma tal que, permita protegerle en contra de heladas tardías, y asimismo, por adelantarla, no se expone a las poblaciones a heladas tempranas o, realizar el experimento en un sitio donde no se presenten estos fenómenos; de poder hacerse esto último, se obtendría mayor provecho si se trabaja en un lugar ecológicamente similar al de procedencia de las poblaciones limitantes, es decir, de las poblaciones que no se pueden excluir, pero cuya respuesta ante los factores experimentales puede ser distorsionada por el medio.

En cuanto a las características del terreno, determinar si existen o no antecedentes de parasitismo, es de gran importancia para estudios con competencia; de existir, se recomienda niveles de competencia que permitan el control de este factor adicional, es decir, se debe excluir el uso de poblaciones naturales de arvenses, empleando en su lugar una o dos especies de arvenses a densidades específicas, de las cuales se tenga conocimiento acerca de su aptitud competitiva (se recomendaría Amaranthus hybridus y/o Simsia amplexicaulis).

Finalmente, en relación al control de los factores experimentales, siendo estos competencia y depredación, se recomendaría lo siguiente.

Respecto del factor competencia, se logrará un mayor control tanto si se incluyen siembras de una o dos arvenses a densidades controladas, como si se evita la competencia intraespecífica de la especie en estudio. Por otra parte, para cuantificar de una manera más directa la intensidad de competencia por luz, se debe medir la intercepción lumínica, en especial si se emplean también poblaciones naturales de arvenses.

Acerca del factor depredación, es necesario incluir la realización periódica de muestreos tanto de plagas como de las poblaciones dañadas; la finalidad es cuantificar su evolución, de manera tal que, esto permita ponderar su importancia en las poblaciones que difieran en ciclo biológico.

Las anteriores sugerencias, pueden proveer una base más confiable para emprender estudios de este tipo.

BIBLIOGRAFIA

- Adams M.W., 1967. Basis of yield component compensation in crops plants with special reference to the field bean, Phaseolus vulgaris. Crop Sci. 7: 505-510.
- y D.B. Shank, 1959. The relationship of Heterozygosity to Homeostasis in Maize Hybrids. Genetics 44: 777-786.
- Allard R.W. y A.D. Bradshaw, 1964. Implications of Genotype-Environmental Interactions in Applied Plant Breeding. Crop Sci. 4: 503-508.
- Anderson J.M., 1983. Ecology for Environmental Sciences: Biosphere, Ecosystem and Man. 1a ed. Edward Arnold. Great Britain.
- Ashby W.R., 1970. Design for a Brain. The origin of the adaptive behaviour. 2a ed. Chapman and Hall. Great Britain.
- Ayala F.J., 1980. Genética Molecular y Evolución. in: Ayala F. (ed.). Evolución Molecular. 1a ed. Omega. España. pp. 1-20
- Bailey L.H., 1951. Manual of Cultivated Plants. MacMillan. U.S.A.
- Baker H.G., 1972. Human Influences on Plant Evolution. Econ. Bot. 26: 32-43.
- Barcía R., 1980. Diccionario de la Lengua Castellana. Manuel Porrúa. México.
- Barreto A., 1970. Competencia entre Frijol y Malas Hierbas. Agric. Técnica 12: 519-526.
- Beadle C.D., S.P. Long, S.K. Imbamba, D.O. Hall y R.J. Olembó. 1985. Photosynthesis in Relation to Plant Production in Terrestrial Environments. 1a ed. Tycooly. Great Britain.

- Bennett E., 1970. Adaptation in Wild and Cultivated Plant Populations. in: Frankel O.H. y E. Bennet(eds.). Genetic Resources in Plants: Their Exploration and Conservation. Blackwell Sci. Publ. Great Britain. pp. 115-130.
- Berglund-Brücher O. y H. Brücher, 1976. The South American Wild Bean(Phaseolus aborigineus Burk.) as Ancestor of the Common Bean. Econ. Bot. 30: 257-272.
- Bradshaw A.D., 1965. Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity in Plants. Adv. Genet. 13: 115-155.
- Bulasova S.M., 1930. Las plantas cultivadas de México, Guatemala y Colombia. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, O.E.A.(1963). Perú.
- Burkart A., 1943. Las Leguminosas Argentinas Silvestres y Cultivadas. ACME Agency. Argentina.
- Camacho H.L., 1973. Potentials and problems of production of dry beans in the low-lands tropics. Commentary. in: CIAT, Potentials of field beans and other food legumes in Latin America. Colombia. pp. 151-157.
- Campos Escudero A., 1983. Respuesta del Rendimiento Físico y Económico del Frijol(Phaseolus vulgaris L.) al efecto de Malezas, Plagas y Sistemas de Producción. Tesis M. en C. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.
- CIAT, 1980. Catálogo Descriptivo de Germoplasma de Frijol Común, Phaseolus vulgaris L. Colombia.
- Cochran W.G. y G.M. Cox, 1973. Diseños Experimentales. 2a ed. Trillas. México.

- Cordner H.B., 1933. External and Internal Factors Affecting Blossom Drop and Set of Pods in Lima Beans. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 30: 571-576.
- Crothers S.E. y D.T. Westermann, 1976. Plant Population Effects on the Seed Yield of Phaseolus vulgaris L. Agron. J. 68: 958-960.
- Darlington, C.D., 1973. Chromosome Botany and the Origins of Cultivated Plants. 3a ed. George Allen. Great Britain.
- Darwin C., 1859. El Origen de las Especies por la Selección Natural. Nacional(1981). México.
- Dobzhansky T., 1975. Genética del Proceso Evolutivo. 1a ed. Extemporáneos. México.
- , F.J. Ayala, G.L. Stebbings y J.W. Valentine, 1977. Evolution. W.H. Freeman and Co. U.S.A.
- Evans L.T., 1976. Physiological adaptation to performance as crop plants. in: Royal Society and British Academy. The Early History of the Agriculture. Symposium. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 275, pp. 71-83.
- García E., 1973. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen(para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). 2a ed. Ito. de Geografía, UNAM, México.
- Grant V., 1963. The Origin of Adaptations. 1a ed. Columbia Univ. Press. U.S.A.
- Griffin D.R., 1962. Animal Structure and Function. Holt, Rinehart and Winston. U.S.A.
- Hamilton T.H., 1967. Process and Pattern in Evolution. MacMillan

Series. U.S.A.

- Hardy R.N., 1976. Homeostasis. 1a ed. Edward Arnold. Great Britain.
- Harlan J.R., 1970. Evolution of Cultivated Plants. in: Frankel O.H. y E. Bennett(eds.). Genetics Resources in Plants: Their Exploration and Conservation. Blackwell Sci. Publ. Great Britain. pp. 19-32.
- 1975. Crops and Man. Crop Sci. Soc. America. U.S.A.
- Harper J.L., 1977. Population Biology of Plants. Acad. Press U.S.A.
- Hawkès J.G., 1969. The Ecological Background of Plant Domestication. in: Ucko P.J. y G.W. Dimbleby(eds.). The Domestication and Exploitation of Plants and Animals. Gerald Duckworth and Co. Great Britain. pp 17-30.
- Hernández-Bravo G., 1973. Potentials and problems of production of dry beans and other food legumes in Latin America. Colombia. pp. 144-150.
- Hernández Kolocotzi E., 1975. Introducción de plantas y de germplasma de Phaseolus vulgaris y de otras leguminosas de grano comestible. in: CIAT. El potencial del frijol y de otras leguminosas de grano comestible en America Latina. Colombia. pp. 169-173.
- 1985. Agricultura Tradicional y Desarrollo. Geografía Agrícola(edición especial), XOLOCOTZIA. Obras de Efraím Hernández Xolocotzi. Tomo I: 419-422.
- y R. Padilla(eds.), 1980. Seminario sobre Producción Agrícola en Yucatán. Gobierno del Edo. de Yuc., SPP, SARH, Colegio de Postgraduados. México.

- _____, A. Ramos y M.A. Martínez, 1979. Etnobotánica. in: Engleman E.M.(ed.). Contribuciones al conocimiento del frijol (Phaseolus) en México. Colegio de Postgraduados. México. pp. 113-138.
- Herrera M.M., 1983. Morfología de la planta de frijol común, Phaseolus vulgaris L. in: Tapia B.H. y J.E. García(eds.). Manual de Producción: Frijol Común. 1a ed. Ministerio de Desarrollo Agropecuario. Nicaragua. pp. 42-57.
- Hutchinson J.B., 1965. Crop Plant Evolution: A General Discussion in: Hutchinson J.(ed.). Essays on Crop Plant Evolution. Cambridge Univ. Press. Great Britain. pp. 166-181.
- Jain S., 1979. Adaptive Strategies: Polymorphism, Plasticity and Homeostasis. in: Solbrig O., S. Jain, G. Johnson y P. Raven(eds.). Topics in Plant Population Biology. 1a ed. MacMillan Press. U.S.A. pp. 160-187.
- Kaplan L., 1965. Archeology and Domestication in American Phaseolus(Beans). Econ. Bot. 19: 358-368.
- _____. 1981. What is the Origin of the Common Bean? Econ. Bot. 35: 240-254.
- Kellogg W.W. y S.H. Schneider, 1974. Climate Stabilization: For Better or for Worse? Science 4170: 1163-1171.
- Ladisinsky G., 1985. Founder Effect in Crop Plant Evolution. Economic Botany 39: 191-199.
- Lerner I.M., 1954. Genetic Homeostasis. 1a ed. Oliver and Boyd. Great Britain.
- _____. 1958. The Genetic Basis of Selection. John Wiley . U.S.A.

