

00361
8
lej



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"Dinámica de poblaciones de malezas en un cultivo de maíz de temporal del Valle de México".

T E S I S
Que para obtener el grado de
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGIA)

presenta

Francisco Elizandro Molina Freaner

Septiembre, 1986.

México, D.F.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

CONTENIDO.-

| | |
|---|-----|
| AGRADECIMIENTOS..... | i |
| RESUMEN..... | ii |
| SUMMARY..... | iii |
| INTRODUCCION..... | 1 |
| ANTECEDENTES..... | 3 |
| I.- Definiciones de maleza..... | 3 |
| II.- Origen de las especies arvenses..... | 4 |
| III.- Formación de las floras arvenses..... | 5 |
| IV.- Comunidades de arvenses..... | 6 |
| V.- Resistencia a herbicidas..... | 6 |
| VI.- Características biológicas de las especies arvenses..... | 7 |
| VII.- Evolución de historias de vida en poblaciones arvenses... | 10 |
| VIII.- Demografía de arvenses..... | 11 |
| A.- Fracción pasiva..... | 12 |
| 1.- Banco de semillas..... | 12 |
| 2.- Características del banco de semillas..... | 12 |
| 3.- Formación del banco de semillas..... | 14 |
| a) Ingreso de semillas al banco..... | 14 |
| b) Persistencia de las semillas en el banco..... | 16 |
| c) Pérdidas del banco de semillas..... | 20 |
| 4.- Dinámica del banco de semillas..... | 23 |
| B.- Fracción activa..... | 24 |
| 1.- Emergencia de plántulas..... | 24 |
| 2.- Destino post-emergencia..... | 26 |
| a) Tamaño de la semilla (capital inicial)..... | 27 |
| b) Orden de emergencia..... | 28 |
| c) Efectos de los vecinos..... | 29 |
| d) Heterogeneidad ambiental y herbivoría..... | 29 |
| 3.- Regulación y dinámica de poblaciones..... | 30 |
| SISTEMA DE ESTUDIO..... | 33 |
| a) Características del sistema de estudio..... | 35 |
| OBJETIVOS..... | 40 |
| METODOLOGIA..... | 41 |
| a) Banco de semillas..... | 41 |
| b) Supervivencia y fecundidad de la fase activa..... | 43 |
| c) Lluvia de semillas..... | 43 |
| d) Cálculo de la tasa de incremento poblacional..... | 44 |
| RESULTADOS..... | 46 |
| a) Banco de semillas..... | 46 |
| b) Supervivencia y fecundidad de la fase activa..... | 54 |
| c) Tasa de incremento de las arvenses..... | 67 |
| DISCUSION..... | 74 |
| a) Banco de semillas..... | 74 |
| b) Supervivencia y fecundidad de la fase activa..... | 78 |
| c) Tasa de incremento de las arvenses..... | 81 |
| BIBLIOGRAFIA..... | 84 |

AGRADECIMIENTOS.-

En primer lugar, deseo expresar mi mas sincero agradecimiento al M. en C. Francisco Espinosa G. y al Dr. José Sarukhán K. por toda la ayuda y facilidades brindadas para la realización del presente trabajo. Los miembros del jurado dictaminador: Dr. José Sarukhán K., Dr. Daniel Piñero D., Dr. Miguel Franco B., Dr. Larry Venable, Dr. Emmanuel Rincón S., Dr. Jorge Soberón M. y la Dra. Patricia Moreno-C., hicieron una minuciosa revisión del primer borrador de esta tesis. A ellos quisiera agradecer todos sus comentarios. Miguel Franco, Larry Venable y Jorge Soberón me hicieron ver algunas confusiones en el primer manuscrito y me señalaron los problemas que tienen mis estimaciones de las lambas.

Francisco Espinosa y Clara Tinoco leyeron el borrador y me hicieron atinadas sugerencias. Rafael Díaz, Clara Tinoco y Rogelio Molina me ayudaron en el campo, en la nada agradable tarea de revisar plántulas. El Sr. Dionisio Delgadillo permitió trabajar en su milpa e hizo mas agradable el tedioso trabajo demográfico. Rocío Esteban y Enrique Solís estuvieron siempre dispuestos a ayudarme en el Laboratorio; mas de una vez me recordaron como se prepara una solución de tetrazolium al 1%.

Pedro Ramírez y Manuel Baños siempre me sacaron de apuros en el manejo del paquete SPSS. Quiero agradecer a René Tinoco por su excelente labor en la realización de las figuras de esta tesis.

Los amigos y compañeros del Laboratorio, Elena Alvarez, Ken Oyama, Juan Nuñez, Luis Eguiarte y Eduardo Morales, siempre estuvieron dispuestos a discutir numerosos aspectos relacionados con esta tesis. El constante apoyo de Daniel Piñero me permitió en muchas ocasiones resolver todos mis problemas. Debo decir que su influencia ha sido determinante en mi formación académica.

Y a uno que casi se le olvida mencionar que la Piki siempre me apoyó en todo.

El presente trabajo se realizó con el subsidio económico de CONACYT al proyecto "Biología de Malezas Mexicanas". Durante mis estudios de maestría conté con el apoyo de una beca del PSPA de la UNAM.

RESUMEN.-

Dinámica de poblaciones de malezas en un cultivo de maíz de temporal del Valle de México.

Se describe la dinámica poblacional de Acalypha indica var. mexicana, Lopezia racemosa, Galinsoga parviflora y Salvia tilaefolia durante un ciclo agrícola en un maíz de temporal del Valle de México. La descripción involucra las fluctuaciones numéricas del banco de semillas, la sobrevivencia y fecundidad de las cohortes emergidas y las tasas de incremento poblacional durante el ciclo agrícola.

Los resultados muestran que el banco de semillas de todo el gremio de arvenses se incrementó durante el ciclo agrícola principalmente por efecto del incremento logrado por Galinsoga parviflora y Lopezia racemosa. En Acalypha indica var. mexicana, la arvense más abundante al inicio del ciclo, el banco de semillas tendió a disminuir hacia finales del ciclo agrícola.

Se registraron 5 cohortes de plántulas durante todo el ciclo. La primera cohorte fue eliminada totalmente por las prácticas de deshierbe que se llevaron a cabo en la milpa estudiada. La cohorte que emergió después de las prácticas de deshierbe tuvo los valores más altos de sobrevivencia y fecundidad. La adecuación relativa fue más alta en esta segunda cohorte y tendió a decrecer en cohortes posteriores. En términos de la contribución de nuevas semillas al banco, la segunda cohorte fue la más exitosa ya que contribuyó con la mayoría de las semillas que se produjeron durante el ciclo agrícola.

Las tasas de incremento poblacional fueron más altas para Galinsoga parviflora y Lopezia racemosa, y en el caso de Acalypha indica var. mexicana la tasa de incremento fue menor de 1. Se infiere que si se mantienen las condiciones de monocultivo de maíz en el sistema estudiado, la comunidad de arvenses tenderá a ser dominada por Lopezia racemosa y Galinsoga parviflora. Los resultados se discuten teniendo como marco de referencia al cuerpo de evidencias existentes para arvenses "anuales" en sistemas agrícolas anuales.

SUMMARY.-

Population dynamics of weeds in a maize crop from the Valley of Mexico.

The population dynamics of Acalypha indica var. mexicana, Lopezia racemosa, Galinsoga parviflora and Salvia tilaefolia was studied during the agricultural cycle of a maize field in the Valley of Mexico. The study involved the description of the numerical fluctuations of the seed bank, the survivorship and fecundity of the emerged cohorts and the rates of population increase during the agricultural cycle.

The results show that the seed bank of the weed community increased during the agricultural cycle, mainly through the increase showed by Galinsoga parviflora and Lopezia racemosa. In the case of Acalypha indica var. mexicana, the most important weed at the beginning, the seed bank decreased toward the end of the agricultural cycle.

Five seedlings cohorts were detected during the agricultural cycle. The first cohort was totally eradicated by the weeding practices that were performed at the studied field. The cohort that emerged after the weeding practices had higher values of survivorship and fecundity. The relative fitness was highest for the second cohort and tended to decrease in late cohorts. Moreover, in terms of the contribution of new seeds to the seed bank, the second cohort was the more successful.

The rates of population increase were higher for Galinsoga parviflora and Lopezia racemosa. In the case of Acalypha indica var. mexicana, the finite rate of increase was lower than 1. It is inferred that if the maize monoculture conditions are maintained in the studied system, the weed community will be dominated by Lopezia racemosa and Galinsoga parviflora. The results are discussed with respect to the published evidence about the demography of "annual" weeds in annual cropping systems.

INTRODUCCION.-

Se estima que las pérdidas ocasionadas en la agricultura mundial por la interferencia de las especies arvenses es de aproximadamente 11.5% (Parker & Fryer 1975). Sin embargo, en México carecemos de estadísticas confiables que nos permitan tener una idea real de la magnitud de los problemas que estas especies ocasionan en la agricultura mexicana.

Desde la perspectiva agronómica se reconoce que los problemas ocasionados por las especies arvenses son considerables y por ende el objetivo principal del programa sobre malezas del Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas es determinar los métodos de control más eficientes, económicos y seguros (Agundis 1984). Desde esta misma perspectiva, la investigación agrícola sobre estas especies se ha orientado en tres líneas (Agundis 1984). La primera ha consistido en hacer inventarios florísticos de las especies arvenses de diversas regiones agrícolas de México (ej. Quezada & Agundis 1984) e identificar las arvenses más importantes en los cultivos básicos de la agricultura mexicana (Agundis 1984). La segunda línea ha estado dirigida a estimar los daños de las arvenses en los cultivos básicos. En esta línea las investigaciones han tratado de determinar los efectos de diferentes períodos de competencia en el rendimiento de los cultivos básicos así como establecer los llamados "períodos críticos de competencia" (Agundis et al. 1962/63, Agundis 1984). Por último, la tercera línea ha consistido en determinar los métodos de control de arvenses (culturales, químicos e integrados) más efectivos (Agundis 1984). Vale decir que esta última línea ha sido la predominante, ya que la mayoría de las investigaciones publicadas en México sobre este grupo de especies caen dentro de esta categoría (Espinosa 1980).

Desde la perspectiva biológica, las investigaciones hechas en México sobre este grupo de especies han consistido principalmente en hacer inventarios florísticos de las especies arvenses de algunas regiones agrícolas (ej. Rodríguez 1967, Villegas 1969, Segura 1979). Las incursiones al terreno de la biología y ecología de malezas (sensu Hill 1977 y Radosevich & Holt 1984) han sido muy escasas, y han consistido en estudios sobre la germinación de semillas de arvenses (Cuspintera 1967, Cervantes & Golberg en prensa) y en el establecimiento de varios grupos ecológicos en la flora arvense del Valle de México (Villegas 1969).

Ante este panorama, ¿cómo debemos de abordar el estudio de este grupo de especies en nuestro país?. Indudablemente que existen numerosos aspectos que deberíamos conocer de este grupo de plantas, empezando por la elemental tarea de hacer la flora arvense de México. Sin embargo, esta tesis pretende abordar el estudio de la demografía de 4 arvenses mexicanas, sobre la base de que el enfoque demográfico puede aportar conocimiento básico que nos permita entender el comportamiento de estas especies en la agricultura mexicana.

Aparentemente, el enorme armamento de la agricultura moderna (=herbicidas) hace innecesario el estudio de la biología de malezas. Sin embargo, el surgimiento de fenómenos tales como la resistencia (Gressel & Segel 1978, 1982) o el escape fenológico a los herbicidas (Putwain et al. 1982) hacen necesaria esta área de estudio. De hecho, desde la misma perspectiva agronómica se reconoce la necesidad de este tipo de estudios sobre la base de que "hay que conocer al enemigo" (Plucknett et al. 1976).

No obstante que la contribución que la ecología de poblaciones de plantas ha tenido en el manejo de las poblaciones arvenses ha sido escasa y que el enfoque demográfico es impopular entre los científicos dedicados al estudio de estas especies (Mortimer 1983, 1984), el estudio de la demografía de arvenses es indispensable para la comprensión de los mecanismos de regulación de estas poblaciones en los hábitats agrícolas (Sagar & Mortimer 1976, Mortimer 1983). De hecho, desde la perspectiva agronómica, el objetivo del control de malezas es el de minimizar a dos procesos demográficos fundamentales: la sobrevivencia y la fecundidad. De ahí que el conocimiento de los factores naturales y agronómicos que regulan el tamaño de las poblaciones arvenses sea fundamental en todo intento de lograr un manejo racional de estas especies (Mortimer 1983).

Este trabajo forma parte del proyecto "Biología de Malezas Mexicanas" a cargo del Dr. José Sarukhán del Departamento de Ecología del Instituto de Biología de la UNAM. Pretende ser una contribución al conocimiento de la demografía de malezas mexicanas y tiene como objetivo central el describir la dinámica poblacional de las arvenses más importantes durante un ciclo agrícola en un cultivo de maíz de temporal del Valle de México.

ANTECEDENTES. -

Cualquiera que haya sido el motivo principal y el contexto particular en el que se originó la agricultura en los diversos centros de origen de las actuales plantas cultivadas, lo cierto es que trajo serios cambios en la organización y modo de vida de las sociedades cazadoras-recolectoras (Vavilov 1951, Harlan 1971, Flannery 1973, Harlan 1975). La agricultura permitió entre otras cosas, una vida sedentaria y creó las condiciones propicias para el surgimiento de las llamadas "grandes civilizaciones" (Harlan 1975).

La transformación de los ecosistemas naturales en sistemas destinados a la producción agrícola, creó un ambiente propicio para la colonización de especies pioneras. Se cree que estas especies fueron las primeras malezas del nuevo medio ambiente agrícola (Anderson 1952). Aunque carecemos de evidencias sólidas acerca del papel que jugaron estas especies durante los primeros siglos de actividad agrícola, la ausencia de herramientas manuales destinadas al control de malezas durante todo el período anterior a la era cristiana parecen indicar que estas especies no interferían seriamente en los procesos de producción agrícola (Timmons 1970).

La historia de la tecnología asociada al manejo y control de malezas en países con una larga tradición agrícola como México, dista mucho de conocerse adecuadamente. El panorama parece un tanto diferente en países con menor tradición agrícola (ver Timmons 1970). Los principales eventos tecnológicos que de manera directa o indirecta han tenido impacto en las poblaciones de arvenses son la invención y uso de : i) los implementos manuales usados en las prácticas de deshierbe desde la antigüedad, ii) el arado de madera con tracción animal, iii) los arados y cultivadoras metálicas tanto en la era de la tracción animal como en la era del tractor y, a partir de 1942 con el descubrimiento del 2,4-D (ácido 2,4-diclorofenoxiacético), iv) los herbicidas (Timmons 1970).

I.- Definiciones de maleza.-

Existen dos grupos de definiciones sobre el término maleza (Harlan & deWet 1965, Godinho 1984). Las definiciones de tipo agronómico generalmente ponen énfasis en los aspectos nocivos que estas especies producen en la agricultura (Harlan & deWet 1965), los cuales están implícitos en el nombre que en los diferentes idiomas se usa para referirse a este grupo de plantas (Holzner 1982). Este tipo de definiciones lleva implícito un juicio de valor no inherente a su naturaleza y una fuerte connotación subjetiva (Harlan & deWet 1965, Holzner 1982). El otro grupo de definiciones lo constituyen las de tipo ecológico que generalmente enfatizan el hecho de que estas especies se desarrollan principalmente en ambientes perturbados por el hombre (Harlan & deWet 1965, Baker 1974).

Una de las definiciones de tipo ecológico que más aceptación ha tenido es la de Baker (1974): una planta es una maleza, si en algún área geográfica sus poblaciones se desarrollan exclusiva o principalmente en ambientes perturbados por el hombre (sin ser por supuesto, plantas cultivadas). Esta definición incluye tanto a las llamadas plantas arvenses como a las plantas ruderales, ya que en ocasiones una misma especie puede ser maleza de hábitats agrícolas

(arvense) y maleza de hábitats con perturbaciones no agrícolas (ruderal) (Baker 1965). En el presente trabajo se hará referencia a las especies arvenses.

Las definiciones de tipo agronómico reflejan la visión occidental del "problema de las malezas" en los sistemas agrícolas de los países desarrollados. Aunque ciertamente, en algunas circunstancias las especies arvenses sí pueden interferir en los procesos de producción agrícola, esta concepción agronómica no es del todo compartida por los grupos campesinos de muchas regiones de México, quienes ven a estas especies como componentes utilizables de los agroecosistemas (Chacon & Gliessman 1982). Muchas especies arvenses son utilizadas por los campesinos y en algunas circunstancias no representan un serio problema a la agricultura campesina (Chacon & Gliessman 1982).

II.- Origen de las especies arvenses.-

Según deWet & Harlan (1975), las especies arvenses pueden originarse por 3 vías:

- a) A través de la colonización del medio agrícola por especies pioneras de ecosistemas naturales.
- b) Por hibridización entre razas cultivadas y razas silvestres afines a las especies domesticadas (según la clasificación de Harlan & deWet 1971).
- c) Por escape de especies domesticadas.

La primera vía parece ser la forma en la que se han originado la mayoría de las especies arvenses de la actualidad (deWet & Harlan 1975). Este grupo está constituido por especies de gran tolerancia ecológica y además de ser el más numeroso, es el más diverso (Holzner 1982).

La segunda y tercera vía son formas de origen que no son necesariamente excluyentes, ya que el escape de especies domesticadas puede verse ayudado por la hibridización con especies afines. Las especies arvenses producto de la hibridización entre razas cultivadas y razas silvestres afines a las domesticadas a menudo forman parte de los llamados complejos cultivar-maleza (sensu Harlan 1965). Una de las características de estos complejos es que aunque existen barreras reproductivas entre los componentes del complejo, estas no impiden el flujo génico ocasional ni la introgresión (Harlan 1965); tanto el flujo génico como la introgresión puede ocurrir en ambos sentidos aunque el flujo de la arvense hacia el cultivar parece ser el sentido más frecuente (deWet & Harlan 1975, Harlan 1975). El hecho de que la mayoría de las especies domesticadas tengan razas malezoides acompañantes con las cuales han tenido intercambio génico a través del tiempo ha llevado a Harlan (1965) a sugerir que el componente arvense del complejo ha jugado un papel importante en la evolución de las plantas cultivadas.

Las especies arvenses que forman parte de los complejos cultivar-maleza no siempre son producto de la hibridización entre razas cultivadas y razas silvestres. En algunos casos, la actual especie arvense parece ser el progenitor de la especie domesticada. En algunas especies de Capsicum y Chenopodium, y en Zea, ese parece ser el caso (Pickersgill 1971, Wilson & Heiser 1973, Iltis 1983). En otros casos, tanto la arvense como el cultivo parecen tener un progenitor común (Harlan 1965, 1975). Aunque todavía hay algunos casos en los que no se conoce el origen del complejo (Heiser 1979), lo cierto es que el origen por hibridización en el esquema de deWet y Harlan (1975) es solo una de

las posibles vías de origen del componente arvense del complejo. En los casos donde la arvense actual es progenitor del cultivo o donde ambos componentes del complejo tienen un ancestro común, la vía de origen de la maleza parece ser por colonización del medio agrícola. Algunas de las arvenses que forman parte de los complejos cultivar-maleza, también forman parte de un sistema de mimetismo donde la arvense se asemeja vegetativamente al cultivo (modelo) y desarrolla una serie de características de historia de vida acopladas al ciclo de vida del cultivo (modelo) que le permiten escapar a las prácticas agrícolas tendientes a eliminarlas (los operadores) (Barrett 1983).

La tercera vía de origen del esquema de deWet & Harlan (1975) es el escape de especies domesticadas. Esta vía, parece ser mas frecuente en el caso de plantas ornamentales y en cultivos forrajeros (Baker 1972, Williams 1980). Otra vía de formación de arvenses no considerada en el esquema de deWet & Harlan (1975) es por hibridización entre especies arvenses afines (Mulligan 1965, McNeill 1976). El hecho de que las especies arvenses mas importantes en la escala mundial sean poliploides parece indicar que esta forma de origen no es del todo despreciable (Brown & Marshall 1981). Espinosa (1978) ha presentado un esquema que muestra graficamente las vías de origen de las especies arvenses.

III.- Formación de las floras arvenses.-

El proceso de formación de la flora arvense de una región particular involucra tanto el reclutamiento local de especies nativas como la inmigración de especies de otras latitudes (Baker 1974). En el continente americano, el desarrollo de la flora arvense parece tener relación con el historial agrícola de la región en cuestión. En países con una larga tradición agrícola como México, se ha desarrollado una flora arvense propia, adaptada a los cultivos prehispánicos que no ha podido ser desplazada por las malezas eurasiaticas traídas por los colonizadores europeos (Rzedowski 1978, 1979c, Rapoport et al. 1983). En cambio en países donde la población nativa no desarrolló una agricultura intensiva como en México y Perú, las especies introducidas hallaron con la llegada de los colonizadores, campo libre para la invasión (Rapoport et al. 1983); de ahí que en países como Canadá (Mulligan 1965), Estados Unidos (U.S.D.A. 1971) y Argentina (Marzocca 1976), las especies de origen eurasiatico sean un componente considerable de sus respectivas floras arvenses (Rapoport et al. 1983).

El descubrimiento de América por los europeos inició un período de intercambio de especies arvenses entre el viejo y el nuevo mundo. Según Baker (1974), justo después del descubrimiento la migración de malezas fue mayor hacia el viejo mundo. Sin embargo, el flujo de especies se revirtió posteriormente hacia el continente americano tanto en regiones de clima templado como en la porción tropical (Baker 1974). Los puntos de origen y rutas de migración de malezas introducidas no son aspectos fáciles de determinar (Baker 1972), y solo en unas cuantas especies se conoce la historia detallada de su introducción y expansión en América del Norte (ej. McWhorter 1971, Mack 1981, Spencer 1984). El flujo reciente de especies hacia algunas regiones del viejo mundo no es del todo despreciable (Yannitsaros & Economidou 1974), sobre todo en países que mantienen un intenso intercambio económico con los del continente americano (Dafni & Heller 1980).

La flora arvense mundial cuenta actualmente con aproximadamente 8000 especies, de las cuales alrededor de 250 tienen importancia

mundial por su distribución cosmopolita (Holm et al. 1977, 1979). No obstante que ya existen registros de la distribución mundial de muchas especies (ver Holm et al. 1977, 1979), actualmente se carece de un análisis del cosmopolitismo de la flora arvense mundial como el ya hecho para los otros componentes de la biota agrícola (ej. Rapoport et al. 1976, Ezcurra et al. 1978).

IV.- Comunidades de arvenses.-

No obstante que existen restricciones climáticas y edáficas que afectan la distribución de las especies arvenses (Baker 1972, Holzner 1978), se cree que los factores de índole agronómica son las variables de mayor importancia ecológica en la abundancia local (Holzner 1978, Haas & Streibig 1982). Conocer el efecto que una determinada práctica agrícola tiene sobre la abundancia poblacional y la composición florística de una comunidad de malezas no es un asunto trivial, ya que a menudo el efecto es a través de la interacción de las diferentes prácticas que conforman un régimen de manejo particular (Haas & Streibig 1982). A pesar de lo anterior, se sabe que las prácticas que mas influencia tienen en la conformación de las comunidades de malezas son la rotación de cultivos y el uso de herbicidas (Haas & Streibig 1982).

La rotación continua de cultivos tiende a diversificar las comunidades de malezas, mientras que el monocultivo tiende a simplificarlas (Haas & Streibig 1982). De manera similar, el uso continuo de herbicidas modifica la estructura de las comunidades, provocando un incremento en la dominancia y disminuyendo la diversidad de especies (Mahn & Helmecke 1979, Mahn 1984). Uno de los cambios mas claros que se han venido registrando en los cereales cultivados de Europa Occidental, que involucran el monocultivo y el uso de herbicidas, es el incremento en la importancia de las gramíneas arvenses y la disminución de las arvenses dicotiledóneas (Fryer & Chancellor 1970, Fryer 1981). Aunque si reducen la diversidad local, no existen evidencias de que los herbicidas estén reduciendo la riqueza de especies de las floras arvenses regionales (Fryer & Chancellor 1970, Chancellor 1979), ni que sean el único factor involucrado en los cambios observados en las comunidades de malezas europeas (Haas & Streibig 1982).

Las prácticas agrícolas afectan de tal forma a las comunidades de malezas que cada cultivo y su régimen de manejo particular tienen una flora arvense característica (Streibig 1979). La asociación cultivo-malezas no es rígida, ya que cultivos con un ciclo de vida y régimen de manejo similar tienen floras arvenses semejantes (Streibig 1979) y las variaciones en el régimen de manejo dentro de un cultivo producen diferencias en las comunidades de malezas (Wentworth et al. 1984). El ciclo de vida del cultivo favorece hábitos ecológicos similares en su flora arvense asociada, ya que los cultivos anuales tienden a tener malezas anuales y los cultivos mas longevos, especies bianuales y perennes (Streibig 1979, Haas & Streibig 1982).

V.- Resistencia a herbicidas.-

El descubrimiento del 2,4-D y el MCPA en 1942 marcó el inicio de la era de los herbicidas. Su uso comenzó a generalizarse a partir de 1946 en muchos países desarrollados (Timmons 1970, Fryer 1981). A pesar de las predicciones hechas sobre la supuesta rápida aparición de

biotipos resistentes con el uso continuo de herbicidas (Harper 1957), no fue sino hasta finales de los sesentas en Estados Unidos (Bandein et al. 1982) y durante los setentas en Europa (Putwain 1982) cuando se detectaron los primeros biotipos resistentes. La resistencia a herbicidas se ha detectado casi exclusivamente en el grupo de las triazinas (LeBaron & Gressel 1982a, b).

Comparado con la resistencia a otros biocidas, la resistencia a herbicidas en plantas parece un fenómeno mas lento. Hasta 1982 se habían registrado 428 especies de insectos resistentes a uno o mas insecticidas, 81 casos de fitopatógenos resistentes a fungicidas y bactericidas, y solo 30 especies de arvenses resistentes a las triazinas en los Estados Unidos y Europa (LeBaron & Gressel 1982a,b). Algunos de los factores asociados a esta aparición tardía parecen ser: i) los relativamente bajos coeficientes de selección ocasionados por los herbicidas, ii) las diferencias en adecuación que en medios no selectivos tienen los biotipos susceptibles y resistentes, y iii) la longevidad del banco de semillas de los biotipos susceptibles (Gressel & Segel 1978).

En algunos casos de resistencia a triazinas, la base bioquímica ha sido identificada como una sustitución de un aminoácido en un polipéptido de la membrana tilacoidal de los cloroplastos (Hirschberg & McIntosh 1983). Dado que el polipéptido es el sitio de acción del herbicida, la modificación de este impide que las triazinas bloqueen el transporte de electrones en el lado reductor del fotosistema II en los biotipos resistentes. En todos los casos de resistencia a triazinas, la herencia es por la vía materna sugiriendo que esta característica esta codificada por el genoma del cloroplasto (Arntzen et. al. 1982, Souza-Machado 1982, Hirschberg & McIntosh 1983). Los factores que controlan la tasa de aparición de biotipos resistentes son: los coeficientes de selección impuestos por el herbicida en los biotipos susceptibles, el costo ecológico de la resistencia (Conard & Radosevich 1979, Radosevich & Holt 1982, Ahrens & Stoller 1983) y la vida media del banco de semillas (Gressel & Segel 1978, 1982). La importancia que cada uno de estos factores tiene en la tasa de aparición de resistencia así como sus implicaciones agrícolas han sido analizadas por Gressel & Segel (1982).

VI.- Características biológicas de las especies arvenses.-

No obstante que la gran diversidad de sistemas y prácticas agrícolas han producido un amplio espectro de historias de vida en las poblaciones de malezas (Barrett 1983), hoy en día es posible distinguir dos grandes grupos de arvenses: especialistas y generalistas (Holzner 1982). Aunque esta clasificación tiene cierta dosis de arbitrariedad, refleja claramente dos grandes tendencias en la evolución de malezas agrícolas (Holzner 1982).

Se supone que las arvenses especialistas se han adaptado en el curso de la historia agrícola, a un cultivo específico y a su régimen de manejo particular (Holzner 1982). La fuerza selectiva de las prácticas agrícolas es el factor que comunmente se invoca como responsable de la especialización. La especialización tiene obvias ventajas cuando el cultivo tiene importancia regional y las condiciones ambientales del cultivo son estables. Sin embargo, el abandono del cultivo puede llevar a la extinción regional de las arvenses especialistas (Holzner 1982).

Todos los casos de mimetismo vegetativo y mimetismo de semillas

encontrados en especies arvenses (Barrett 1983), caen en la categoría de malezas especialistas. Muchas de las arvenses miméticas de cultivos forman parte de los complejos cultivar-maleza. En el caso de los complejos, se supone que el flujo génico del cultivo a la maleza ha jugado un papel importante en el desarrollo del mimetismo. Sin embargo, el flujo génico no es un requisito indispensable para el desarrollo del mimetismo, ya que hay claros ejemplos de mimetismo en arvenses que no tienen relación filogenética con el cultivo que imitan (Barrett 1983).

Las dos formas de mimetismo de cultivos que existen en poblaciones de malezas corresponden a la etapa del ciclo de vida del cultivo donde ocurre la similitud y el escape a las prácticas agrícolas tendientes a eliminarlas. En el mimetismo vegetativo, la similitud fenotípica ocurre durante la etapa de plántula y juvenil, donde como consecuencia de la confusión de identidad escapa a la erradicación. En este caso, las supuestas fuerzas selectivas que actúan como operadores son las prácticas de control que involucran implementos usados directamente por el hombre. Muchos de los casos de mimetismo vegetativo en arvenses involucran a las gramíneas. En el caso del mimetismo de semillas, la similitud ocurre entre las semillas de la arvense y las semillas del cultivo (modelo) e involucra similitudes en peso, densidad y apariencia. Dadas las dificultades para discriminar las semillas de ambas especies durante la cosecha y la limpieza, estas formas miméticas son favorecidas al dispersarse junto con las semillas del cultivo a otros campos agrícolas (Barrett 1983).

Aunque no existen muchos estudios detallados sobre las características de historia de vida de arvenses especialistas, el estudio comparativo de la variedad mimética de arroz y la variedad generalista del complejo Echinochloa crus-galli hecho por Barrett & Wilson ofrece algunas evidencias. (Barrett & Wilson 1981, 1983). Las arvenses miméticas parecen tener una tolerancia ecológica restringida y un síndrome de características de historia de vida acopladas a las del cultivo. Las semillas de la variedad mimética del complejo Echinochloa crus-galli muestran una latencia innata mas débil y un patrón de germinación sincrónico que les permite emerger junto con las plántulas del cultivo (Barrett & Wilson 1983). La fenología reproductiva es muy similar a la del cultivo y el esfuerzo reproductivo es bajo en comparación con la variedad generalista de distribución cosmopolita (Barrett & Wilson 1981).

La variación genética en poblaciones de malezas ha sido tema de una revisión por Barrett (1982), quien ha señalado los principales factores que modifican la estructura genética de estas poblaciones en hábitats agrícolas. En este contexto, él ha predicho que uno esperaría encontrar menor variación genética en arvenses especialistas que en malezas generalistas capaces de colonizar un amplio espectro de cultivos. No obstante que la hipótesis no ha sido probada críticamente en un sistema adecuado, las evidencias aportadas por Doebley et al. (1984) no parecen apoyar la predicción de Barrett (op.cit.) ya que estos autores han encontrado que los valores de polimorfismo y heterocigosis en los teosintles miméticos de maíz son relativamente altos, comparado con los valores reportados para otras especies algamas.