- López Castañeda C., 1982. Efecto de la poda en la producción de semilla de frijol (Phaseolus vulgaris L.) de hábito indeterminado, cv. flor de mayo (X-16441). Tesis M. en C. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.
- Lloyd D.G., 1980. Demographic Factors and Mating Patterns in Angiosperms. in: Solbrig O. (ed.). Demography and Evolution in Plant Populations. Botanical Monographs, Vol 15. California Univ. Press. Great Britain. pp. 67-88.
- Mather K., 1955. Polymorphism as an outcome of Disruptive Selection. *Evolution* 9: 52-61.
- Mayr E., 1977. Evolution and the Diversity of Life: Selected Essays. 1a ed. Harvard Univ. Press. U.S.A.
- Mederski H., 1983. Effects of water and temperature stress on soybean plant growth and yield in humid, temperate climates. in: Raper D. y P.J. Kramer (eds.). Crop reactions to water and temperature stresses in humid, temperate climates. Westview Press. U.S.A. pp. 35-48.
- Miranda C.S., 1966. Identificación de las especies - mexicanas y cultivadas - del género Phaseolus. Serie de Investigación Nº 8. Colegio de Postgraduados. México.
- 1967. Origen de Phaseolus vulgaris L. (Frijol Común). *Agrociencia* 2: 99-109.
- 1971. Efecto de las Malezas, Plagas y Fertilizantes en la Producción de Frijol. *Agric. Téc. Méx.* 3: 61-66.
- Müeller-Dombois D. y H. Ellenberg, 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology. 1a ed. John Wiley and Sons. U.S.A.

- Odum E.P., 1969. The Strategy of Ecosystem Development. *Sci.* 3877: 164-170.
- Ortega P.R., 1973. Variación en maíz y cambios socioeconómicos en Chiapas, México, 1946-1971. Tesis M. en C. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.
- Overmire T.G., 1974. Regulación Homeostática. 1a ed. CECSA-CNEB. México.
- Pfahler P.L., 1964. Fitness and Variability in Fitness in the Cultivated Species of Avena. *Crop Sci.* 4: 29-31.
- 1966. Heterosis and Homeostasis in Rye (Secale cereale L.) II. Production of Varieties, Intervarietal Crosses and Composite Populations under various Population Densities. *Crop Sci.* 6: 401-405.
- Pickergill B. y C.B. Heiser, 1976. Cytogenetics and evolutionary change under domestication. in: Royal Society y British Academy. The Early History of Agriculture. Symposium. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 275, pp. 55-69.
- Putwain P.D., D. Machin y J.L. Harper, 1968. Studies in the Dynamics of Plant Population II. Components and Regulation of a Natural Population of Rumex acetosella L. *J. Ecol.* 56: 421-431.
- Radosevich S.R. y J.S. Holt, 1984. Weed Ecology. John Wiley and Sons. U.S.A.
- Rowe P.R. y R.H. Andrew, 1964. Phenotypic Stability for a Systematic Series of Corn Genotypes. *Crop Sci.* 4: 563-566.
- Russek M. y M. Cabanat, 1983. Regulación y Control en Biología.

- 1a ed. CNEB - CECSA. México.
- Salisbury F.B. y C.W. Ross, 1978. Plant Physiology. 2a ed. Wadsworth Publ. U.S.A.
- Sánchez S.O., 1980. La flora del Valle de México. 6a ed. Herre-ro. México.
- Schawnitz F., 1967. The Origin of Cultivated Plants. Harvard Univ. Press. U.S.A.
- Silvertown J.W., 1982. Introduction to plant population ecology. 1a ed. Longman. Great Britain.
- Smartt J., 1969. Evolution of American Phaseolus beans under domestication. in: Ucko P.J. y G.W. Dimbleby(eds.). The domestication and exploitation of plants and animals. Gerald Duckworth and Co. Great Britain. pp. 451-462.
- Smith R.R., D.E. Byth, B.E. Cadwell y C.R. Weber, 1967. Phenotypic Stability in Soybeans Populations. Crop Sci. 7: 590-592.
- Snaydon R.W., 1980. Plant Demography in Agricultural Systems. in: Solbrig O.(ed.). Demography and Evolution in Plant Populations. Botanical Monographs(Vol.15). California Univ. Press. Great Britain. pp. 131-160.
- Snedecor G.W. y W.G. Cochran, 1967. Statistical Methods. 6a ed. Iowa State Univ. Press. U.S.A.
- Solbrig O.T., 1980. Demography and Natural Selection. in: Solbrig O.(ed.). Demography and Evolution in Plant Populations. Botanical Monographs(Vol.15). California Univ. Press. Great Britain. pp. 1-20.
- Sousa S.M. y A. Delgado, 1979. Taxonomía. in: Engleman E.M.(ed.)

- Contribuciones al Conocimiento del Frijol (Phaseolus) en México. Colegio de Postgraduados. México. pp. 59-83.
- Standley P.C. y J.A. Steyermark, 1946. Flora de Guatemala. Vol. 24. Parte V. Chicago Natural History Museum. U.S.A.
- Steel R.G. y J.M. Torrie, 1985. Bioestadística. 2a ed. McGraw Hill. Colombia.
- Stephenson A.G., 1981. Flower and Fruit Abortion: Proximate Causes and Ultimate Functions. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 12: 253-279.
- Stobbe E.H., D.P. Ormrod y C.J. Wooley, 1966. Blossoming and fruit set patterns in Phaseolus vulgaris L. as influenced by temperature. *Can. J. Bot.* 44: 813-818.
- Swaminathan M.S., 1970. The Significance of Polyploidy in the Origin of Species and Species Groups. *in*: Frankel O.H. y E. Bennett (eds.). Genetic Resources in Plants: Their Exploration and Conservation. Blackwell Scientific Publications. Great Britain. pp. 87-96.
- Vavilov N.I., 1951. Estudios sobre el Origen de las Plantas Cultivadas. ACME Agency. Argentina.
- Vieira C., 1973. Plant introduction and germplasm of Phaseolus vulgaris and other food legumes. *in*: CIAT. Potentials of field beans and other food legumes in Latin America. Colombia. pp. 239-252.
- Waddington C.H., 1957. The Strategy of the Genes. 1a ed. George Allen and Unwin Ltd. Great Britain.
- de Wet J.M. y J.R. Harlan, 1975. Weeds and Domesticates: Evolution in the Man-Made Habitat. *Econ. Bot.* 29: 99-107.

A P E N D I C E

A - Composición de la Población de Arvenses

a. Incluidas en los muestreos - Identificación

<u>Acalypha</u> sp. L.	a
<u>Amaranthus hybridus</u> L.	b
<u>Bidens odorata</u> Cav.	c
<u>Bromus catharticus</u> Vahl.	d
<u>Cyperus esculentus</u> L.	e
<u>Chenopodium album</u> L.	f
<u>Eleusine multiflora</u> Hochst. ex A. Rich.	g
<u>Eragrostis mexicana</u> (Hornem) Link.	h
<u>Galinsoga parviflora</u> Cav.	i
<u>Ipomoea purpurea</u> (L.) Roth.	j
<u>Lepidium virginicum</u> L.	k
<u>Lopezia racemosa</u> Cav.	l
<u>Malva parviflora</u> L.	m
<u>Oxalis</u> sp. L.	n
<u>Polygonum</u> sp. L.	ñ
<u>Portulaca oleracea</u> L.	o
<u>Rumex</u> sp. L.	p
<u>Simsia amplexicaulis</u> (Cav.) Blake	q
<u>Solanum rostratum</u> Dunal	r
<u>Sonchus oleraceus</u> L.	s
<u>Taraxacum officinale</u> L.	t
<u>Urocarpidium limense</u> (L.) Krapov	u

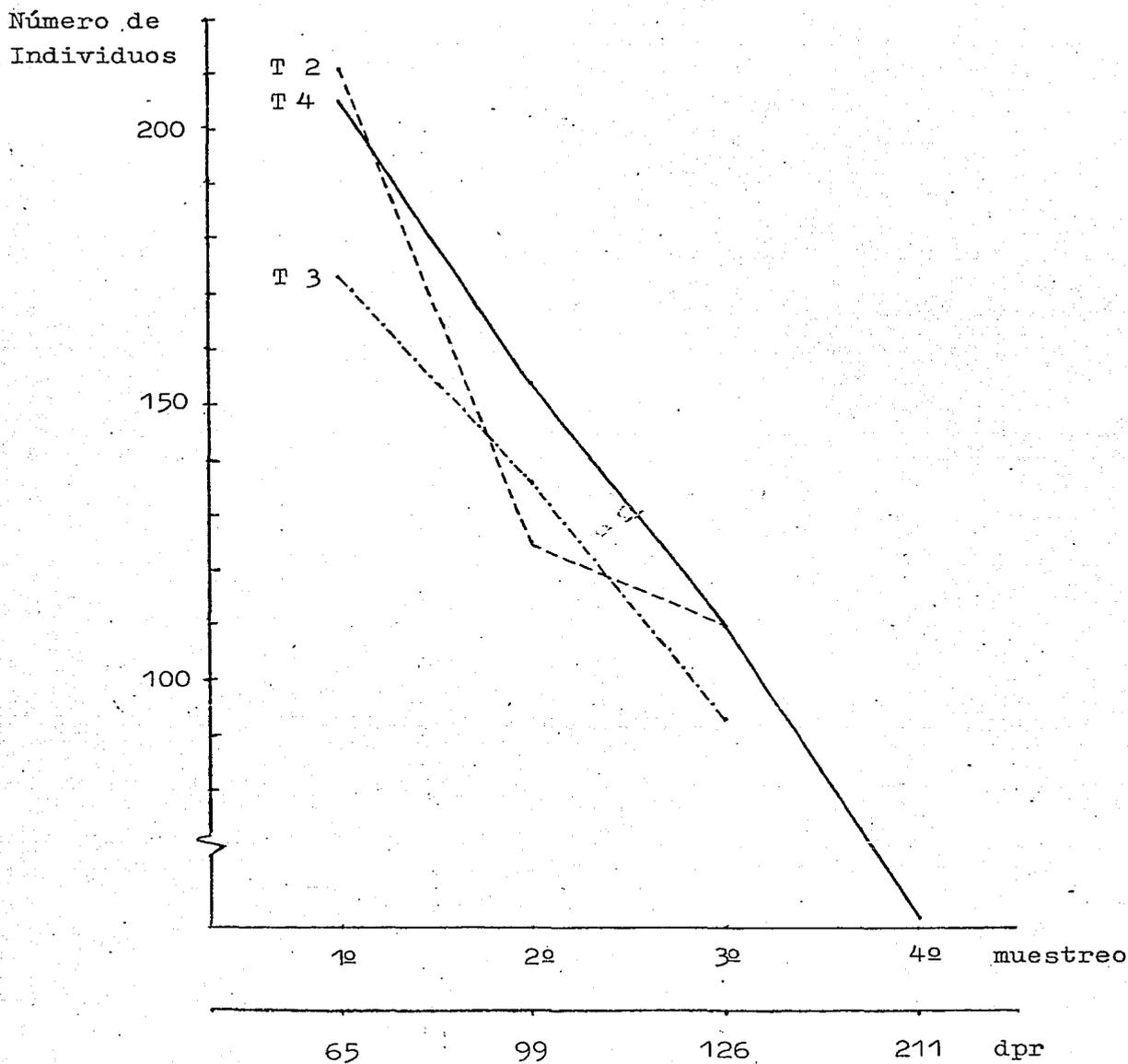
A. Composición se la población de arvenses (termina)

b. No incluidas en los muestreos

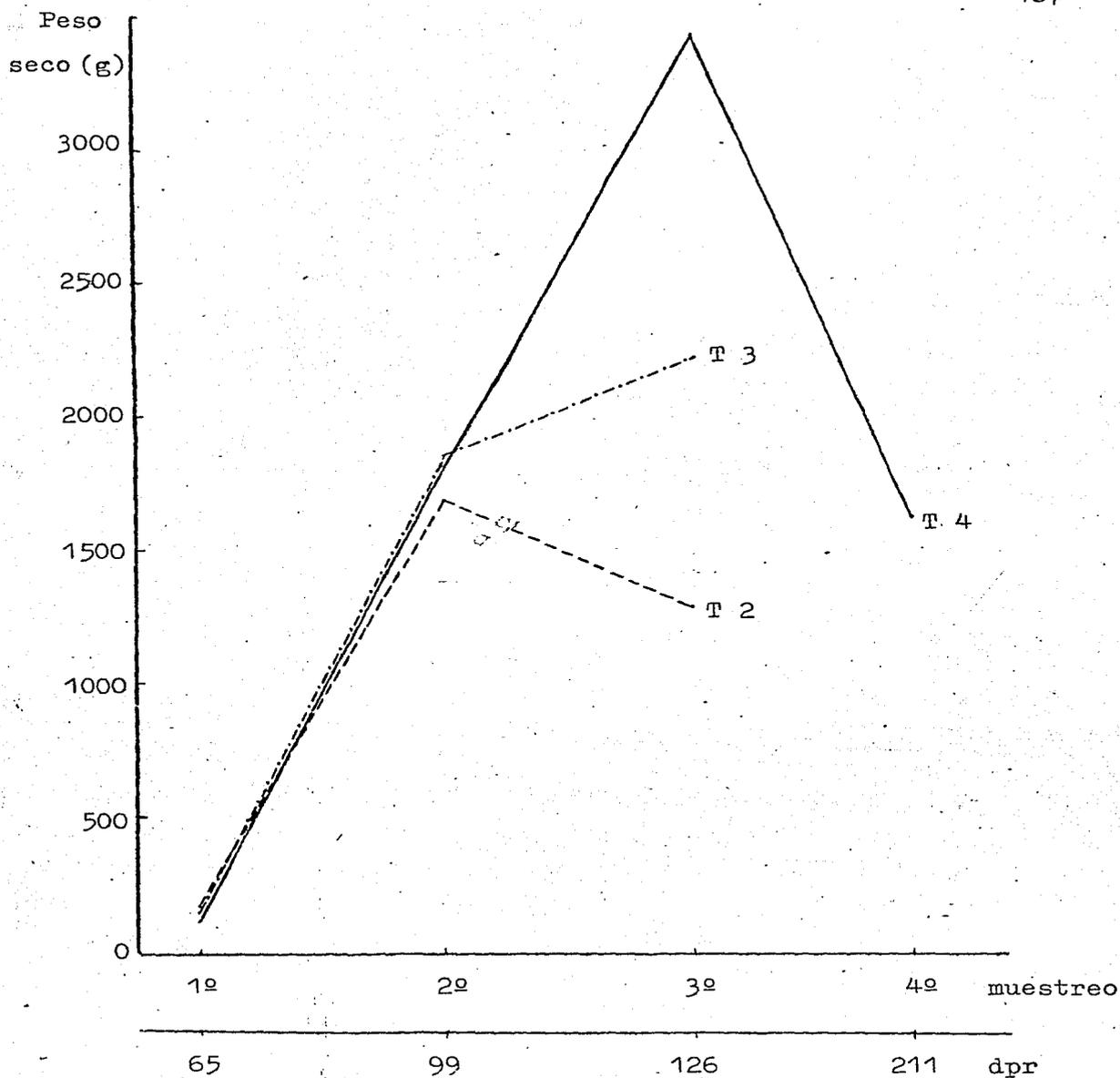
- Brassica campestris L.
- Raphanus raphanistrum L.
- Setaria grisebachii Fournier

Debe recordarse que, los muestreos se hicieron al azar, en virtud de lo cual, las especies de menor abundancia tenían menor probabilidad de quedar incluidas.

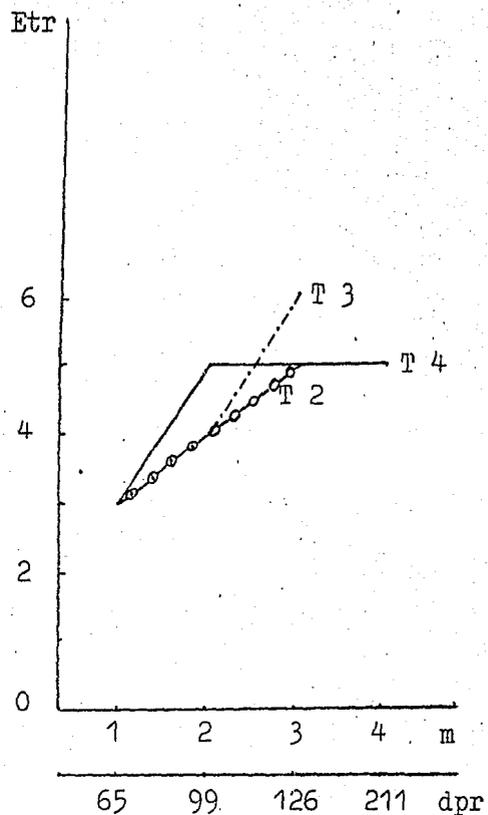
En razón de que, la determinación de la importancia relativa de las especies se basa en la información de los muestreos, no puede tomarse en cuenta en tal cálculo a estas especies; se reporta, sin embargo, haberlas observado en el campo experimental.