Las arvenses generalistas poseen una gran tolerancia ecológica y son capaces de colonizar exitosamente un amplio espectro de cultivos. Las principales características de este grupo de especies han sido enumeradas bajo el rubro de "características de una arvense ideal" (sensu Baker 1965, 1974), las cuales a su vez han sido modificadas y

ampliadas por otros autores (Young & Evans 1976, Holzner 1982). Algunas de estas características incluyen: i) un mecanismo de latencia que les permite persistir como semilla en el suelo por varios años, ii) un patrón de germinación asincrónico, iii) altas tasas de crecimiento relativo durante la fase pre-reproductiva, iv) una alta plasticidad fenotípica, v) alta capacidad reproductiva cuando las condiciones son propicias, vi) autocompatibilidad, y en el caso de sistemas de cruzamiento abiertos, vii) polinización por agentes no especializados o por anemofilia.

La variación genética de poblaciones de malezas generalistas ha sido descrita usando técnicas electroforéticas. Algunos componentes de la variación han sido descritos en poblaciones de Echinochloa crus-galli (Gasquez & Compoint 1977), Xanthium strumarium (Moran & Marshall 1978), Polygonum pensylvanicum (Kubetin & Schaal 1979), Chenopodium album (Gasquez & Compoint 1981, Al Mouemar & Gasquez 1983), Avena fatua (Vecchio et al. 1982, Darmency 1982), Taraxacum officinale (Lyman & Ellstrand 1984) y en varias especies malezoides de Chenopodium y Solanum (Crawford & Wilson 1979, Whalen 1979). Al parecer, la mayoría de las arvenses generalistas poseen bajos niveles de variación genética (Hamrick et al. 1979, Brown & Marshall 1981).

Los principales factores que supuestamente modifican la estructura genética de las poblaciones de malezas en ambientes agrícolas han sido enumerados por Barrett (1982). Estos incluyen al efecto de fundador que puede acompañar a los eventos de colonización de nuevas áreas agrícolas, los cuellos de botella asociados a las fluctuaciones numéricas que normalmente se presentan en hábitats agrícolas y la heterogeneidad ambiental de los diferentes hábitats agrícolas, entre otros. Los escasos estudios donde se ha explorado la influencia del efecto de fundador y los cuellos de botella en el polimorfismo genético de especies colonizadoras no parecen aclarar cual es su verdadera importancia (ver Brown & Marshall 1981). Sin embargo, en el caso de la heterogeneidad ambiental, la situación parece ser distinta.

El medio ambiente de los agroecosistemas está generalmente bajo estrecho control de los agricultores, y la mayor parte de las prácticas de la agricultura moderna son predecibles tanto en el tiempo como en el espacio (Snaydon 1980). El grado de control de las condiciones ambientales de los diferentes agroecosistemas disminuye de los sistemas intensivos a los extensivos, de tal forma que la heterogeneidad aumenta hacia los sistemas mas extensivos (Snaydon 1980). De hecho, uno de los objetivos del monocultivo en la agricultura moderna es el minimizar la heterogeneidad de los componentes físico y biótico del ambiente con el objeto de crear un conjunto uniforme de condiciones para el crecimiento del cultivo. Si acaso existe relación entre la variación genética y la heterogeneidad ambiental (Hedrick et al. 1976), uno esperaría encontrar menor variación genética en poblaciones de malezas de sistemas de producción intensiva que en sistemas de producción mas extensivos o que en hábitats ruderales, los cuales generalmente son mas heterogéneos (Snaydon 1980, Barrett 1982). Aunque no hay evaluaciones críticas de tal hipótesis, las evidencias circunstanciales obtenidas con Echinochloa crus-galli y Chenopodium album (Gasquez & Compoint 1977, Al Mouemar & Gasquez 1983) parecen apoyarla, ya que en estas especies el polimorfismo de sus poblaciones tiende a decrecer de hábitats ruderales a hábitats agrícolas. En el caso de Chenopodium album el polimorfismo llega a cero en poblaciones sujetas a la presión continua de herbicidas y constituidas en su mayoría por biotipos resistentes a las triazinas (Gasquez & Compoint 1981).

VII.- Evolución de historias de vida en poblaciones arvenses.-

El proceso de adaptación de una maleza a un sistema agrícola particular no sólo puede involucrar a caracteres bioquímicos, fisiológicos o morfológicos de las plantas, sino que también en forma importante a características de su historia de vida. Muchas de las características de historia de vida de las especies malezoides muestran variación intra e interpoblacional, y parte de esta variación está bajo control genético (ver Venable 1984). Entre los diferentes métodos usados para estudiar el significado ecológico y la evolución de historias de vida, el estudio de la variación intraespecífica ofrece grandes oportunidades, ya que las diferencias demográficas pueden ser directamente interpretadas como adaptaciones para la sobrevivencia y la reproducción (Venable 1984).

En el caso de poblaciones de malezas, los estudios sobre el significado ecológico de la variación en características de historia de vida generalmente se han hecho fuera de un contexto agrícola (ej. Law et al. 1977, Warwick & Briggs 1978a, b). Muchos de los supuestos casos de formación de razas de arvenses y presumibles evidencias de diferenciación interpoblacional son en su mayoría observaciones de tipo anecdótico (ver por ejemplo Baker 1974 y Oka & Morishima 1982). Idealmente, el estudio de la ecología y evolución de las características de historia de vida de una arvense debe combinar estudios experimentales de la variación y su componente genético, con estudios demográficos de campo que permitan dilucidar el papel que juega la variación en el hábitat agrícola particular (Barrett & Wilson 1981). La ausencia de estudios demográficos de campo en muchos casos puede conducir a especulaciones estériles sobre las supuestas presiones selectivas que modifican las características de historia de vida de una arvense (ej. Jones 1971).

Los estudios formales sobre el significado ecológico de la variación en características de historia de vida de arvenses en el contexto de las presiones selectivas presentes en los sistemas agrícolas son muy escasos. Dos notables excepciones que han combinado trabajo experimental y trabajo de campo son los estudios sobre la latencia en Avena fatua (Naylor 1983) y la época de emergencia en Senecio vulgaris (Putwain et al. 1982). En el caso de Avena fatua, la latencia innata de las semillas varía entre poblaciones sometidas a diferente régimen de manejo. Parte de esa variación está bajo control genético ya que la heredabilidad de la latencia es de aproximadamente 0.5 (Jana & Naylor 1980). En estudios experimentales, Naylor (1983) ha mostrado que bajo un régimen de monocultivo, se seleccionan semillas con un período corto de latencia mientras que bajo un régimen que involucra alteraciones del monocultivo se seleccionan semillas con un período más largo de latencia, de tal forma que las características de la latencia en el banco de semillas reflejan claramente el historial de manejo. En el caso de Senecio vulgaris, Putwain et al. (1982) han mostrado que el uso continuo de herbicidas no necesariamente conduce al surgimiento de la resistencia, ya que han encontrado que la época de emergencia de plántulas se modifica por la presión de los herbicidas.

La teoría de estrategias del ciclo de vida en el contexto de la selección r y K , no provee de un marco adecuado para la interpretación del significado adaptativo de las características de historia de vida de arvenses, ya que las presiones selectivas de los ambientes agrícolas no están contempladas en esa teoría (Barrett & Wilson 1981). Toda

teoría de la evolución de historias de vida de malezas agrícolas debe necesariamente de incorporar a las fuerzas selectivas impuestas por las prácticas agrícolas de los agroecosistemas, ya que se supone que son estas fuerzas selectivas las que han producido el amplio espectro de historias de vida observable hoy en día en las especies arvenses (Barrett 1983).

VIII.- Demografía de arvenses.-

Además de ser un aspecto esencial en el conocimiento del significado ecológico de las características de historia de vida, el estudio de la demografía de malezas agrícolas provee de conocimiento fundamental para la comprensión de los mecanismos de regulación de arvenses en ambientes agrícolas (Sagar & Mortimer 1976, Mortimer 1983). De hecho, el objetivo mismo del control de malezas es el de maximizar la mortalidad y minimizar la fecundidad de las poblaciones que infestan los hábitats agrícolas, en un grado tal que se minimice la interferencia con el cultivo. De ahí que el conocimiento de los factores naturales y agronómicos que regulan el tamaño de las poblaciones de malezas, sea de fundamental importancia en todo intento de lograr en el largo plazo un manejo racional de estas poblaciones (Mortimer et al. 1978, Mortimer 1983).

La herramienta convencional para la descripción de la dinámica de poblaciones es la tabla de vida, en cualquiera de sus versiones. La función de una tabla de vida es la de describir el flujo numérico de individuos de una población y detectar las etapas del ciclo de vida donde ocurre la regulación. Idealmente, los estudios demográficos de arvenses deben de obtener tablas de vida de poblaciones sometidas a diferentes prácticas agrícolas con el objeto de conocer y analizar el tipo y magnitud de los procesos reguladores en estas poblaciones (Mortimer et al. 1980, Mortimer 1983). Sin embargo, la realidad es que los estudios demográficos de arvenses en el interior de los agroecosistemas son muy escasos. Ironicamente, los mejores estudios demográficos que han usado a malezas como objeto de estudio, se han hecho fuera de un contexto agrícola (Mortimer 1983, 1984). De ahí que actualmente carezcamos de conocimiento básico sobre los patrones generales de regulación de estas poblaciones (Sagar 1970, Sagar & Mortimer 1976, Mortimer 1983).

Las poblaciones de arvenses "anuales" (plantas anuales con sobreposición de generaciones en el banco de semillas) pueden ser divididas en los componentes pasivo y activo. La fracción pasiva está constituida por ese conjunto de semillas viables de los suelos agrícolas llamado banco de semillas (Kropac 1966, H.A. Robert's 1970, 1981) y por los diferentes tipos de propágulos que permanecen en el suelo (ej. Johnson & Buchholtz 1962, Taylorson 1967, Chawdhry & Sagar 1974). La fracción activa está representada por los individuos en crecimiento e incluye desde plántulas hasta individuos reproductivos. Esta sección de los antecedentes pretende mostrar las evidencias actualmente disponibles sobre los principales mecanismos de regulación de las poblaciones de arvenses en los sistemas agrícolas anuales. En la mayoría de los casos, las evidencias disponibles provienen de estudios hechos con poblaciones de generalistas anuales en las regiones de clima templado. Esta sección se ha dividido por razones de organización en las 2 fracciones que conforman a las poblaciones de malezas y tiene un orden que sigue al ciclo de vida de una arvense anual, en un intento por mostrar los principales factores involucrados en la transición de

semilla a individuo reproductivo.

A.- FRACCION PASIVA.-

1.- Banco de semillas.

El banco de semillas de malezas de un suelo agrícola particular está constituido por el conjunto de semillas viables que se encuentran tanto en la superficie del suelo como enterradas. Dado que una de las principales fuentes de ingreso de semillas al suelo es por la lluvia de semillas de las poblaciones de arvenses de los ciclos agrícolas anteriores, el banco de semillas refleja el historial de manejo del suelo agrícola en cuestión (H.A. Roberts 1970, 1981). Por otra parte, el banco de semillas es la principal fuente de abastecimiento de los individuos que infestan la mayoría de los sistemas agrícolas anuales; de ahí que la importancia práctica del banco de semillas de malezas "anuales" radique más en su relación con las poblaciones que puedan surgir en el futuro que con sus nexos con el pasado (Roberts 1970).

La fracción observable a simple vista de las poblaciones de arvenses "anuales" de todo suelo agrícola, está constituida por los individuos en crecimiento activo. Este componente activo de las poblaciones de malezas es solo una representación parcial y efímera del banco de semillas del suelo. El conjunto de semillas del suelo en estado latente es el componente responsable de la persistencia de las poblaciones de arvenses en sistemas agrícolas anuales. El hecho de que la fracción pasiva sea el componente que persiste a través del tiempo, hace que el análisis del banco de semillas sea un elemento indispensable tanto en el estudio de la dinámica de poblaciones de arvenses anuales, como en la evaluación de la efectividad de las prácticas de control de malezas (H.A. Roberts 1981).

2.- Características del banco de semillas.

Actualmente existen numerosas descripciones del banco de semillas de malezas de diferentes sistemas agrícolas, sobre todo en regiones de clima templado. La Tabla 1 muestra algunas de las descripciones que se han hecho del banco de semillas de suelos de diferentes sistemas agrícolas, que van desde estudios de un suelo individual hasta estudios de los suelos de toda una región agrícola, tanto en zonas de clima templado como en regiones tropicales. Una característica de la mayoría de los suelos de los sistemas agrícolas anuales es su gran abundancia de semillas, principalmente de arvenses "anuales" (Kropac 1966, H.A. Roberts 1970, 1981). Aunque los estudios hechos en los sistemas agrícolas de las regiones tropicales son todavía escasos (ver Tabla 1), las evidencias actuales parecen indicar que no existen diferencias cuantitativas en la abundancia de semillas entre estos sistemas y los de las zonas de clima templado (H. A. Roberts 1981). Las diferencias existentes son más de índole cualitativa y se refieren a la gran abundancia de semillas de ciperáceas arvenses o de esporas de pteridofitas arvenses en algunos suelos agrícolas de los trópicos (ej. Vega & Sierra 1970, Wee 1974).

Otra característica común de los bancos de semillas de los suelos de los sistemas agrícolas anuales es el sesgo existente en la distribución de la abundancia de las diferentes arvenses presentes en el banco. En la gran mayoría de los bancos de semillas de malezas de los sistemas agrícolas anuales, muy pocas especies representan más del

Tabla 1.- Banco de semillas de malezas de diversos sistemas agrícolas.

| CULTIVO/S | PAIS | PROFUNDIDAD ^a | SEMILLAS/M ² | REFERENCIA |
|--|----------------|--------------------------|-------------------------|------------------------------|
| A.- Estudios de un suelo agrícola en regiones de clima templado. | | | | |
| Trigo | Inglaterra | 15.2 | 39110 | Brenchley & Warington (1930) |
| Trigo | Inglaterra | 15.2 | 28711 | Brenchley & Warington (1933) |
| Cebada | Inglaterra | 15.2 | 29954 | Brenchley & Warington (1933) |
| Trigo | Canada | 15.2 | 6825- 12874 | Budd et al. (1954) |
| Cereales | Inglaterra | 15.0 | 40357- 71648 | Roberts (1958) |
| Cereales y Hortalizas | Inglaterra | 10.0 | 3746- 15293 | Roberts (1963b) |
| Cereales y Remolacha | Checoslovaquia | 25.0 | 14776 | Kropac (1966) |
| Cereales y Remolacha | Checoslovaquia | 30.0 | 54985 | Kropac (1966) |
| Hortalizas | España | 10.0 | 1333- 26578 | Carretero (1977) |
| Trigo | Canada | 10.0 | 1205- 2674 | Archibold (1981) |
| Maíz | Argentina | 20.0 | 90589 | Leguizamón & Cruz (1981) |
| Maíz y Soya | Argentina | 18.0 | 3789 | Leguizamón et al. (1981) |
| Trigo y Soya | Argentina | 18.0 | 4243 | Leguizamón et al. (1981) |
| Cereales | Inglaterra | 20.0 | 792- 5662 | Froud-Williams et al. (1983) |
| B.- Estudios regionales de varios suelos agrícolas en zonas de clima templado. | | | | |
| Hortalizas | Inglaterra | 15.2 | 1631- 85992 | Roberts & Stokes (1966) |
| Hortalizas | Inglaterra | 15.0 | 0- 24330 | Roberts & Neilson (1982) |
| Papa | Escocia | 20.0 | 0-170000 | Warwick (1984) |
| C.- Estudios de un suelo agrícola en regiones tropicales. | | | | |
| Arroz | Filipinas | 15.0 | 80408 | Vega & Sierra (1970) |
| Piña | Malasia | 15.0 | 6630- 12192* | Wee (1974) |
| Varios | Belice | 4.2 | 6497 | Kellman (1974) |
| Maíz | Belice | 10.0 | 9800 | Kellman (1978) |
| D.- Estudios regionales de varios suelos agrícolas en zonas tropicales. | | | | |
| Arroz | Marruecos | 60.0 | 714- 89000 | Bouhache et al. (1983) |

a= Profundidad en cm.