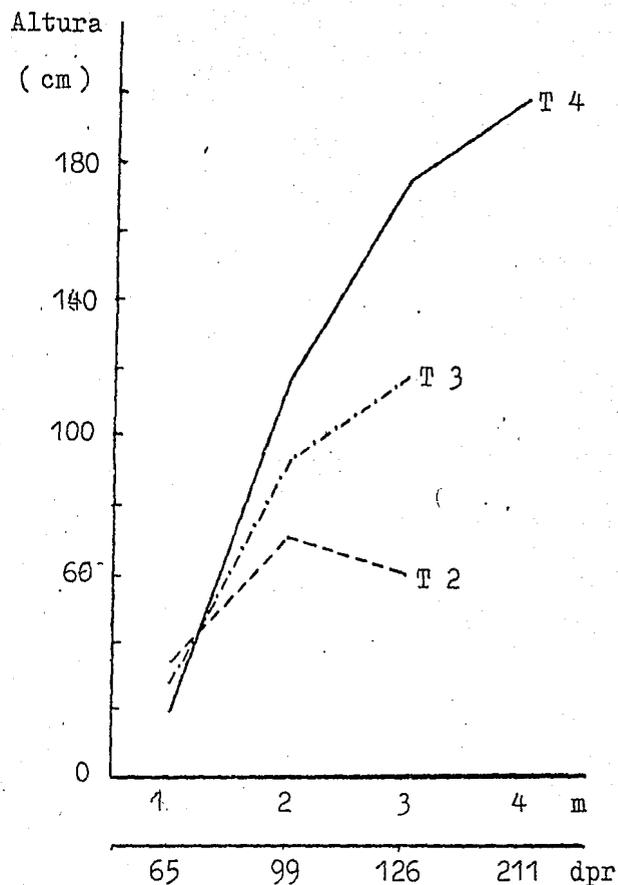
gráf. A-1. Arvenses: Abundancia promedio por tratamiento y muestreo. T: Tratamiento; dpr: días después del primer riego.



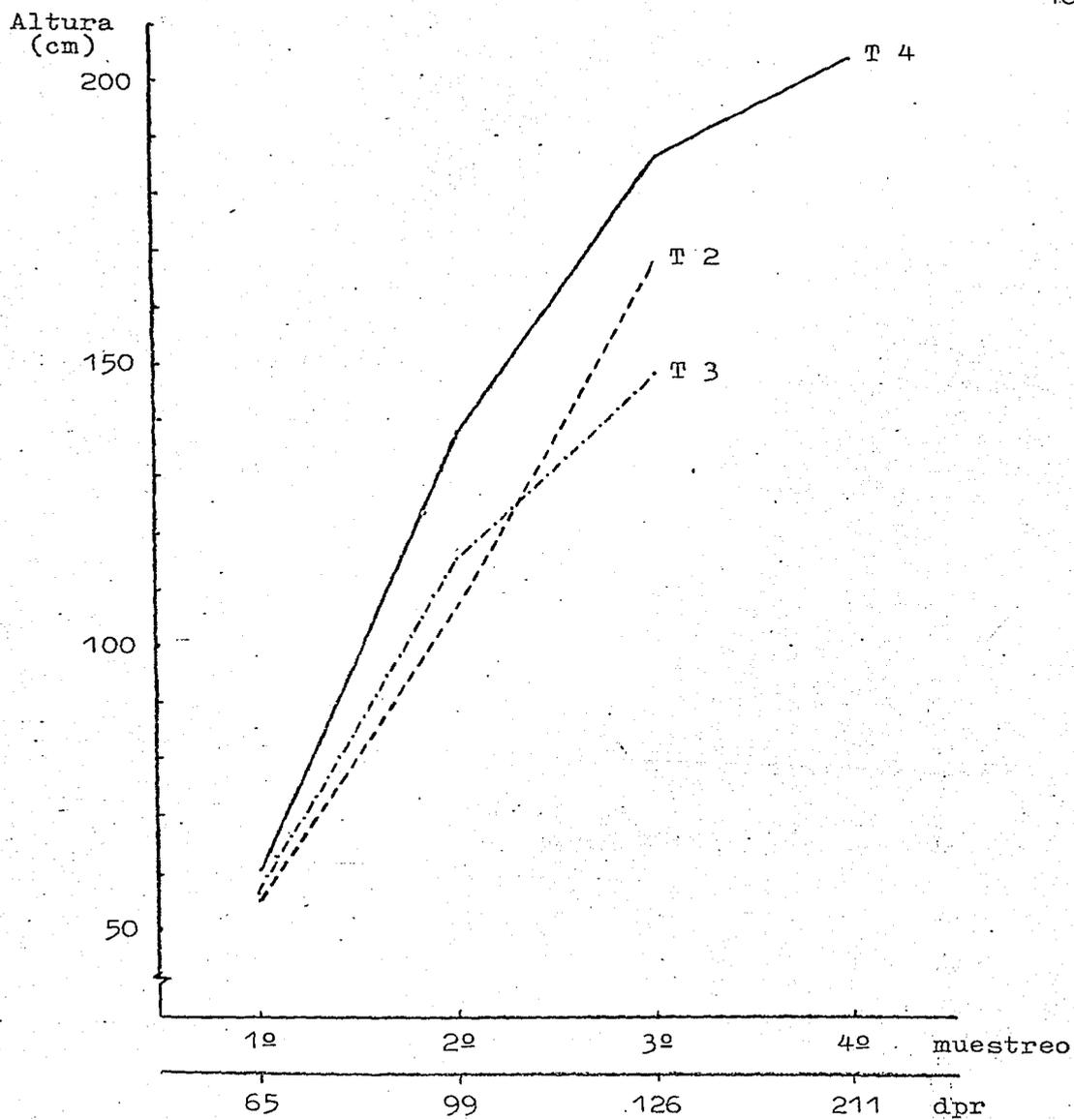
gráf. A-2. Arvenses: Biomasa promedio por tratamiento y muestreo
T: Tratamiento; dpr: días después del primer riego.



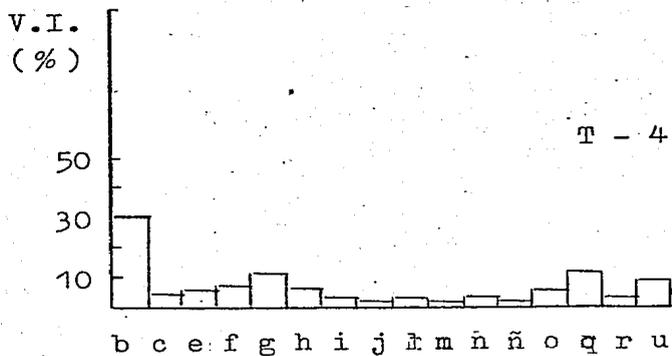
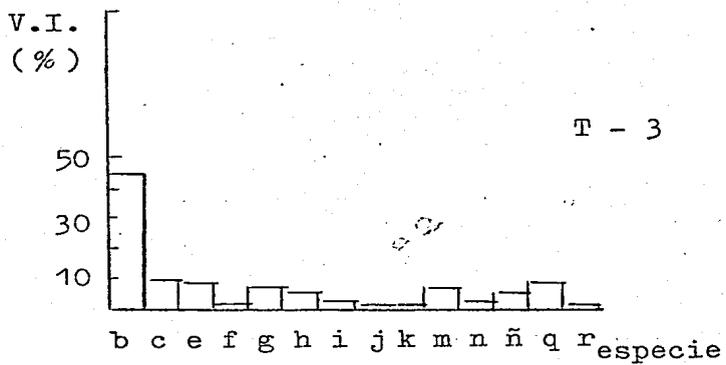
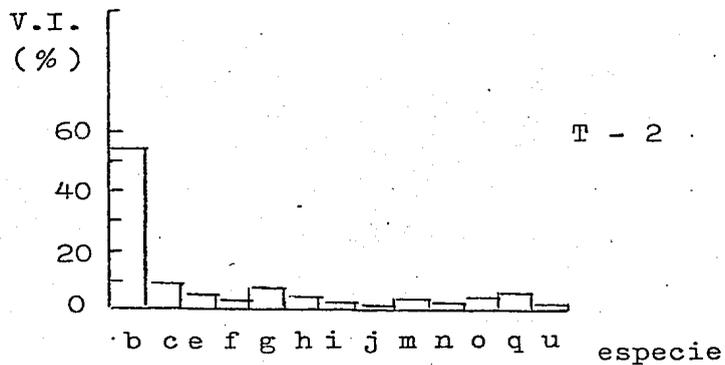
gráf. A-3. Arvenses: Número promedio de Estratos(Etr) por Tratamiento(T) y Muestreo(m); dpr: días después del primer riego.



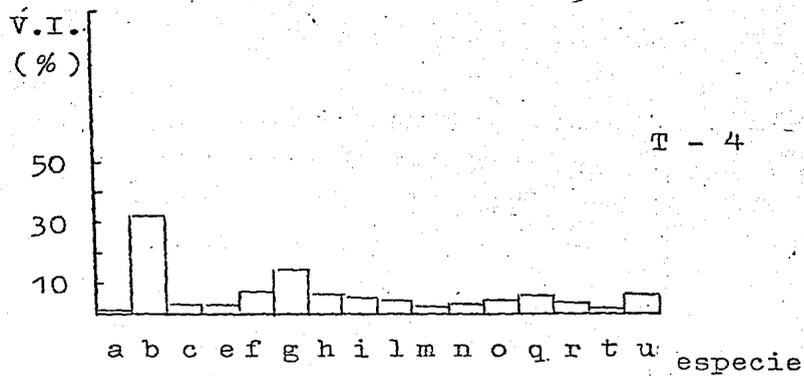
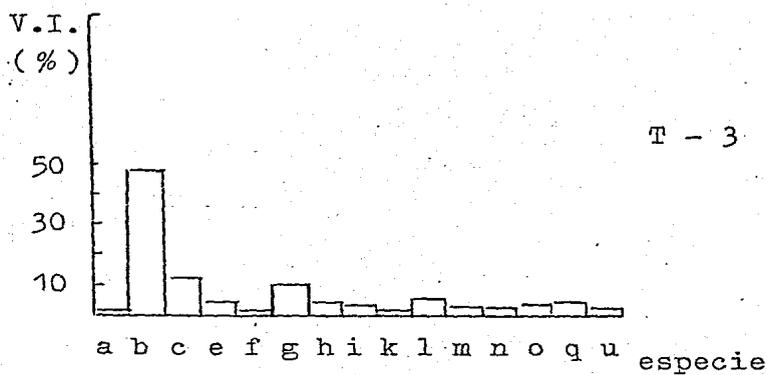
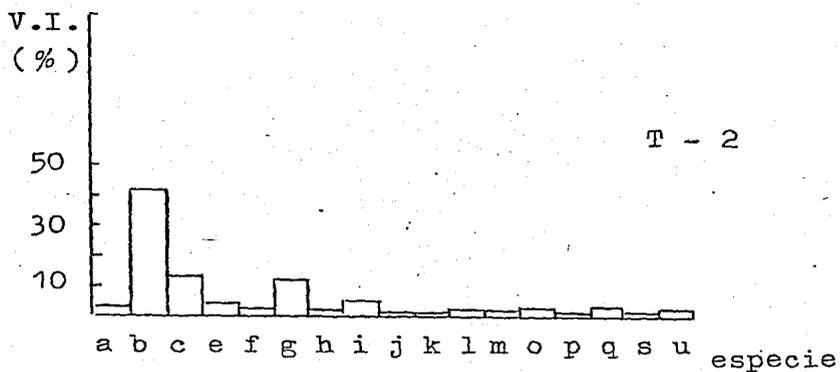
gráf. A-4. Arvenses: Altura promedio del estrato de mayor importancia; T: Tratamiento; m: muestreo; dpr: días después del primer riego.



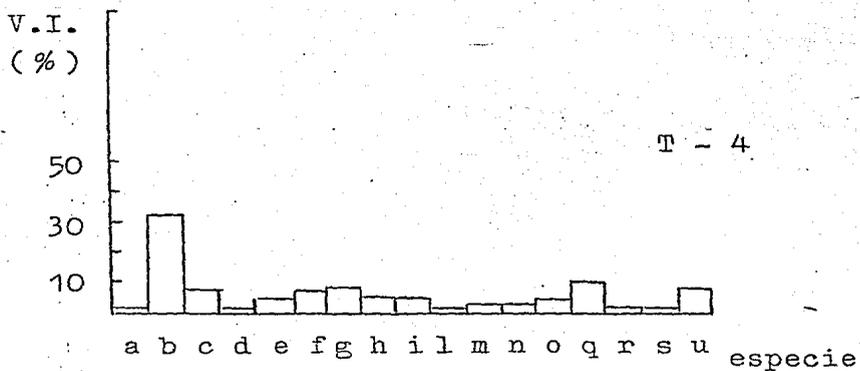
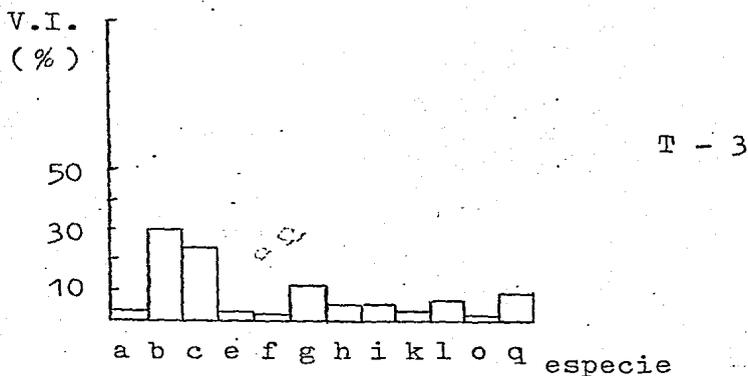
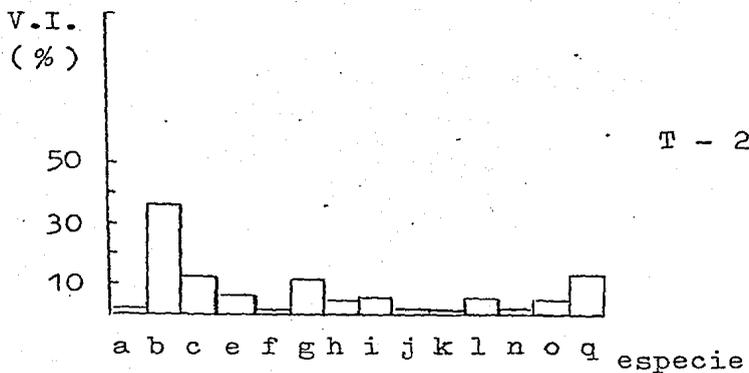
gráf. A-5. Arvenses: Altura máxima promedio; T: Tratamiento, dpr: días después del primer riego.



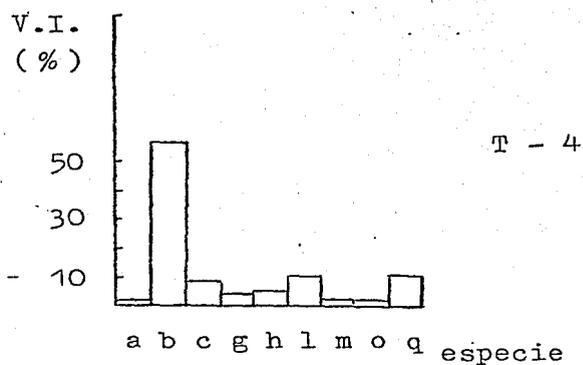
gráf. A-6. Arvenses: Valor de Importancia(V.I.). Muestreo 19



gráf. A-6. Arvenses: Valor de Importancia(V.I.). 2º muestreo.

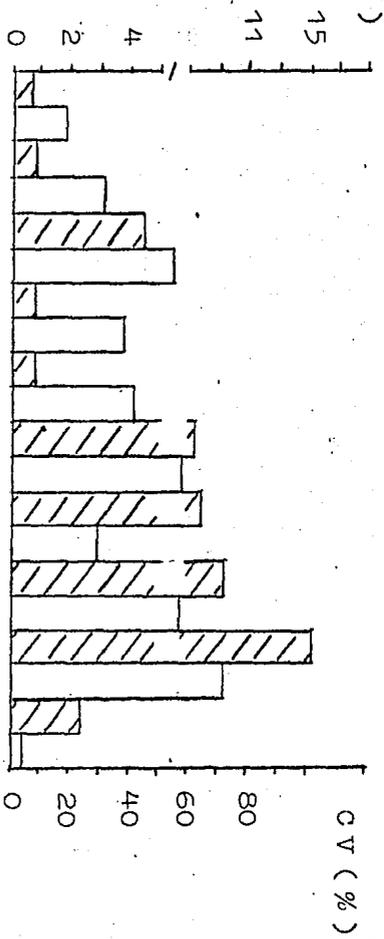


gráf. A-6. Arvenses: Valor de Importancia(V.I.). Muestreo 3º.