*= Incluyendo esporas de pteridofitas

75% del total de semillas presentes en el suelo y el resto de las especies están pobremente representadas en el banco (H.A. Roberts 1970, 1981).

El perfil de laboreo de los suelos agrícolas es la capa de suelo que normalmente se perturba durante las labores agrícolas. La profundidad de este estrato generalmente fluctúa entre los 15 y 25 cm., dependiendo del tipo de implementos usados durante el laboreo. No obstante que en el caso de semillas muy pequeñas se ha detectado migración hacia capas inferiores al perfil de laboreo (ej. Robinson & Kust 1962), se supone que es en este estrato donde se distribuyen la mayor parte de las semillas del banco (H.A. Roberts 1981). La distribución vertical del banco de semillas en el perfil de laboreo ha sido descrita en diversos sistemas agrícolas (Russell & Mehta 1938, Roberts 1963a, Roberts & Stokes 1965, Kropac 1966, Kellman 1978, Froud-Williams et al. 1983). La abundancia de semillas a lo largo del perfil de laboreo dependerá de si el muestreo del banco se hace antes o después del laboreo del suelo y de si el muestreo es anterior o posterior a la lluvia de semillas. Un patrón de abundancia decreciente con la profundidad puede ser el resultado de muestreos hechos justo después de la lluvia de semillas (ej. Kellman 1978), y un patrón de abundancia creciente con la profundidad puede ser el resultado de un muestreo hecho después de la inversión del perfil de laboreo por arados y rastras (ej. Soriano et al. 1968). Sin embargo, el laboreo continuo y a la misma profundidad, produce con el tiempo una distribución uniforme de semillas a lo largo del perfil de laboreo (Roberts 1963a, Roberts & Stokes 1965), de tal forma que otra característica de los bancos de semillas de malezas de los sistemas agrícolas anuales es que tienden a ser homoginizados por las prácticas de laboreo (H.A. Roberts 1970, 1981).

La distribución espacial del banco de semillas de los suelos agrícolas es un aspecto del cual se conoce muy poco en la actualidad. La distribución espacial del banco está influenciada por la heterogeneidad del componente cultivado de los sistemas agrícolas, ya que las zonas de claros producidas por la muerte de las plantas cultivadas crea zonas de gran concentración de semillas (Roberts 1958). En una escala mas pequeña, la distribución espacial de la porción superficial del banco refleja la "sombra" de semillas generada por los individuos presentes en el interior de los sistemas agrícolas. En la superficie del suelo, la distribución espacial del banco tiende a ser agregada, reflejando un patrón contagioso de ingreso de semillas al suelo. A mayor profundidad, la distribución espacial del banco tiende a la aleatoriedad, reflejando un patrón de incorporación aleatorio de las semillas por los implementos agrícolas (Kellman 1978).

3.- Formación del banco de semillas.-

La cantidad de semillas presente en el banco es el producto de la interacción entre las tasas de ingreso y salida de semillas, así como de la capacidad que tienen las semillas para persistir viables en un suelo agrícola particular (Kellman 1978). La figura 1 muestra un esquema de las principales fuentes de ingreso y salida de semillas del banco, así como las principales vías de intercambio de la latencia de semillas de arvenses anuales en un suelo de un sistema agrícola anual, en un intento por mostrar la naturaleza dinámica del banco de semillas.

a) Ingreso de semillas al banco.-

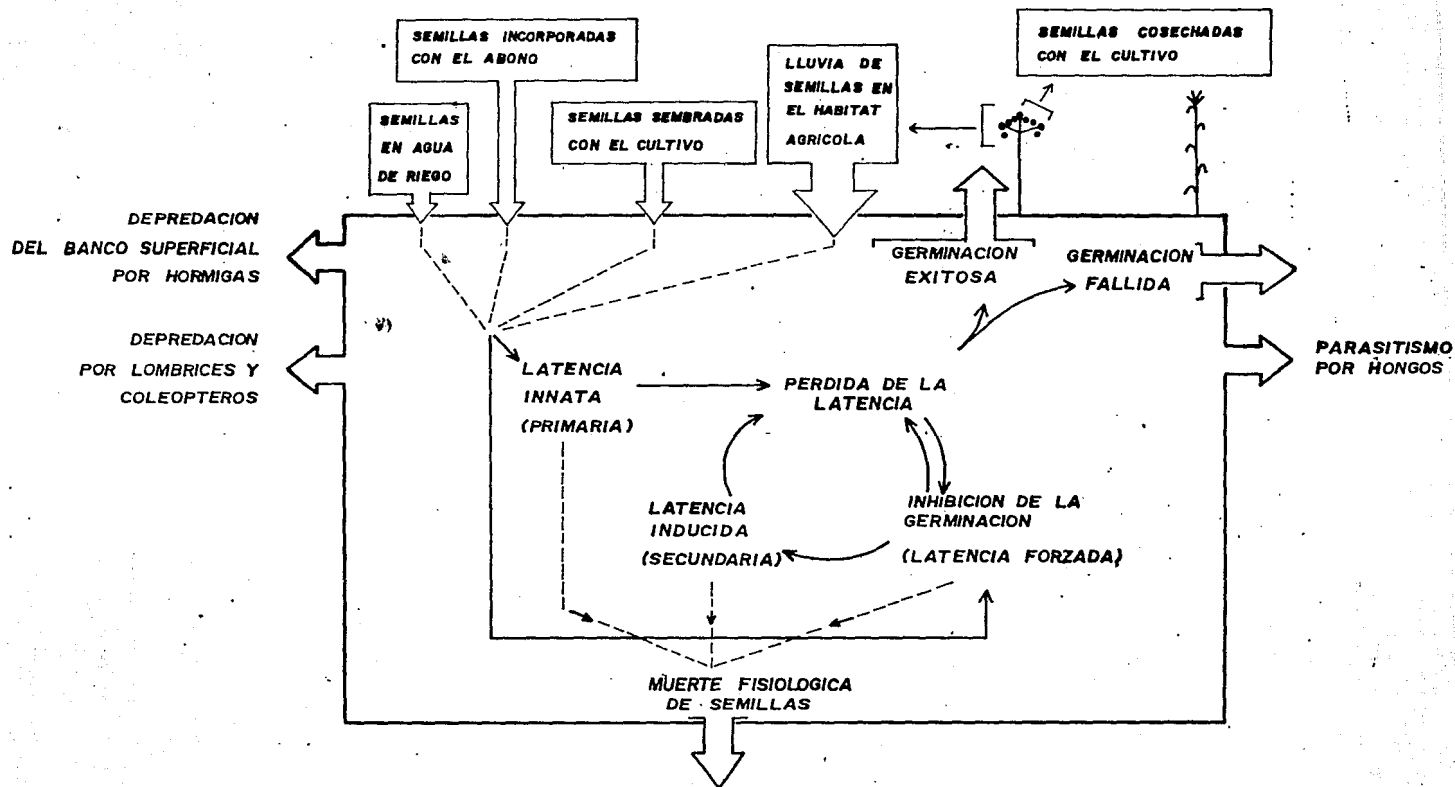


Figura 1.- Diagrama de entradas, salidas e intercambio de latencia en el banco de semillas de un suelo agrícola (adaptado de Roberts 1970, Harper 1977, Hill 1977 y Karssen 1980/81a).

Son varias las fuentes de ingreso de semillas de arvenses a los suelos agrícolas (Hill 1977). No obstante que los estudios sobre la producción de semillas de malezas en el interior de los agroecosistemas son escasos, las evidencias disponibles indican que el aporte por la lluvia de semillas in situ es considerable (Leguizamón & Roberts 1982, Archibold & Hume 1983); de ahí que se postule que la lluvia de semillas in situ es la principal fuente de ingreso de semillas a los suelos agrícolas (Roberts 1970, Aldrich 1984).

Algunas fuentes secundarias de ingreso de semillas al suelo, están asociadas a varias prácticas agrícolas. Estas vías secundarias pueden constituir rutas de colonización de nuevas especies a los suelos agrícolas. Dado que las semillas de muchas especies arvenses pueden permanecer viables durante largos períodos de inmersión en el agua (Comes et al. 1978), no es del todo sorprendente encontrar que el agua de riego es una fuente de ingreso de semillas al banco de los suelos irrigados (Skroch & Dana 1965, Kelley & Bruns 1975, Wilson 1980). La cantidad de semillas diseminadas por los canales de riego varía estacionalmente y depende de la distancia que tiene que recorrer el agua antes de arribar al suelo que se irriga. El ingreso por esta vía puede llegar a depositar hasta 9.5 semillas por metro cuadrado durante todo un ciclo agrícola (Shull 1962, Kelley & Bruns 1975, Wilson 1980).

El uso de abonos orgánicos en la fertilización de los suelos agrícolas puede constituir otra vía de ingreso de semillas al suelo. Las semillas de muchas especies arvenses pueden resistir la digestión de los principales animales domésticos y pasar viables por sus tractos digestivos (Atkeson et al. 1934, Harmon & Keim 1934, Piggitt 1978). La cantidad de semillas presentes en los abonos orgánicos fluctúa estacionalmente y depende de las condiciones de almacenamiento del abono antes de su incorporación al suelo (Atkeson et al. 1934, Dore & Raymond 1942). Aunque en general se considera que los abonos orgánicos son una fuente secundaria de ingreso de semillas, actualmente se desconoce su importancia en regiones agrícolas donde son la principal fuente de fertilización.

Las semillas de varias especies arvenses pueden ser dispersadas junto con las semillas de las plantas cultivadas. En cereales cosechados por "combinadas", el hecho de que las arvenses no dispersen todas sus semillas antes de la cosecha, puede conducir a extracciones considerables de semillas durante la cosecha (Wilson 1970, Moss 1983, Froud-Williams 1983). Estas semillas son dispersadas con los granos cosechados y en el caso de que los granos se usen como semilla para siembra, pueden constituir otra fuente de ingreso de semillas de arvenses a los suelos agrícolas (Sagar & Mortimer 1976). La importancia de esta fuente de ingreso radica en que se dispersan semillas de malezas en cultivos donde han probado ser exitosas (Harper 1960).

Existen otras vías de ingreso de semillas a los suelos agrícolas, tales como la dispersión anemocora, la dispersión zoocora y la dispersión por implementos agrícolas. Sin embargo, tales vías de ingreso son generalmente de muy poca importancia (Roberts 1970, Aldrich 1984). En general, se cree que la lluvia de semillas in situ es la fuente primaria de ingreso y las vías asociadas a las prácticas agrícolas son fuentes de importancia secundaria.

b) Persistencia de las semillas en el banco.-

El destino que pueden tener las semillas una vez que ingresan al

banco es: germinar, ser depredadas, ser parasitadas, morir o persistir como componente del banco de semillas (Figura 1).

El mecanismo que permite a las semillas persistir como componente del banco es la latencia. Las definiciones de latencia generalmente giran en torno a la idea de que es un estado de reposo en el que las semillas no germinan bajo condiciones que normalmente se consideran como óptimas para la germinación (Amen 1968, Roberts 1972). Se supone que la latencia es un mecanismo de dispersión en el tiempo que permite a las semillas escapar a eventos desfavorables para el crecimiento y germinar cuando las probabilidades de llegar a la edad reproductiva son mayores (Harper et al. 1970, Cook 1980, E.H. Roberts 1981). En el caso de poblaciones de arvenses, se considera que la rotación de cultivos ha sido una presión selectiva que ha favorecido el desarrollo de la latencia. La latencia de las semillas de malezas es un mecanismo que les permite sobrevivir a las prácticas agrícolas desfavorables y de hecho hace que las prácticas de control de malezas no tengan un efecto perdurable (Harper 1959).

Entre las clasificaciones de tipos de latencia existentes en la literatura, la clasificación de Harper (1959) es la que provee del marco más coherente y de un enfoque más ecológico (Roberts 1972, Cook 1980). Según Harper (1959), las poblaciones de semillas de malezas pueden estar en un estado de latencia innata, en latencia inducida y/o en latencia forzada.

La latencia innata se desarrolla durante el proceso de formación de las semillas e impide que las semillas germinen antes de la dispersión y por un período posterior a su liberación de la planta. Este tipo de latencia es producido por características inherentes a las semillas tales como la inmadurez del embrión, testas impermeables o presencia de inhibidores de la germinación, las cuales son comunes en las semillas de muchas especies arvenses (ej. LaCroix & Staniforth 1964, Biswas et al. 1970, Egle & Duke 1985).

La latencia inducida se diferencia de la innata en cuanto a la etapa del ciclo de vida de la semilla donde ocurre, la fase de inducción. La latencia inducida se desarrolla postdispersión, a partir de semillas que han perdido la latencia innata o de semillas liberadas sin latencia innata (Karssen 1980/81a, Figura 1). Bajo las condiciones de los suelos agrícolas, la latencia inducida forma parte de un patrón cíclico de intercambio de tipos de latencia; se desarrolla a partir de un estado de inhibición de la germinación que conduce a la inducción de este tipo de latencia (Karssen op.cit.). Una característica de este tipo de latencia es que logra persistir después de que el factor responsable de la inducción cesa de actuar (Roberts 1972).

La latencia forzada es un estado de inhibición ambiental de la germinación. Se distingue de la latencia inducida por el hecho de que este tipo de latencia se rompe cuando el factor o factores inhibidores de la germinación cesan de actuar. Se considera que los principales factores involucrados en el mantenimiento de este tipo de latencia son la obscuridad en el caso de semillas enterradas y la calidad de la luz en el caso de semillas superficiales (Taylorson & Borthwick 1969, Roberts 1972).

Las semillas recién liberadas pueden ingresar al banco en latencia innata o en un estado de latencia forzada (Figura 1). La proporción de semillas liberadas en latencia innata varía de acuerdo a las condiciones ambientales a las que estuvieron expuestas durante su formación (Kigel et al. 1977, Peters 1982, Fenner 1985). La latencia innata de las semillas de arvenses anuales puede ser rota por un

período de estratificación. En el caso de arvenses con un ciclo de vida anual durante la estación estival, la estratificación consiste en someter a las semillas embebidas a un período de temperaturas bajas (1-10 °C), el cual generalmente ocurre durante la estación invernal (Bibbey 1948, Courtney 1968, Totterdell & Roberts 1979, Karssen 1980/81b). En el caso de malezas de invierno, la latencia innata es rota por un período de exposición a temperaturas altas, el cual es proporcionado por la estación estival (Baskin & Baskin 1978, Roberts & Lockett 1978a). La latencia innata de arvenses anuales generalmente se interpreta como una adaptación para la sobrevivencia durante la estación desfavorable para el crecimiento, la cual al mismo tiempo provee de los estímulos necesarios para el rompimiento de la latencia y permite la germinación durante la siguiente estación donde la probabilidad de llegar a la edad reproductiva es mayor (Baskin & Baskin 1976, Vincent & Roberts 1979).

Las semillas en latencia forzada pueden provenir de 3 vías: de semillas que han perdido la latencia innata, de semillas que han perdido la latencia inducida o de semillas que ingresan al banco en latencia forzada (Figura 1). Una vez que las semillas han perdido la latencia innata o la latencia inducida, se considera que uno de los factores que mantienen a las semillas de arvenses en latencia forzada es el enterramiento de las semillas en los suelos agrícolas. Los factores ambientales involucrados en el mantenimiento de la latencia forzada en semillas enterradas son principalmente la ausencia de luz y en menor medida la reducción de las fluctuaciones de temperatura, la composición de la atmósfera del suelo y la presencia de metabolitos volátiles (Holm 1972, Roberts 1972, Karssen 1980/81a, Roberts & Totterdell 1981). Dado que las semillas de muchas especies arvenses tienen requerimientos primarios o adquieren requerimientos secundarios de luz, se cree que la ausencia de luz inhibe la germinación de las semillas enterradas en el suelo (Wesson & Wareing 1969a, b, Taylorson 1970, 1972, Karssen 1980/81a). De hecho, la luz penetra solo en los primeros milímetros del suelo, por lo que se considera que la germinación de las semillas con requerimientos de luz ocurre solo en la porción superficial del suelo (Woolley & Stoller 1978, Bliss & Smith 1985). Por otro lado, las semillas de muchas especies arvenses también responden a las fluctuaciones de temperatura (Warrington 1936, Thompson et al. 1977, Totterdell & Roberts 1980). Dado que las fluctuaciones de temperatura se reducen con la profundidad del suelo (Stoller & Wax 1973), se presume que este factor también puede inhibir la germinación de las semillas enterradas (Roberts & Totterdell 1981).

Las semillas superficiales pueden mantenerse en latencia forzada cuando en su contorno tienen a un dosel cerrado de vegetación. El dosel del componente cultivado de los agroecosistemas modifica la composición espectral de la luz que llega al suelo y reduce las fluctuaciones de temperatura que se presentan en la superficie (Hatfield & Carlson 1977, Grime 1979). Al filtrarse a través del dosel, la luz llega al suelo con una baja proporción de rojo/rojo lejano, la cual modifica a la forma activa del fitocromo y provoca un estado de inhibición de la germinación (Taylorson & Borthwick 1969). De esta forma, se supone que el fitocromo permite a las semillas sobrevivir en latencia forzada durante las épocas en las que la probabilidad de llegar a la edad reproductiva es baja (Roberts 1972).

La latencia inducida o secundaria se desarrolla a partir de semillas en latencia forzada (Figura 1). El estado de inhibición de la germinación conduce a la inducción de latencia secundaria. No obstante

que existen varios factores ambientales involucrados en la inducción de la latencia secundaria, se cree que la temperatura es el de mayor importancia (Karssen 1980/81a). En arvenses de verano, la inducción ocurre durante los meses mas calientes del año (Courtney 1968, Roberts & Lockett 1978b, Karssen 1980/81b, Roberts & Boddrell 1983a), mientras que en las arvenses de invierno, la inducción se presenta durante los meses mas fríos (Baskin & Baskin 1976, Roberts & Lockett 1978a, Roberts & Neilson 1982b). El rompimiento de la latencia inducida es muy similar al rompimiento de la latencia innata. En anuales de verano, se requiere de exposición a bajas temperaturas, mientras que en anuales de invierno, se requiere de exposición a altas temperaturas (Courtney 1968, Karssen 1980/81b, Roberts & Neilson 1982b).

La latencia de las semillas de arvenses anuales muestra un patrón cíclico de intercambio (Figura 1). En el caso de anuales de verano, las semillas se liberan en latencia innata o en latencia forzada durante el otoño. La latencia innata se rompe durante la estación invernal y las semillas germinan o se mantienen en latencia forzada durante la primavera. En el verano se induce latencia secundaria y cesa el período de emergencia de plántulas. La latencia inducida de las semillas que permanecen en el banco y la latencia innata de las nuevas semillas que ingresan durante el otoño se rompe durante la siguiente estación invernal. Tales ciclos de intercambio termoregulado se presentan de manera consistente en el banco de semillas de arvenses de verano (Courtney 1968, Roberts & Lockett 1978b, Karssen 1980/81b, Roberts & Boddrell 1983a). En el caso de arvenses de invierno, no obstante que la termoregulación es opuesta, se presentan ciclos análogos de intercambio de latencia (Roberts & Lockett 1978a, Roberts & Neilson 1982b). Tales evidencias son una clara muestra de que el banco de semillas de estos suelos se encuentra en un estado de continuos cambios fisiológicos (Fenner 1985).

La inducción de latencia secundaria y el mantenimiento de las semillas enterradas en latencia forzada permite que una fracción del banco pueda persistir durante los siguientes ciclos agrícolas y así generar sobreposición de generaciones en el banco de semillas (Templeton & Levin 1979, Brown & Venable 1986). A juzgar por las evidencias de H.A. Roberts, la gran mayoría de las arvenses anuales poseen bancos de semillas persistentes, y como consecuencia una estructura de edades en este componente pasivo de sus poblaciones (Roberts 1964, 1979, Roberts & Neilson 1980, 1981a, Roberts & Boddrell 1983b, c, 1984). Se supone que la estructura de edades del banco de semillas refleja el éxito y la tendencia que la arvense tiene en un sistema agrícola particular, ya que en arvenses que tienden a incrementar, el banco de semillas esta dominado por semillas de recién ingreso, mientras que en arvenses que tienden a decrecer, las semillas viejas tienden a estar mejor representadas en el banco (Wilson & Cussans 1975).

La longevidad de las semillas de arvenses en los suelos agrícolas depende en parte de las características de la latencia, ya que parte de las diferencias observadas en la longevidad de semillas de diferentes arvenses, es debida a las diferencias existentes en la proporción de semillas liberadas en latencia innata y su tasa de pérdida (Chepil 1946a, b, Bibbey 1948, Popay & Roberts 1970, Roberts & Feast 1972, 1973a). La capacidad potencial que tienen las semillas de arvenses anuales para permanecer latentes en el suelo ha sido revelada por los estudios tendientes a medir la longevidad que tienen las semillas al enterrarse en recipientes de diversa índole en suelos no perturbados

(Juliano 1940, Toole & Brown 1946, Lewis 1973, Egley & Chandler 1978, Burnside et al. 1981, Kivilaan & Eandurski 1981). Tales estudios han mostrado que potencialmente las semillas de arvenses anuales pueden permanecer latentes en suelos no perturbados por muchos años. Sin embargo, la incorporación de una mayor dosis de realismo por H.A. Roberts ha mostrado que bajo las condiciones de manejo de los suelos agrícolas, la vida media de las semillas de arvenses anuales fluctúa entre 1 y 6 años, dependiendo del régimen de manejo particular (Roberts & Dawkins 1967, Roberts & Feast 1972, 1973a, 1973b). Se cree que las semillas de arvenses juegan mas un papel de dispersión en el tiempo que de dispersión en el espacio (Holzner et al. 1982).

c) Pérdidas del banco de semillas.-

Las pérdidas de semillas del banco pueden ser debidas a la depredación, el parasitismo, la germinación y la muerte fisiológica de las semillas (Figura 1). En el caso de la depredación, el parasitismo y la muerte fisiológica de las semillas, actualmente se carece de evidencias sólidas acerca de la importancia demográfica que tienen este tipo de pérdidas. La germinación de semillas es uno de los aspectos que mas se han abordado en los estudios sobre la biología de poblaciones de arvenses. De manera recurrente, se ha propuesto que este tipo de pérdidas constituye la principal fuente de salida de semillas de los suelos agrícolas (Roberts 1972, Vincent & Roberts 1977). Sin embargo, los estudios serios sobre la demografía de semillas en suelos agrícolas son todavía escasos y el panorama que existe sobre la importancia relativa de la germinación no es totalmente claro.

La depredación de semillas de arvenses en suelos agrícolas, es un aspecto que ha sido muy poco explorado. Los principales invertebrados que se han detectado como depredadores de semillas en suelos agrícolas son hormigas, lombrices y algunas especies de coleópteros. En particular las hormigas parecen ser granívoros importantes en los sistemas agrícolas anuales de los trópicos (Carroll & Risch 1983). La hormiga Solenopsis geminata puede remover selectivamente cantidades substanciales de semillas de la porción superficial de los suelos agrícolas y dado que muestra preferencias por las semillas de gramíneas arvenses, puede modificar la composición florística del banco superficial (Carroll & Risch 1984).

Las lombrices y algunas especies de Carabidae son granívoros que pueden consumir semillas de malezas a lo largo del perfil de laboreo de los suelos agrícolas de regiones de clima templado (McRill & Sagar 1973, Hagley et al. 1982). Sin embargo, tanto en el caso de hormigas como en el de lombrices y coleópteros, se desconoce su impacto demográfico así como la importancia relativa que estos granívoros tienen como posibles reguladores de las poblaciones de arvenses.

Las semillas de arvenses tienen asociada una abundante micoflora que acarrear tanto en la testa como en su interior (Kiewnick 1963, Kirkpatrick & Bazzaz 1979, Taber 1982a, b). Algunas especies de hongos patógenos pueden reducir tanto la viabilidad de las semillas enterradas en el suelo así como las probabilidades de germinación y establecimiento de plántulas (Kiewnick 1964, Kirkpatrick & Bazzaz 1979). Sin embargo, actualmente se desconoce el verdadero impacto demográfico que el parasitismo tiene sobre las semillas de malezas en los suelos agrícolas.

La germinación de semillas de malezas puede ser clasificada en términos de sus posibles destinos. Una fracción de las semillas que

germinan puede morir antes de emerger como plántula y así constituir el componente fallido de la germinación (Fenner 1985). La otra fracción de semillas que germinan esta constituida por las semillas que logran emerger y establecerse como plántulas, la cual constituye el componente exitoso de la germinación ya que son estos los individuos que aportan nuevas semillas al banco (Roberts 1972, Figura 1).

Los principales factores ambientales que inducen la germinación de semillas de arvenses en los suelos agrícolas son la luz, las fluctuaciones de temperatura y los nitratos del suelo (E.H. Roberts 1981, Roberts & Totterdell 1981). La respuesta de las semillas a la luz esta regulada por el sistema del fitocromo. En semillas sin requerimientos primarios de luz, el enterramiento induce requerimientos secundarios de luz (Wesson & Wareing 1969b). Las respuestas a la luz en estas semillas cambian estacionalmente y forman parte de un ciclo de intercambio de latencia en el que las semillas pasan de un estado de sensibilidad a un estado de insensibilidad a la luz durante el año (Taylorson 1970, 1972, Karssen 1980/81a, b).

El efecto de las fluctuaciones de temperatura es uno de los factores mas difíciles de evaluar ya que hay cuando menos 9 atributos de las fluctuaciones de temperatura que pueden estimular la germinación de semillas de arvenses (Totterdell & Roberts 1980, E.H. Roberts 1981). No obstante lo anterior, se sabe que muchas especies arvenses responden a este factor (Warrington 1936, Thompson et al. 1977, Totterdell & Roberts 1980). La regulación de la germinación de semillas de malezas por las fluctuaciones de temperatura y por la calidad de la luz ha sido interpretada como un mecanismo sensor de las semillas que les permite percibir la profundidad a la que se encuentran las semillas y la calidad del ambiente en la superficie del suelo. Se supone que tal mecanismo maximiza la probabilidad de que la germinación sea exitosa y de que las plántulas emergidas alcancen la edad reproductiva (E.H. Roberts 1972, 1981, Roberts & Totterdell 1981).

Muchas semillas de especies arvenses responden a los nitratos (Steinbauer & Grigsby 1957, Vincent & Roberts 1977, 1979, Roberts & Benjamin 1979). Aunque actualmente se desconoce el significado ecológico de la regulación de la germinación por los nitratos, su importancia radica en la abundancia que este ion tiene en los suelos agrícolas. Los nitratos son continuamente agregados a los suelos agrícolas por medio de los fertilizantes nitrogenados, por lo que se supone que pueden ser un factor importante para el inicio de la germinación de semillas de malezas en los suelos agrícolas (Popay & Roberts 1970, E.H. Roberts 1972, 1981).

No obstante que la calidad de la luz, las fluctuaciones de temperatura y los nitratos tienen efectos individuales en la germinación, mas importante aún es el hecho de que estos 3 factores interactúan positivamente entre sí. Las interacciones de primer orden entre combinaciones de los tres factores son muy comunes y las interacciones de segundo orden no son del todo raras (Taylorson & McWhorter 1969, Roberts & Lockett 1975, Vincent & Roberts 1977, 1979, Roberts & Benjamin 1979). Aún mas, estos tres factores interactúan con la estratificación en frío en el caso de semillas en latencia innata (Vincent & Roberts 1977, 1979, Roberts & Benjamin 1979). Estos hechos ponen en evidencia las limitaciones que tienen los experimentos unifactoriales en términos del marco que proveen para la interpretación de la germinación en el campo y ponen de manifiesto que la germinación de semillas de arvenses anuales en los suelos agrícolas está regulada por la interacción de la luz, las fluctuaciones de temperatura y los

nitratos (Vincent & Roberts 1977, E.H. Roberts 1981).

El hecho de que una fracción de las semillas de algunas arvenses no tengan requerimientos absolutos de luz y que puedan germinar en la obscuridad explica el porqué algunas semillas pueden germinar a profundidades a las que no les es posible emerger ni establecerse como plántulas (Vincent & Roberts 1977). Este componente fallido de la germinación rara vez se ha cuantificado en los suelos agrícolas (Fenner 1985). La distribución de la profundidad a la que germinan las semillas del componente exitoso de la germinación ha sido descrito en poblaciones naturales de arvenses (Chancellor 1964, Naylor 1970a) y en poblaciones experimentales (Dawson & Bruns 1962, Wiese & Davis 1967). La distribución de la profundidad de la que emergen las plántulas depende del tamaño de las semillas, de la textura del suelo y de la época del año en la que emergen (Chancellor 1964, Wiese & Davis 1967). En general, dado que las semillas de la mayoría de las especies arvenses varían de 0.1 a 5 mg., se cree que el banco de semillas emergible de las poblaciones de arvenses de los suelos agrícolas se encuentra en los primeros 5 cm. del suelo (Roberts et al. 1978, Froud-Williams et al. 1984).

El principal destino que tienen las semillas superficiales que se encuentran en latencia forzada es el de germinar (Chepil 1946b, Roberts & Feast 1972, Froud-Williams et al. 1984). No obstante que las semillas enterradas a profundidades a las que no les es posible emerger pueden germinar (Zorner et al. 1984a, b, Fenner 1985), se supone que a estas profundidades el principal destino de las semillas es persistir en latencia o perderse por depredación, parasitismo o muerte fisiológica (Chepil 1946b, Roberts & Feast 1972, Zorner et al. 1984b).

Las evidencias existentes sobre la importancia relativa de la germinación exitosa como fuente de pérdida de semillas han sido aportadas principalmente por los estudios demográficos de H.A. Roberts. Las evidencias de Roberts han sido obtenidas tanto con semillas naturales de suelos agrícolas como con semillas introducidas al suelo, sometidas a diferentes regímenes de manejo durante periodos de 5 o 6 años. Existe una gran variación (10-100%) temporal e interespecífica en cuanto al porcentaje relativo que representa la germinación exitosa con respecto a las pérdidas de semillas observadas (Roberts 1964, Roberts & Dawkins 1967, Roberts & Feast 1972, 1973a, Roberts 1979, Roberts & Neilson 1980, 1981a, Roberts & Boddrell 1983b, c, 1984). Cuando las semillas se introducen en los primeros centímetros del suelo (5-7.5) y se someten a un régimen consistente de laboreo en ese estrato, la germinación exitosa generalmente representa más del 50% de las pérdidas de semillas del estrato superficial (Roberts 1964, 1979, Roberts & Neilson 1980, 1981a, Roberts & Boddrell 1983b, c, 1984). Sin embargo, cuando las semillas se introducen a mayores profundidades y el laboreo es más profundo, la germinación exitosa representa un porcentaje menor de las pérdidas (Roberts & Feast 1972, 1973a). En los pocos casos donde se ha evaluado en términos de las pérdidas del banco de semillas de todo el perfil de laboreo de los suelos agrícolas, la germinación exitosa representa un bajo porcentaje de las pérdidas de semillas de suelos cultivados (Roberts & Dawkins 1967). El panorama resultante no parece ser del todo claro y solo en la medida en que los estudios sobre la demografía de semillas de arvenses presten más atención a las pérdidas por germinación fallida, depredación y parasitismo se podrá esclarecer la verdadera importancia que tienen estas fuentes en la pérdida de semillas de los suelos agrícolas.