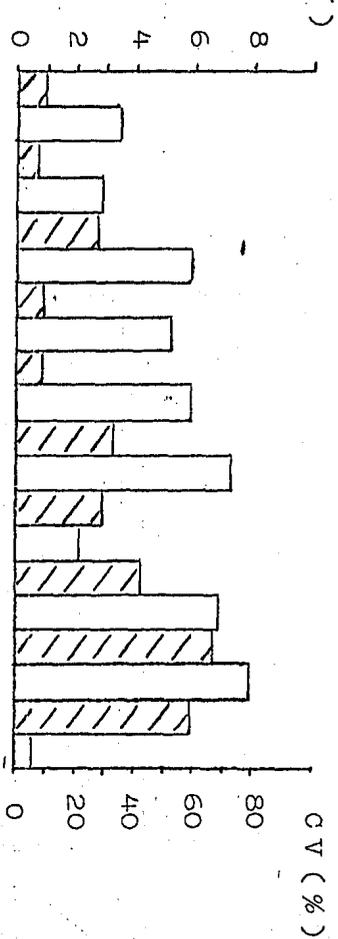
gráf. A-6. Arvénses: Valor de Importancia (V.I.).
 4º muestreo. La identidad de las especies aparece
 en la relación general sobre "Composición de la
 Población de Arvénses". T: Tratamiento.

$E_{va}(\bar{p})$



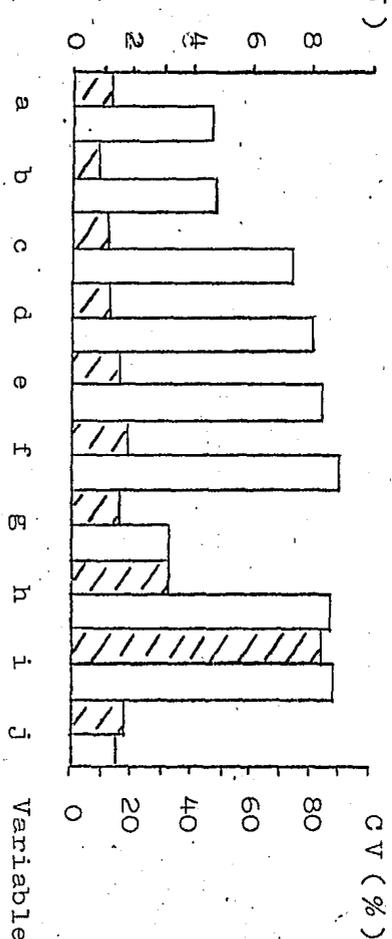
174
CV (%)

$E_{va}(\bar{p})$



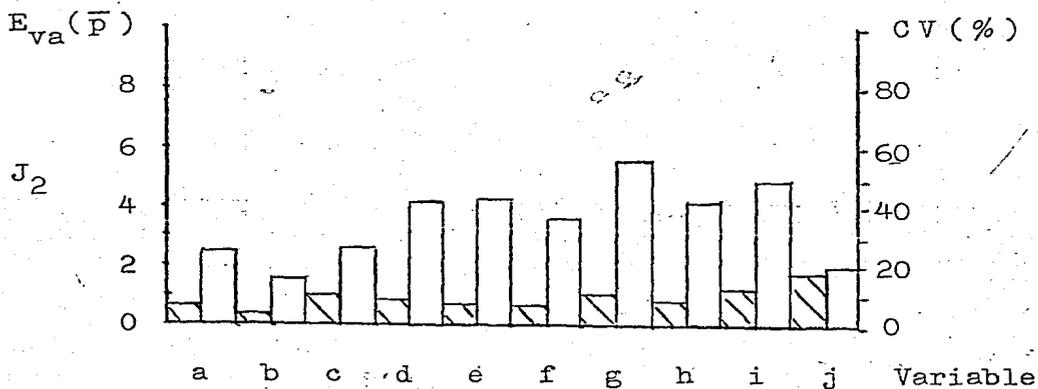
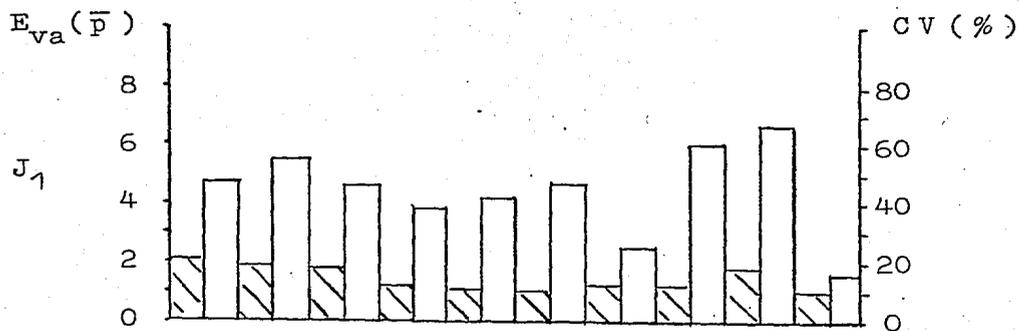
CV (%)

$E_{va}(\bar{p})$

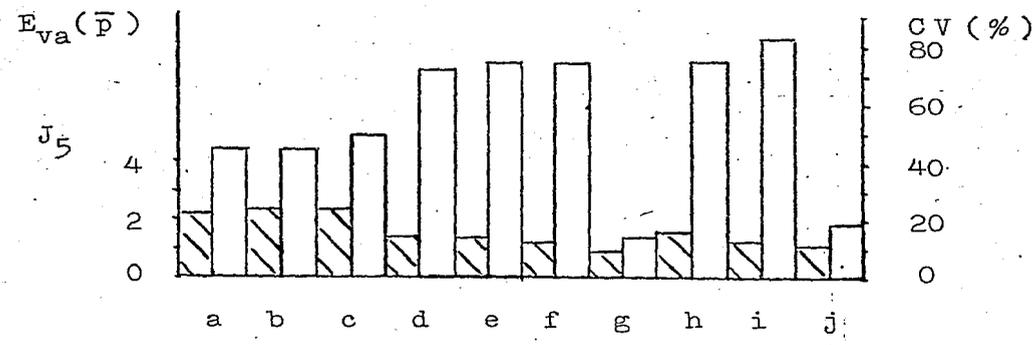
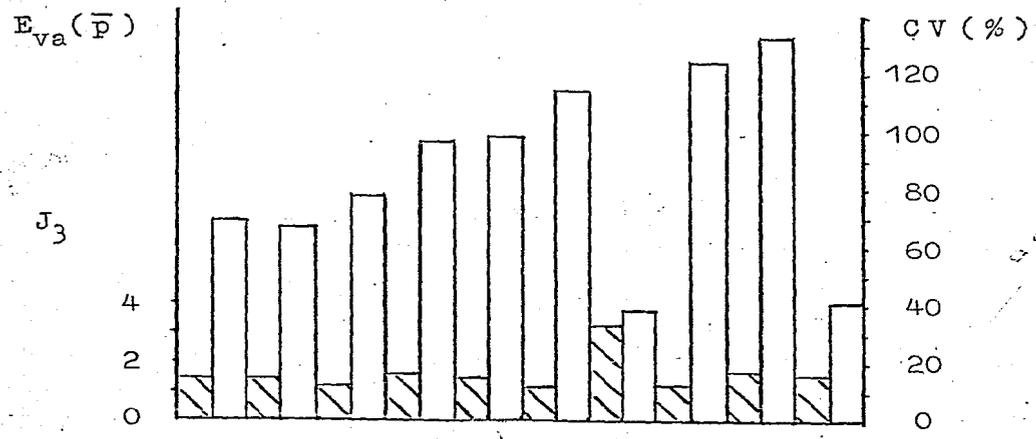
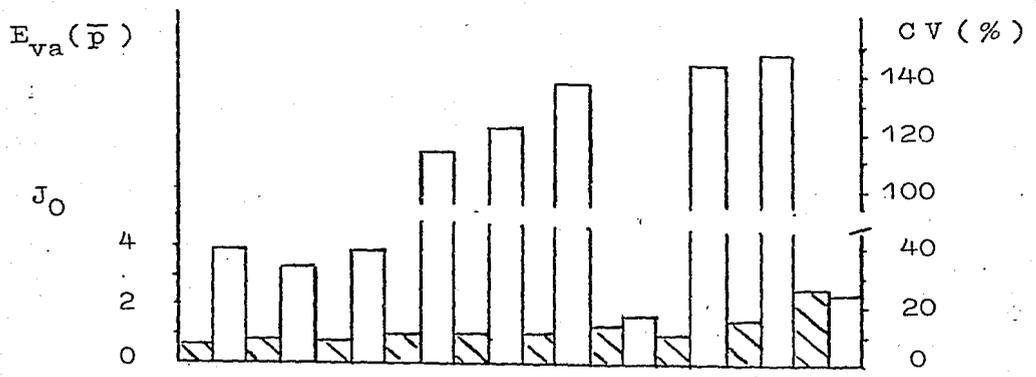