4.- Dinámica del banco de semillas.-

El estudio de la dinámica del banco de semillas de arvenses en los sistemas agrícolas anuales ha sido abordado desde dos perspectivas. Uno de los enfoques consiste en describir los cambios numéricos del banco natural de semillas en suelos agrícolas sometidos a un régimen consistente de manejo por varios años en un intento por mostrar una imagen realista de la dinámica del banco (ej. Brenchley & Warrington 1930, 1933, 1936, 1945, Budd et al. 1954, Warrington 1958, Roberts 1958, 1962, 1968, Roberts & Feast 1973b, Roberts & Neilson 1981b). El otro enfoque consiste en introducir un número conocido de semillas de arvenses en recipientes con suelo en donde se simula un régimen consistente de manejo en un intento por usar un enfoque experimental (ej. Chepil 1946a, b, Roberts 1964, Roberts & Feast 1972, 1973a, Froud-Williams et al. 1984)

Ambos enfoques han producido un cuerpo de evidencias sobre los principales factores que regulan la dinámica del banco de semillas. La dinámica del banco refleja claramente el éxito relativo que las prácticas de control tienen sobre las poblaciones de arvenses. Durante años en los que las prácticas de control son ineficientes, la producción de semillas por las arvenses que escapan al control puede conducir a incrementos substanciales del banco de semillas del suelo (Brenchley & Warrington 1933, 1936, 1945, Roberts 1968, Roberts & Neilson 1981b, Leguizamon & Roberts 1982). Cuando las prácticas de control de malezas impiden el ingreso de nuevas semillas al suelo, el banco de semillas de las poblaciones de arvenses decrece exponencialmente (Roberts 1962, Roberts & Dawkins 1967, Roberts 1970, Roberts & Feast 1972, 1973a, b).

La reducción exponencial del banco de semillas ocurre tanto para especies individuales como para el conjunto de semillas de toda la comunidad de malezas de un suelo agrícola (Roberts 1962, Roberts & Dawkins 1967, Roberts & Feast 1973a, b). Las reducciones anuales del conjunto de semillas de toda la comunidad de arvenses de suelos cultivados donde se impide el ingreso de nuevas semillas al banco, generalmente fluctúan entre 30 y 60% dependiendo de la frecuencia de perturbaciones anuales por implementos agrícolas (Roberts 1962, Roberts & Dawkins 1967, Roberts 1970, Roberts & Feast 1973b).

Se cree que algunos de los factores que explican gran parte de la variación interespecífica que se observa en las tasas de reducción del banco de semillas son la proporción de semillas liberadas en latencia innata y la tasa de pérdida de este tipo de latencia (Chepil 1946b, Bibbey 1948, Popay & Roberts 1970, Roberts & Feast 1972, 1973a). La variación intraespecífica en la tasa de reducción del banco de semillas es producida principalmente por la frecuencia y la profundidad de las perturbaciones hechas durante el laboreo del suelo (Roberts & Dawkins 1967, Roberts & Feast 1972, 1973a).

En suelos cultivados, el laboreo acarrea una gran cantidad de semillas a la superficie y en comparación con los suelos no cultivados induce una mayor proporción de pérdidas por germinación. Por otra parte, la probabilidad de sobrevivencia de las semillas aumenta con la profundidad de incorporación en el suelo. De ahí que la tasa de reducción del banco dependa de la frecuencia y la profundidad de las perturbaciones hechas durante el laboreo de los suelos agrícolas (Chepil 1946b, Roberts & Dawkins 1967, Roberts & Feast 1972, 1973a).

El hecho de que bajo un régimen consistente de manejo el decaimiento del banco sea exponencial indica claramente que la

mortalidad de las semillas es constante a través del tiempo y que durante esta etapa del ciclo de vida de las poblaciones de arvenses se posee una curva de sobrevivencia del tipo II.

B.- FRACCION ACTIVA.-

1.- Emergencia de plántulas.-

Existe una gran variación interespecífica en los patrones temporales de emergencia de plántulas en arvenses de verano y de invierno (Brenchley & Warington 1930, Chepil 1946a, Roberts 1964, Roberts & Neilson 1980, 1981a, Roberts & Boddrell 1983b, c, Marks 1983, Hakansson 1983). Tales patrones temporales de emergencia varían desde períodos en una sola estación del año hasta períodos de emergencia durante todo el año (Salisbury 1961, Roberts et al. 1978, Holzner et al. 1982, Froud-Williams et al. 1984).

A nivel intraespecífico, hay una gran constancia entre años en los períodos de emergencia de plántulas, con ligeras variaciones debidas principalmente a las fluctuaciones en el medio ambiente físico (Chepil 1946a, Roberts 1964, Roberts & Neilson 1980, Roberts & Boddrell 1984). Tales períodos de emergencia no se ven afectados por la edad de las semillas ni por las perturbaciones del suelo (Roberts 1964, Roberts & Feast 1973a). La importancia práctica del conocimiento de los períodos de emergencia de plántulas de arvenses radica en que nos permite predecir la composición florística de las comunidades de arvenses anuales que surgen durante los ciclos agrícolas de los diferentes cultivos (Roberts et al. 1978).

El período de emergencia de plántulas está regulado por la dinámica del intercambio de latencia del banco de semillas. Durante los ciclos anuales de intercambio, las semillas del banco muestran cambios cíclicos con respecto al rango de temperatura a la que responden. En anuales de verano, las semillas en latencia innata o en latencia inducida responden solo a un rango muy estrecho de temperatura. Durante el invierno, las semillas del suelo en estos tipos de latencia no experimentan temperaturas a las que puedan responder. En estas semillas, las bajas temperaturas de la estación invernal provocan un rompimiento de estos tipos de latencia. Al perderse la latencia innata o la inducida, el rango de temperaturas a las que responden se expande y durante la parte final del invierno y principios de la primavera, las semillas ya responden al incremento de temperatura que experimentan en el suelo, iniciando el período de emergencia (Courtney 1968, Roberts & Lockett 1978b, Karssen 1980/81b). Una vez iniciado el período de emergencia, los pulsos de germinación y emergencia parecen estar regulados por la precipitación y la perturbación (Roberts & Potter 1980). La finalización del período de emergencia parece estar determinado por la inducción de latencia secundaria durante las altas temperaturas de la estación estival, lo que provoca una contracción del rango de temperaturas a la que responden las semillas (Courtney 1968, Roberts & Lockett 1978b, Karssen 1980/81b). En arvenses de invierno, la regulación del período de emergencia de plántulas es análogo (Roberts & Lockett 1978a, Roberts & Neilson 1982b).

La Tabla 2 muestra algunas de las evidencias que se han obtenido en diversos sistemas agrícolas en lo que respecta al porcentaje que representa la emergencia de plántulas (germinación exitosa) durante un ciclo agrícola con respecto al banco de semillas presente en el perfil de laboreo al inicio del ciclo. La Tabla muestra claramente que la

Tabla 2.- Emergencia de plántulas de arvenses (%) durante un ciclo agrícola, con respecto al banco de semillas presente en el perfil de laboreo de diversos sistemas agrícolas.

| ESPECIE | % | REFERENCIA |
|------------------------------------|------------|--|
| <i>Alopecurus myosuroides</i> -- | 1.0-4.0% | Naylor 1972, Harper 1977. |
| <i>Amaranthus retroflexus</i> -- | 0.1-3.4% | Carretero 1977, Barralis & Chadoeuf 1980. |
| <i>Anagallis arvensis</i> ----- | 13.4-33.6% | Barralis & Chadoeuf 1980. |
| <i>Aphanes arvensis</i> ----- | 0.1-9.0% | Roberts & Ricketts 1979. |
| <i>Avena fatua</i> ----- | 9.0-38.8% | Wilson & Cussans 1975, Cussans 1976. |
| <i>Capsella bursa-pastoris</i> - | 0.7-8.4% | Roberts & Feast 1973b, Carretero 1977, Barralis & Chadoeuf 1980. |
| <i>Chenopodium album</i> ----- | 0.1-7.8% | Roberts & Feast 1973b, Carretero 1977, Roberts & Ricketts 1979. |
| <i>Emex australis</i> ----- | 0.4-18.5% | Weiss 1981. |
| <i>Kickxia spuria</i> ----- | 7.3-16.6% | Barralis & Chadoeuf 1980. |
| <i>Matricaria matricarioides</i> - | 4.0% | Chancellor 1965. |
| <i>Papaver rhoeas</i> ----- | 0.1-1.0% | Roberts & Ricketts 1979. |
| <i>Poa annua</i> ----- | 0.1-9.5% | Roberts & Feast 1973b, Carretero 1977, Roberts & Ricketts 1979. |
| <i>Polygonum aviculare</i> ----- | 0.1-16.0% | Roberts & Ricketts 1979, Barralis & Chadoeuf 1980. |
| <i>Portulaca oleracea</i> ----- | 2.3-10.1% | Carretero 1977. |
| <i>Sinapsis arvensis</i> ----- | 0.02-4.1% | Edwards 1980. |
| <i>Stellaria media</i> ----- | 0.1-10.2% | Carretero 1977, Roberts & Ricketts 1979, Barralis & Chadoeuf 1980. |
| <i>Veronica hederifolia</i> --- | 1.0-3.3% | Barralis & Chadoeuf 1980. |

emergencia de plántulas generalmente representa menos del 10% del banco de semillas del suelo y que la fracción activa de las poblaciones de arvenses anuales que se observan en los suelos agrícolas constituyen en realidad la "punta de un iceberg" (sensu Roberts 1970).

La variación intraespecífica que se observa (ver Tabla 2) en el porcentaje de emergencia tiene varias fuentes. La frecuencia de micrositios favorables (sensu Harper et al. 1965) puede ser una fuente de variación, ya que a partir de una misma cantidad de semillas en el banco, la emergencia de plántulas puede variar considerablemente dependiendo de las características físicas en las que se deja la superficie del suelo después de la preparación del terreno para la siembra (ver Roberts & Hewson 1971). La cantidad de nitrógeno aplicado como fertilizante puede también afectar considerablemente la emergencia de plántulas, ya que de manera consistente una mayor cantidad de nitrógeno incrementa la emergencia (Watkins 1966). Dado que en las poblaciones de semillas del suelo, la fracción de semillas más grandes tienden a emerger en mayor proporción que las semillas pequeñas (Abul-Fatih & Bazzaz 1979, Stanton 1984a), se supone que la distribución del tamaño de las semillas en el banco emergible también puede afectar al porcentaje de plántulas que emergen. Estas fuentes que modifican la emergencia de plántulas bien pueden verse como filtros ambientales (sensu Harper 1977) que, dentro del rango de valores de emergencia, regulan el reclutamiento de las poblaciones de arvenses. No obstante que la transición de semilla a plántula se reduce considerablemente durante esta etapa, actualmente se desconocen las causas que subyacen a este fenómeno.

Además de que la emergencia de plántulas generalmente representa menos del 10% de las semillas del banco, otro hecho importante es que bajo un régimen consistente de manejo, los valores de emergencia (en %) se mantienen constantes a través del tiempo (Roberts & Dawkins 1967, Roberts & Feast 1973b). En poblaciones de semillas sometidas a un régimen consistente de manejo, en el que se impide el ingreso de nuevas semillas al banco, el número de plántulas que emergen a través del tiempo generalmente decrece a una tasa exponencial (Roberts 1964, Roberts & Neilson 1980, Roberts & Boddrell 1983c). La tasa de reducción depende de la frecuencia de perturbaciones anuales en el suelo y siempre es menor que la tasa de reducción del banco de semillas (Roberts & Dawkins 1967, Roberts & Feast 1973a, b).

2.- Destino post-emergencia.-

Una vez que una semilla germina, el destino que puede tener esta es el morir o sobrevivir hasta la edad reproductiva. No obstante que un individuo puede crecer y sobrevivir por un tiempo, si este no alcanza la edad reproductiva, su destino es equivalente a morir. Una vez que se alcanza la edad reproductiva, los individuos pueden ocupar desde posiciones supresas hasta posiciones dominantes en las jerarquías reproductivas y de tamaño comúnmente encontradas en las poblaciones de plantas anuales (Harper 1977). La desigualdad de estas jerarquías (sensu Weiner & Solbrig 1984), puede ser ocasionada por diversas fuentes. Estas fuentes de la desigualdad reproductiva se han estudiado principalmente en poblaciones experimentales y actualmente existen muy pocos estudios de campo que documenten las fuentes de la desigualdad reproductiva en poblaciones arvenses.

El desarrollo de la desigualdad (ver Weiner 1985) puede ser generada por las diferencias en las tasas de crecimiento individual

inherentes a la variabilidad natural de las poblaciones (ej. Burdon & Harper 1980, Turner & Rabinowitz 1983), o por las diferencias en el crecimiento individual que generan directa o indirectamente el tamaño de las semillas (Stanton 1984a, 1985), el tiempo disponible para el crecimiento (=orden de emergencia, Ross & Harper 1972, Abul-Fatih & Bazzaz 1979, Watkinson et al. 1983), las restricciones impuestas por los vecinos (Mack & Harper 1977, Liddle et al. 1982, Mithen et al. 1984), la heterogeneidad ambiental en la escala de plántula (Hartgerink & Bazzaz 1984) y la herbivoría (Dirzo & Harper 1980). Cada uno de estos factores ha sido estudiado experimentalmente y se ha demostrado que tienen influencia en el desarrollo de las jerarquías. Tales estudios experimentales bien pueden ser vistos como intentos por proveer de un marco de referencia para la interpretación del desarrollo de las jerarquías en las poblaciones naturales.

La importancia de las jerarquías de tamaño radica en que estas representan una jerarquía reproductiva en la que pocos individuos contribuyen con una gran proporción de las semillas producidas. Algunos de los factores involucrados en el desarrollo de las jerarquías pueden tener un componente genético (Levin 1978, Bazzaz et al. 1982) y otros indudablemente que no lo tienen (Heywood & Levin 1984, Hartgerink & Bazzaz 1984). Si los principales factores involucrados en el éxito que una plántula tiene en ocupar una posición dominante en la jerarquía reproductiva son de naturaleza estocástica, estos pueden anular al componente genético de la adecuación y regir a la población aleatoriamente (Hartgerink & Bazzaz 1984). Se supone que este mecanismo puede mantener polimorfismos genéticos (Hartgerink & Bazzaz op. cit.). Si por otra parte, la variación en los factores involucrados en el éxito reproductivo de un individuo tiene un componente de varianza genética, el hecho de que los individuos dominantes produzcan una gran proporción de las semillas de la población puede cambiar las frecuencias alélicas y constituir un caso de selección direccional (Weiner 1985) o en caso de superioridad del heterocigoto (Clegg et al. 1978, Burdon et al. 1984) un caso de selección que mantiene el polimorfismo genético.

a) Tamaño de la semilla (capital inicial).-

No obstante que se ha postulado que el tamaño de las semillas es una de las características más constantes (Harper et al. 1970), en algunas especies arvenses existe una considerable variación intraespecífica en el tamaño de sus semillas (ej. Stanton 1984a, b). Esta variación en la inversión materna puede tener un componente de varianza genética y una considerable fuente de variación por restricciones en el desarrollo (Stanton 1984b).

En estudios experimentales y de campo se ha demostrado que la variación en el peso de las semillas tiene efectos en los componentes de la adecuación de plantas "anuales" (sensu Heywood & Levin 1984). En semillas más grandes, la proporción de plántulas que emergen, la probabilidad de llegar a la edad reproductiva y la fecundidad tienden a ser mayores que en semillas pequeñas. Tal efecto es particularmente importante en "ambientes competitivos" (Stanton 1984a, 1985). Se presume que el mecanismo involucrado en el éxito de los individuos que provienen de semillas grandes es por medio de la ganancia temprana en altura que permiten una mayor cantidad de reservas en las semillas y una captura desproporcionada de recursos a expensas de los individuos que provienen de semillas pequeñas, estableciéndose así una jerarquía

de tamaños mediada por interacciones competitivas (Stanton 1985).

En Raphanus raphanistrum, se cree que el tamaño de las semillas tiene mayor influencia en los componentes de la adecuación y en el desarrollo de la jerarquía reproductiva que el orden de emergencia (Stanton 1985). Sin embargo, actualmente se desconoce si en otras especies arvenses el tamaño de las semillas tiene mas importancia que el orden de emergencia en el desarrollo de las jerarquías de tamaño.

No obstante que de manera consistente la adecuación relativa de los individuos provenientes de semillas grandes es mayor en ambientes competitivos, y que la variación tiene un componente de varianza genética, no existe evidencia de que el tamaño de las semillas de arvenses se esté incrementando. Se cree que la variación es mantenida por otros factores tales como los riesgos de mortalidad que las semillas grandes tienen en los suelos agrícolas y el conflicto existente entre tamaño y número de semillas (Stanton 1985).

b) Orden de emergencia.

Cuando la germinación de semillas se presenta asincrónicamente, las plántulas emergen a diferentes tiempos. Esta secuencia de eventos en el que las plántulas emergen progresivamente se conoce como orden de emergencia. En estudios experimentales se ha mostrado que el orden de emergencia afecta de manera consistente a dos de los componentes de la adecuación de plantas "anuales" que son afectados por interacciones competitivas. Así, los individuos que emergen temprano tienen una mayor probabilidad de llegar a la edad reproductiva y una mayor fecundidad que los individuos que emergen mas tarde (Ross & Harper 1972, Abul-Fatih & Bazzaz 1979, Silvertown 1985). Se supone que estas diferencias en la adecuación, se generan por interacciones competitivas unidireccionales que se establecen entre cohortes: las cohortes tempranas acaparan los recursos y logran una mayor ganancia en altura, ocupando así las posiciones dominantes en las jerarquías de utilización de recursos (Abul-Fatih & Bazzaz 1979, Weiner 1985).

La evidencia de campo proveniente de estudios sobre la demografía de arvenses "anuales", parece indicar que el orden de emergencia es un factor que genera desigualdad reproductiva en estas poblaciones. La evidencia proveniente de estudios de malezas en sistemas agrícolas en descanso muestra claramente que los componentes de sobrevivencia y de fecundidad de la adecuación disminuyen con la emergencia tardía tanto en el caso de malezas de verano (Frick 1982, 1984, Stanton 1985) como en algunas de invierno (Weiss 1981). No obstante que en anuales de invierno la fecundidad tiende a decrecer con la emergencia tardía, en algunos sistemas donde el invierno es muy riguroso, la sobrevivencia puede ser mayor en las cohortes de primavera. Sin embargo, aún en estos casos las diferencias en fecundidad entre cohortes son de tal magnitud que la adecuación relativa tiende a decrecer con la emergencia tardía (Arthur et al. 1973). En los casos en donde la arvense se comporta como anual de verano y de invierno, la adecuación relativa alcanza su máximo en un punto intermedio del orden de emergencia (Klebesadel 1969, Marks & Prince 1981).

Aparentemente, la evidencia proveniente de estudios de sistemas agrícolas en descanso nos llevaría a pensar que el orden de emergencia es un factor que genera una fracción considerable de la desigualdad de las poblaciones de arvenses. Sin embargo, dado que carecemos de estudios que documenten el impacto demográfico de las diferentes prácticas agrícolas que normalmente se llevan a cabo en todo sistema

agrícola en cultivo, actualmente desconocemos la verdadera importancia que tiene el orden de emergencia en las poblaciones de arvenses. El uso de herbicidas o las escardas mecánicas o manuales pueden ser prácticas agrícolas que modifiquen la sobrevivencia de cohortes de tal forma que el patrón de la adecuación relativa en cohortes sucesivas pueda ser modificado (Chancellor & Peters 1972, Putwain et al. 1982).

Si la variación intraespecífica en la emergencia de plántulas tiene un componente de varianza genética aditiva, y si el orden de emergencia y las prácticas agrícolas son los reguladores de la adecuación de las cohortes de arvenses, la época de emergencia de plántulas de arvenses pudiera estar siendo modulada en la actualidad por estos dos factores.

c) Efectos de los vecinos.-

Dado que las especies arvenses son los organismos preferidos para el estudio experimental de la competencia intraespecífica, actualmente tenemos un buen cuerpo de evidencias acerca del efecto de la densidad en estas poblaciones. En general, la densidad incrementa la mortalidad pre-reproductiva y provoca reducciones plásticas en la fecundidad de las poblaciones de arvenses (Harper & Gajic 1961, Palmblad 1968, Pemadasa 1976, Watkinson 1981, Rai & Tripathi 1983). Se supone que este mecanismo densodependiente puede ser un regulador importante de las poblaciones de malezas (Harper & Gajic 1961, Palmblad 1968, Rai & Tripathi 1983).

La respuesta de las plantas a la densidad ha sido resumida en las dos leyes generales de respuesta a la densidad: la ley del rendimiento final constante y la ley de los $-3/2$ (Harper 1977, Begon & Mortimer 1981). Sin embargo, estas leyes obscurecen dos aspectos importantes: los individuos en realidad responden al espacio disponible en el vecindario ecológico (Mack & Harper 1977, Mithen et al. 1984) y la respuesta promedio no incorpora a la desigualdad que genera la interferencia entre los individuos (Weiner 1985).

La interferencia entre los individuos incrementa la desigualdad de las jerarquías de tamaño (Weiner 1985). Una parte de esta variación que se observa en las jerarquías de tamaño puede ser explicada por los efectos del vecindario ecológico, en el que intervienen la distancia, el tamaño y el arreglo espacial de los vecinos (Mack & Harper 1977, Mithen et al. 1984). La mortalidad durante el autoaclareo puede ser una función directa del área disponible por individuo antes del autoaclareo (Mithen et al. 1984). Sin embargo, en algunos estudios de campo, el porcentaje de la variación total que es explicado por los efectos del vecindario llega a ser de solo 20% (Liddle et al. 1982). Por lo tanto se cree que el orden de emergencia es más importante que el efecto de los vecinos en el establecimiento de las jerarquías de tamaño (Watkinson et al. 1983).

El único estudio que ha involucrado a una arvense en un sistema agrícola en descanso, ha mostrado que la mortalidad no tiene ninguna relación con las distancias a los vecinos (Weiss 1981). Dada la falta de evidencias, actualmente se desconoce el papel que juega el vecindario ecológico en el establecimiento de las jerarquías reproductivas de las poblaciones de arvenses.

d) Heterogeneidad ambiental y herbivoría.-

El estudio experimental de factores como el tamaño de las semillas, el orden de emergencia y el vecindario ecológico ha mostrado que porcentaje de la variación que se observa en las jerarquías de tamaño puede ser explicado por estos factores. Este "programa reduccionista" (sensu Mithen et al. 1984) ha estudiado a estos factores deterministas (solos y en combinación) en un intento por explicar la variación total que se observa en las jerarquías de tamaño. Sin embargo, un aspecto que no ha sido explorado en estos es el componente estocástico que puede generar la heterogeneidad ambiental.

Si el orden de emergencia tiene un componente de varianza genética, y a su vez afecta consistentemente a los componentes de la adecuación, la selección natural puede optimizar la época de emergencia de plántulas. En cambio, si el orden de emergencia está determinado por la profundidad a la que se encuentran enterradas las semillas (Abul-Fatih & Bazzaz 1979), la variación en la profundidad de las semillas puede interactuar con el componente genético del orden de emergencia y afectar el desarrollo de las jerarquías de tamaño. Por otra parte, la disposición espacial de los individuos en el vecindario ecológico puede estar determinado por eventos totalmente aleatorios que pueden generar una parte de la variación que produce la interferencia entre los individuos. La misma heterogeneidad en la calidad del substrato puede influir en el crecimiento de los individuos y generar mayor variación en las jerarquías de tamaño (Hartgerink & Bazzaz 1984).

Se ha postulado que los eventos estocásticos en pequeña escala (escala de plántula) pueden determinar la posición de un individuo en las jerarquías de tamaño (Hartgerink & Bazzaz 1984). Una consecuencia de esta hipótesis es que el componente genético de la adecuación puede ser contrarrestado por eventos estocásticos y que las jerarquías reproductivas no son una consecuencia de la selección natural. Si la heterogeneidad ambiental es impredecible en el tiempo y en el espacio, los eventos estocásticos pueden impedir que la selección actúe de manera predecible y así mantener polimorfismos genéticos (Hartgerink & Bazzaz 1984).

El estudio experimental de la herbivoría ha mostrado que esta puede afectar a parámetros tales como el coeficiente de variación o el sesgo de la distribución del tamaño de los individuos (Windle & Franz 1979, Dirzo & Harper 1980) y por tanto a la desigualdad de las jerarquías. Sin embargo, dado que existen muy pocos estudios que documenten la herbivoría en las poblaciones arvenses de los agroecosistemas, actualmente se desconoce su importancia en el establecimiento de la desigualdad reproductiva de estas poblaciones.

3.- Regulación y dinámica de poblaciones.

La capacidad innata para crecer numericamente y el grado en el que se alcanza esta capacidad potencial de crecimiento son dos aspectos de fundamental interés en los estudios sobre la dinámica de poblaciones de arvenses (Naylor 1972). En este contexto, es de sumo interés conocer cuales son los factores que regulan la dinámica de las poblaciones de arvenses. En particular, es importante conocer si el tamaño de las poblaciones está determinado principalmente por efecto de las prácticas agrícolas o si existe algún mecanismo de regulación densodependiente que regule la dinámica de estas poblaciones. Estos factores pueden ser agrupados en aquellos que inciden sobre la dinámica de la fracción pasiva y en los que intervienen en la dinámica de la fracción activa (Naylor 1972).

La fracción pasiva de las poblaciones de arvenses "anuales" muestra un patrón de mortalidad constante a través del tiempo en suelos no perturbados (Roberts 1970). En los suelos agrícolas, la tasa de agotamiento del banco de semillas se incrementa con la frecuencia de perturbaciones agrícolas (Roberts & Dawkins 1967, Roberts & Feast 1972, 1973a). Además de las perturbaciones agrícolas, otras prácticas como la quema del material vegetal que dejan los cereales después de la cosecha pueden incrementar aún más la pérdida de semillas del suelo (Wilson & Cussans 1975, Moss 1980, Froud-Williams 1983). No obstante que actualmente se desconoce el destino de las semillas, se cree que las prácticas agrícolas son los factores de mayor influencia en la dinámica del banco de semillas de arvenses en los sistemas agrícolas anuales.

La transición de semilla a plántula es relativamente baja en los suelos agrícolas (ver Tabla 2). Aunque se desconoce la causa que subyace a la reducción durante esta interfase, los principales agentes responsables de la variación observada en el reclutamiento que se han identificado son la microtopografía y la cantidad de nitrógeno en el suelo (Watkins 1966, Roberts & Hewson 1971). Ambos factores están íntimamente ligados a las prácticas agrícolas que se llevan a cabo durante la preparación de los suelos para la siembra.

La fase activa es una etapa del ciclo de vida que potencialmente puede disparar enormemente el crecimiento de una población arvense (Naylor 1972, Cussans 1976). En cuanto al componente de sobrevivencia, las cohortes tempranas que escapan a las prácticas de erradicación, muestran una curva de sobrevivencia de tipo I (Weiss 1981, Putwain et al. 1982, Frick 1982, 1984, Stanton 1984, Tripathi 1985). En cohortes tardías, las curvas de sobrevivencia tienden a ser de tipo II por efecto de la interferencia de las primeras cohortes (Weiss 1981, Frick 1984, Tripathi 1985). En cohortes sometidas a la acción de herbicidas, las curvas de sobrevivencia pueden llegar a ser de tipo III y en el caso de cohortes sometidas a las prácticas de deshierbe, pueden llegar a ser eliminadas totalmente (Naylor 1972, Putwain et al. 1982). Estos patrones de sobrevivencia pueden llegar a ser modificados por la competencia interespecífica con otras arvenses (Tripathi 1985).

El comportamiento de la fecundidad en las cohortes de arvenses es similar al de la sobrevivencia. La fecundidad tiende a decrecer con la emergencia tardía, pero puede verse modificada por algunas prácticas agrícolas como las escardas o el uso de herbicidas (Naylor 1972, Weiss 1981, Putwain et al. 1982, Frick 1984). En este contexto resulta importante conocer el efecto del cultivo sobre la fecundidad de las poblaciones de arvenses. No obstante que la gran mayoría de los estudios de competencia entre cultivos y arvenses han sido analizados en términos del efecto que la arvense tiene, sobre el cultivo (Zimdahl 1980), las evidencias disponibles parecen indicar que el cultivo ejerce una importante influencia sobre la fecundidad de las especies arvenses. La presencia del componente cultivado de los agroecosistemas reduce considerablemente la fecundidad de las poblaciones arvenses (Naylor 1972, Edwards 1980, Leguizamon & Roberts 1982). Aunque existen diferencias notables en el efecto que ejercen las diferentes especies domesticadas (Mortimer & Manlove 1983), el hecho importante es que la presencia del cultivo ejerce un efecto importante sobre las poblaciones arvenses.

Idealmente el estudio de la regulación de arvenses debe involucrar el análisis de las tasas de crecimiento bajo diferentes ambientes agrícolas. En primer término se debe de conocer la tasa de crecimiento potencial de la arvense en ausencia del cultivo y sus

prácticas agrícolas, para compararse con las tasas de crecimiento alcanzadas en ambientes agrícolas sometidos a diferentes regímenes de manejo.

En ausencia del cultivo y sus prácticas agrícolas, las arvenses "anuales" muestran tasas de incremento muy altas (Mortimer et al. 1978, Leguizamon & Roberts 1982, Mortimer 1983, Mortimer & Manlove 1983). En presencia del cultivo pero sin prácticas agrícolas de control, las arvenses reducen considerablemente sus tasas de incremento (λ), aunque estas todavía alcanzan a crecer numericamente ($\lambda > 1$) (Selman 1970, Mortimer & Manlove 1983). En presencia del cultivo y sus prácticas de control, las arvenses exhiben un espectro de tasas de incremento que van desde lambdas menores que 1 hasta lambdas relativamente altas aunque ciertamente menores que las logradas sin prácticas de control (Selman 1970, Cussans 1976, Mortimer & Manlove 1983). No obstante que las prácticas de control no necesariamente mantienen a las arvenses con lambdas menores que 1, lo importante es que las escasas evidencias disponibles parecen indicar que los factores de índole agronómica son los mas importantes en determinar el tamaño y la dinámica de las arvenses de sistemas agrícolas anuales (Mortimer 1983).

Desgraciadamente no existen estudios demográficos que registren la colonización y el establecimiento de arvenses "anuales" en sistemas agrícolas sometidos a un régimen consistente de manejo por muchos años. La colonización de hábitats ruderales por malezas muestra un rápido crecimiento inicial en el que en poco tiempo se alcanza un equilibrio mantenido por mecanismos densodependientes (Law 1981). En arvenses perennes de praderas, existe evidencia de que las poblaciones están reguladas por mecanismos densodependientes (Sarukhán 1974, Reader 1985). Las evidencias provenientes de estudios a largo plazo con arvenses "anuales" de sistemas agrícolas sometidos a un régimen de manejo aproximadamente consistente, parecen indicar que en estos casos no se alcanzan equilibrios estables mantenidos por mecanismos densodependientes (Brenchley & Warrington 1933, 1936, 1945, Roberts 1968, Roberts & Neilson 1981b, Chancellor 1985). En estas especies, la situación mas bien parece ser la de fluctuar constantemente por efecto de las ligeras variaciones en el régimen de manejo y la constante perturbación que son típicas de los sistemas agrícolas anuales (Brenchley & Warrington 1933, 1936, 1945, Chancellor 1985).

Ha sido una queja común de quienes han revisado el tema de la demografía de arvenses el hecho de que actualmente desconozcamos los principales mecanismos de regulación de las poblaciones arvenses (Sagar 1970, Sagar & Mortimer 1976, Mortimer 1983). Aún faltan por conocer fenómenos importantes como la migración entre campos agrícolas (Auld et al. 1978/1979, Auld & Cooté 1980, Mack 1985) y el comportamiento demográfico en el largo plazo. El panorama sobre la regulación no es del todo claro. No es precisamente fácil distinguir entre mecanismos densodependientes y densoindependientes (Harper 1977). Si acaso las prácticas de control de arvenses se ejecutan tras la percepción de un umbral de densidad por quienes manejan los agroecosistemas, este tipo de regulación bien puede considerarse como densodependiente (Mortimer 1983). En síntesis, el panorama resultante no es del todo claro en virtud de la escasez de estudios demográficos en el interior de los agroecosistemas.