CV (%)

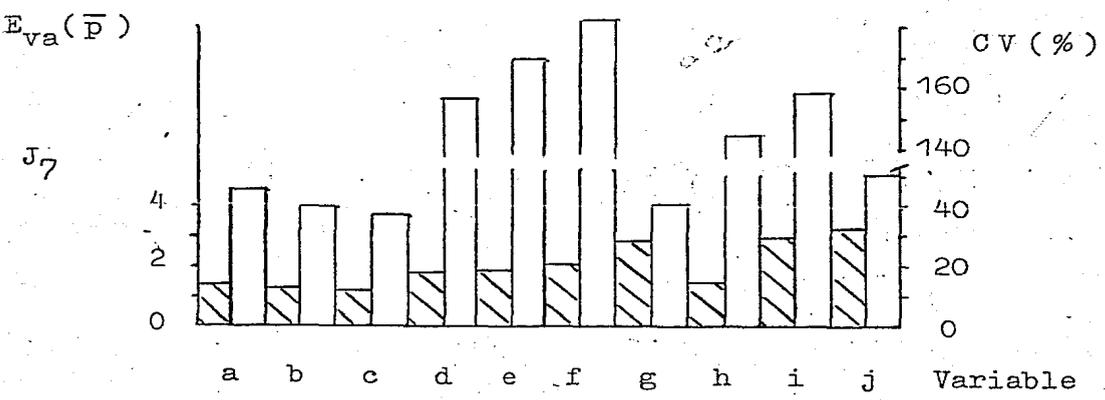
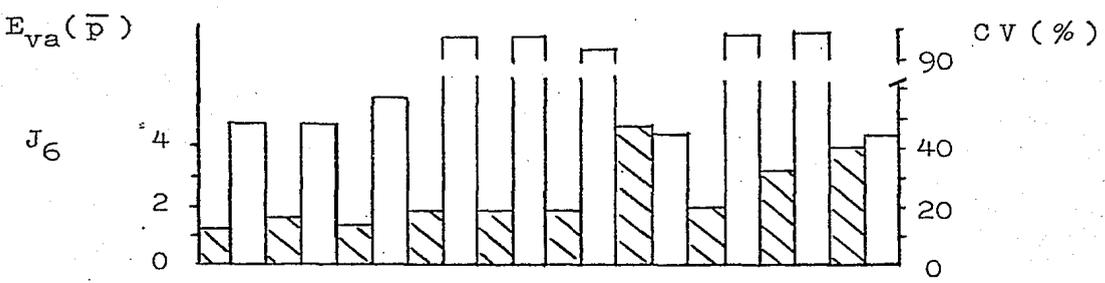
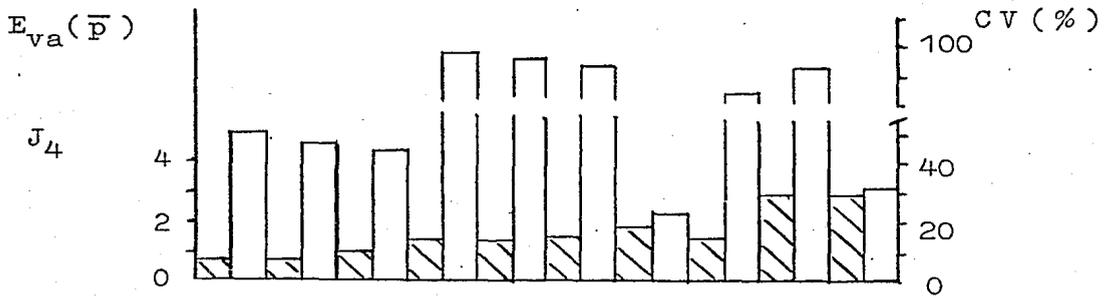
GRÁF. A-7. Cosecha: Estimador de la variación debida al ambiente, $E_{va}(\bar{p})$. Coeficiente de Variación General, CV (%)...



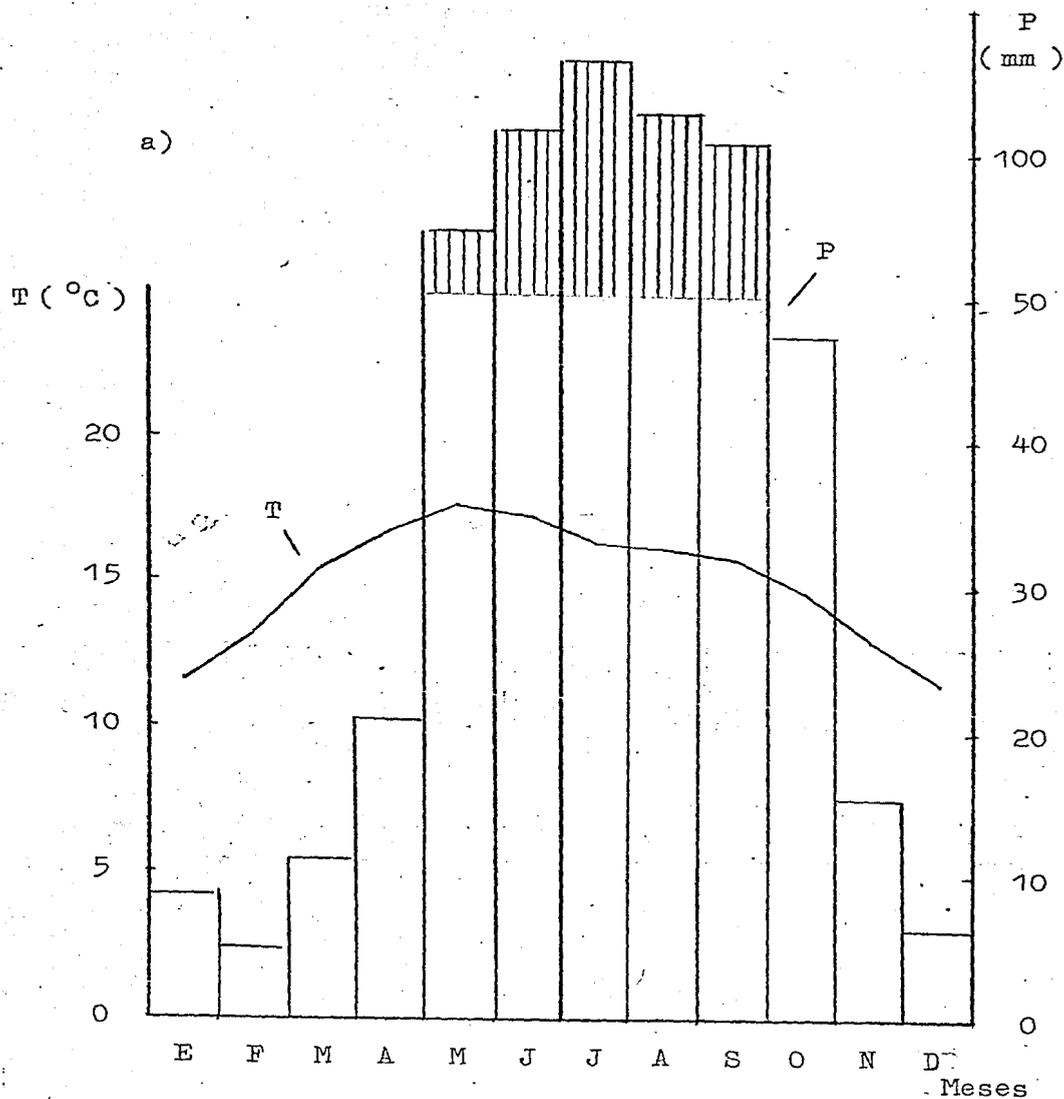
gráf. A-7. Cosecha: Estimador de la variación debida al ambiente, $E_{va}(\bar{p})$. Coeficiente de Variación General, CV (□)...



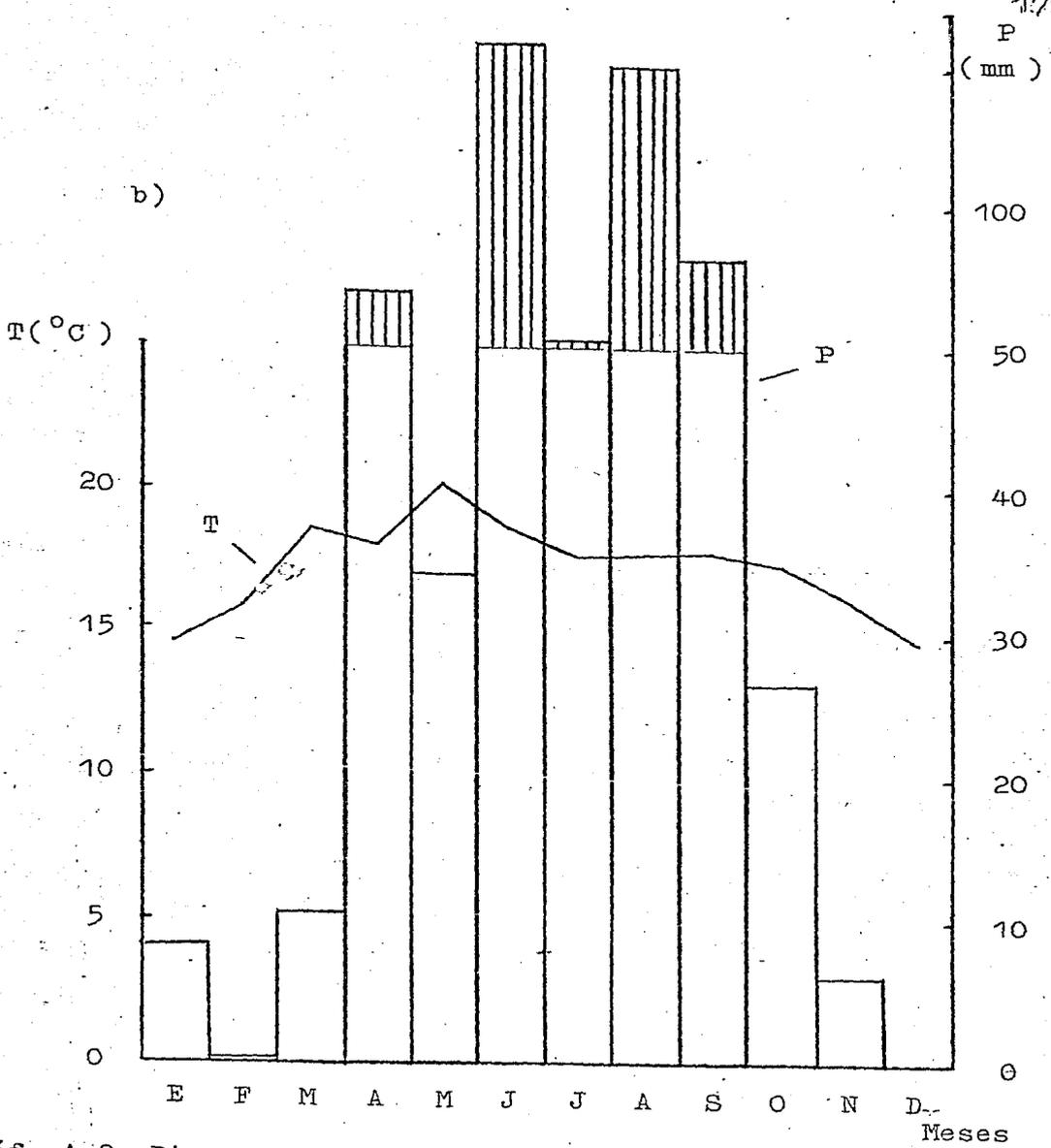
gráf. A-7. Cosecha: Estimador de la variación debida al ambiente, $E_{va}(\bar{p})$. Coeficiente de Variación General, $CV(\bar{p})$...



gráf. A-7. Cosecha: Estimador de la variación debida al ambiente, $E_{va}(\bar{p})$. Coeficiente de Variación General, CV (\square). Variables: a- número de nudos; b- número de ramas; c- peso de ramas; d- número de infrutescencias; e- número de vainas; f- peso de vainas; g- número de semillas/vaina; h- peso de semillas/planta; i- peso de semilla/población; j- peso promedio/semilla. \bar{p} : proporción del C.V (general) respecto del correspondiente del testigo.



gráf. A-8. Diagrama pluviotérmico de Chapingo, Estado de México:
 a) Promedios mensuales de 32(T) y 33 años(P); fuente: García,
 1973.



gráf. A-8. Diagrama pluviotérmico; loc. Chapingo, Edo. de México:
b) Promédios mensuales de 1985; T: Temperatura, P: Precipitación.
Fuente: Boletín Climatológico. Sección de Meteorología Agrícola.
Observatorio Chapingo, México.

Cuadro A-1. Término de la Competencia: número de nudos por planta. C: Competencia; D: Depredación; P: Parasitismo; CV: Coeficiente de Variación (%).

(*) Dato de una planta.

Ambiente	Factor	\bar{X}	J_1	J_2	J_0	J_3	J_5	J_4	J_6	J_7	A	
2	C-D-P	\bar{X}	41.4	199	339	276	410	186	7749*	2211	2285	68 *
		CV	32.9	65.6	98.3	41.8	83.3	41.2	-	93.1	27.1	-
3	C-D-P	\bar{X}	32.7	257	222	296	438	514	547	419	456	-
		CV	48.7	55.3	53.6	38.9	80.6	58.6	73.6	85	80.8	
General		\bar{X}	37.4	220	277	274	366	384	624	352	329	
		CV	27	47	71.5	29.6	57.1	68.8	53.6	75.4	79.3	

Cuadro A-2. Término de la Competencia, número de ramas por planta. C: Competencia; D: Depredación; P: Parasitismo; CV: Coeficiente de Variación (%).

(*) Dato de una planta.

Ambiente	Factor		X	J ₁	J ₂	J ₀	J ₃	J ₅	J ₄	J ₆	J ₇	A
2	C-D-P	\bar{x}	5.2	21.1	23.7	21.6	28.8	19	52*	25.2	26	2*
		CV	28.3	57.8	72.7	40.9	89.5	51.6	-	83.2	34.6	-
3	C-D-P	\bar{x}	6.8	31.4	22.4	21.9	37.7	49.7	41.7	36.6	45.4	-
		CV	69.4	74.3	58.7	54.7	72.7	81	58.1	75.8	71.5	-
General		\bar{x}	5.9	25.1	22.2	21.3	28.7	37.2	45.7	29.5	32.7	
		CV	43.1	52.4	51.5	36.2	61.2	76.1	45.4	74.4	71.6	

Cuadro A - 3. Término de la Competencia: número de hojas por planta. C: Competencia; D: Depredación; P: Parasitismo; CV: Coeficiente de Variación (%).

(*) Dato de una planta.

Ambiente	Factor	X	J ₁	J ₂	J ₀	J ₃	J ₅	J ₄	J ₆	J ₇	A
2	C-D-P \bar{x}	0	115	160	157	139	57.5	274*	117	82.5	3*
	CV		74	92.3	51.2	82.1	42	-	101	9.1	-
3	C-D-P \bar{x}	6	133	87	156	160	225	187	148	156	-
	CV	183	57.5	63.1	45.7	86.5	73.1	70.7	86.3	70.7	
General	\bar{x}	2.6	116	117	147	129	159	225	128	110	
	CV	245	49.7	73.6	36.4	58	81.9	54.2	78.8	69.8	

Cuadro A-4. Término de la Competencia: número de racimos en flor o botón por planta. C: Competencia; D: Depredación; P: Parasitismo; CV: Coeficiente de Variación (%). (*) Dato de una planta.

Ambiente	Factor		X	J ₁	J ₂	J ₀	J ₃	J ₅	J ₄	J ₆	J ₇	A
2	C-D-P	\bar{x}	0.4	45.7	103	125	55.7	28	24*	37.2	4	0*
		CV	200	107	127	58.4	94.8	99.5	-	151	75	-
3	C-D-P	\bar{x}	0	41.1	78.9	122	88	108	111	90.9	8.6	-
		CV	-	103	75.3	64.6	83.3	96.3	114	124	109	-
General		\bar{x}	0.3	41.5	91.7	113	59	73.7	114	59.7	5.3	-
		CV	245	62.4	70	47.6	69	89.6	98.3	131	123	-

Cuadro A-5. Término de la Competencia: número de infrutescencia por planta.

C: Competencia; D: Depredación; P: Parasitismo; CV: Coeficiente de Variación (%). (*) Dato de una planta.

Ambiente	Factor		X	J ₁	J ₂	J ₀	J ₃	J ₅	J ₄	J ₆	J ₇	A
2	C-D-P	\bar{x}	8.6	12.9	12.6	1.9	0	0	0*	0	0	0*
		CV	86.9	192	101	224	-	-	-	-	-	-
3	C-D-P	\bar{x}	4.5	41.7	2.1	0.9	0	0.9	0	0	0	-
		CV	121	105	153	170	-	245	-	-	-	-
General		\bar{x}	6.1	24.2	6.5	1.5	0	0.4	0	0	0	
		CV	93.4	124	140	141	-	245	-	-	-	