SISTEMA DE ESTUDIO.-

El sistema agrícola estudiado en el presente trabajo se encuentra ubicado en el Valle de México (Fig. 2). El Valle es una cuenca endorréica situada en la porción central del país, en el extremo austral de la Altiplanicie Mexicana donde se encuentra la capital de la República. Geográficamente forma parte del Eje Volcánico Transversal y cuenta con una superficie aproximada de 7500 km.2. Las coordenadas geográficas correspondientes a sus puntos extremos van de los 19°02' a los 20°12' de latitud N y de los 98°28' a los 99°32' de longitud W, con altitudes que oscilan entre los 2250 y 5450 msnm. (Rzedowski 1979a).

Las principales características de los suelos, el clima y los tipos de vegetación del Valle de México han sido descritas por diversos autores (García 1966, Cervantes & Aguilera 1975, Rzedowski 1979b,d, Villegas 1969, 1979). Desde el punto de vista agrícola, el Valle de México cuenta con una rica historia. La agricultura en el Valle data de antes de la era cristiana y en particular la agricultura de regadío parece haber jugado un papel muy importante en el desarrollo de la civilización mesoamericana (Palerm 1972, Palerm & Wolf 1972). Actualmente, cerca de la mitad del área del Valle se destina a la agricultura (Villegas 1979). La agricultura que se practica actualmente es principalmente de temporal, aunque también se practica en menor grado la agricultura de regadío (Villegas 1979). Los principales cultivos agrícolas de la región son: maíz, frijol, calabaza, haba, chilacayote, cebada, avena, alfalfa, maguey, nopales, hortalizas, algunos árboles frutales y especies de ornato (Villegas 1969, 1979).

Dado que la precipitación en el Valle se concentra principalmente entre los meses de Mayo y Octubre, los cultivos de temporal son cultivos de verano. En términos del área destinada a la agricultura en el Valle, el maíz de temporal constituye el principal cultivo de la región (Villegas 1979). El maíz de temporal que se cultiva es principalmente maíz para grano. Es común encontrar en las mismas milpas a especies como frijol, haba o calabaza asociadas con el maíz. En términos generales, los terrenos destinados al maíz de temporal se barbechan de Enero a Marzo y de Marzo a Junio se surcan para sembrarse tan pronto como inicien las lluvias. La fertilización se efectúa durante la siembra o durante las primeras escardas. La densidad de las milpas de maíz generalmente oscila entre 30000 y 60000 plantas por hectárea, y normalmente se realizan de 1 a 3 escardas durante el ciclo agrícola. La cosecha se lleva a cabo durante Octubre y Noviembre de tal forma que el ciclo agrícola del maíz de temporal dura de 5 a 8 meses aproximadamente (Villegas 1979).

La flora arvense del Valle de México está constituida por más de 250 especies (Villegas 1969, 1979). Las familias mejor representadas en la flora son las Gramineae y Compositae, las cuales representan juntas el 37.3% de las especies arvenses del Valle (Villegas 1969). El grupo dominante en la flora es el de las anuales de verano, las cuales constituyen cerca del 50%. Las especies perennes representan cerca del 36% y dado que el invierno constituye la época seca del año, las anuales de invierno están pobremente representadas (Villegas 1969).

Las comunidades de malezas en el Valle se ven afectadas tanto por factores de tipo físico (temperatura, suelo, etc.) como por factores agronómicos (tipo de cultivo, longevidad del cultivo, etc.). Villegas (1969) ha reconocido para las especies del Valle a 8 grupos ecológicos, con base en la relación de las especies con diversos factores del medio

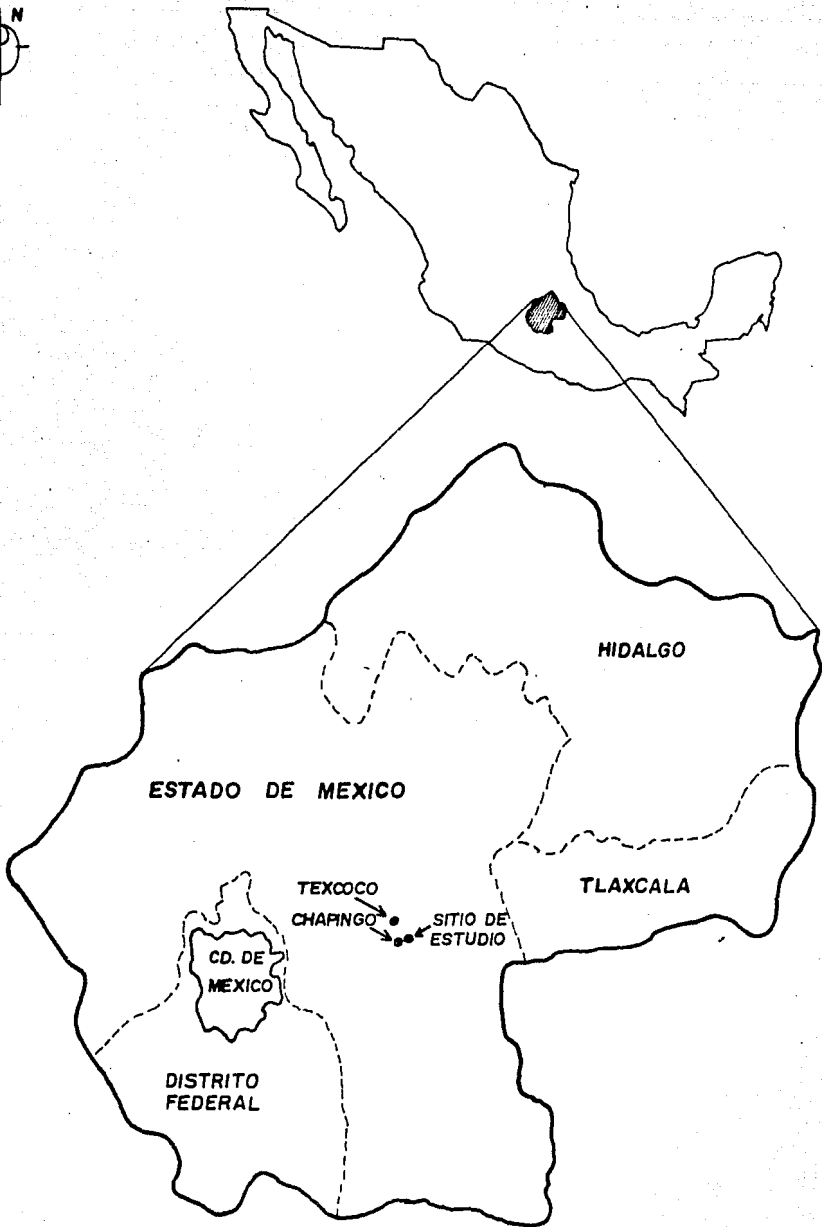


Figura 2.- Localización del sitio de estudio.

ambiente agrícola. El grupo "ubicuista" está formado por las especies que viven en toda la zona agrícola de la parte meridional del Valle bajo condiciones ambientales diversas. El grupo "de planicies y laderas inferiores" está constituido por especies que se distribuyen preferentemente desde el fondo de la cuenca hasta los 2600 msnm. El grupo "de suelo húmedo" está representado por especies que habitan los cultivos de riego o los suelos agrícolas que se mantienen permanentemente húmedos (ej. chinampas). El grupo "nitratófilo" está formado por un grupo reducido de especies que viven en suelos agrícolas con abundancia de materia orgánica y nitrógeno nítrico y el grupo "halófilo" por especies que habitan suelos salinos. El grupo "montano" está constituido por especies que se distribuyen preferentemente en la región montañosa por arriba de la cota de los 2500 msnm. El grupo "de invierno" está representado por 4 especies anuales que obviamente viven en cultivos invernales y finalmente el grupo "de especies esporádicas y de ecología indefinida" lo forman un numeroso grupo de especies de muy baja abundancia local que no parecen tener una clara relación con factores del medio ambiente (Villegas 1969).

a) Características del sistema de estudio.-

Dado que el maíz de temporal es el principal cultivo del Valle, se seleccionó una milpa de maíz de temporal como sistema de estudio. El sitio de estudio está ubicado en las inmediaciones (a 2 km.) de la Universidad Autónoma de Chapingo, la cual se encuentra dentro del municipio de Texcoco en el Estado de México (Fig. 2). Las coordenadas geográficas del sitio corresponden a los 19°30' de latitud N y los 98°53' de longitud W, sobre una altitud de 2250 msnm. Localmente la precipitación media anual es de aproximadamente 640 mm. y la temperatura media anual de 15°C. La fórmula climática del sitio es C(Wo)(W)b(i')g, la cual corresponde a un templado subhúmedo con lluvias en verano en la clasificación climática de Köeppen modificada por García (1973). El suelo del sitio de estudio corresponde al orden Molisol, suborden Ustoll, de la clasificación de suelos del Departamento de Agricultura de Estados Unidos, el cual ha sido detalladamente descrito por Cachón-Ayora et al. (1976).

Localmente, los cultivos más importantes son maíz y alfalfa. El maíz generalmente se cultiva de temporal y para la alfalfa se hace uso del agua de riego que aporta a un pozo de propiedad comunal. La rotación maíz-alfalfa es común en la zona y de hecho durante el año de 1983, año en que este estudio se llevó a cabo, la milpa analizada llevaba 7 años de monocultivo de maíz, después de haberse destinado por 4 años al cultivo de alfalfa. Dado que la parcela de maíz dependió exclusivamente del agua de lluvia, el sistema estudiado corresponde al anual de secano de la clasificación de Camou et al. (1982).

Durante el año de estudio, la Estación Meteorológica de la Universidad Autónoma de Chapingo registró una precipitación anual de 507 mm. y una temperatura media anual de 17.9°C (Fig. 3a). Dado que la precipitación se concentró entre los meses de Mayo y Octubre, las prácticas agrícolas del sistema estudiado se adecuaron a este régimen de precipitación.

La milpa se barbechó el 5 de Abril y se rastreó el 30 del mismo mes. Los surcos se levantaron el 21 de Mayo y el maíz se sembró (en húmedo) manualmente el 30 de Mayo en los fondos de los surcos. La distancia entre hileras de maíz fue de 80 cm. y la población de plantas del maíz criollo utilizado tuvo una densidad que equivale a 56900

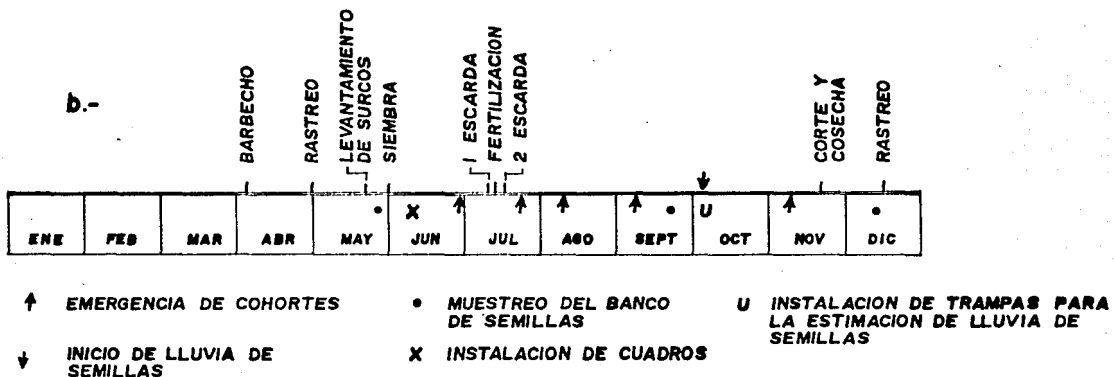
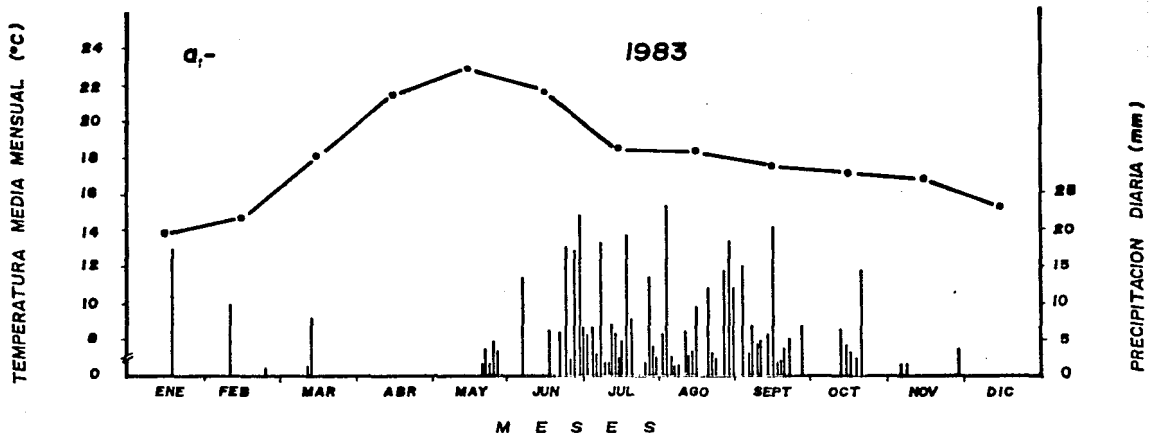


Figura 3.- a) Precipitación diaria y temperatura media mensual registradas durante el año de 1983 en la Estación Meteorológica de la Universidad Autónoma de Chapingo. b) Principales eventos agrícolas en el cultivo de maíz estudiado.

individuos por hectárea. La curva de crecimiento en altura y número de hojas para la población de maíz se muestra en la Figura 4. Al comparar la gráfica que muestra la precipitación diaria durante el año (Fig. 3) con la que muestra el crecimiento del maíz (Fig. 4), se puede ver claramente que el conjunto de prácticas del sistema tienden a que el crecimiento del cultivo "explote" el período del año donde se concentra la precipitación. Durante las primeras fases del crecimiento del maíz, se llevaron a cabo 2 escardas. Se realizaron con yunta de tracción animal a los 40 y 47 días después de la siembra y tuvieron como objeto eliminar a la primera cohorte de arvenses así como aportar suelo a la base de las plantas de maíz. Los deshierbes modificaron la ubicación topográfica de las hileras de maíz: las plantas emergieron de los fondos de los surcos y tras las escardas, la configuración cambió de tal forma que las hileras de maíz estuvieron situadas en las crestas de los surcos. La fertilización se llevó a cabo manualmente entre los 2 deshierbes y consistió en la introducción de urea alrededor de las plantas de maíz en una dosis que equivale a 200 kg. de urea por hectárea. Finalmente, luego que el maíz se secó, se cortaron las plantas y se cosecharon las mazorcas el 20 de Noviembre. El ciclo agrícola concluyó con un rastreo que se llevó a cabo el 15 de Diciembre (Fig. 3).

Tomando en cuenta a la biomasa en pie, las especies arvenses dominantes en este sistema agrícola son: Acalypha indica var. mexicana, Lopezia racemosa, Galinsoga parviflora, Amaranthus hybridus y Salvia tilaefolia (Díaz 1983). En menor abundancia se encuentran: Chenopodium album y Ch. murale, Sonchus oleraceus, Tinantia erecta, Simsia amplexicaulis, Eleusine multiflora, Malva parviflora, Argemone ochroleuca, Oxalis corniculata e Ipomoea purpurea (Díaz 1983). La composición florística en las orillas de la milpa es distinta a la del interior; las especies dominantes en los márgenes son: Simsia amplexicaulis, Eidens odorata, Raphanus raphanistrum y Solanum rostratum (Observación personal).

Las especies estudiadas en el presente trabajo fueron: Acalypha indica var. mexicana, Lopezia racemosa, Galinsoga parviflora y Salvia tilaefolia. La selección se hizo sobre la base de que representan las especies con mayor biomasa en pie en la comunidad de arvenses estudiada (Díaz 1983). Acalypha indica es una Euphorbiaceae anual de distribución pantropical, que parece ser muy abundante en el continente asiático (Holm et al. 1979, Calderón 1985). Acalypha indica var. mexicana parece tener una distribución restringida a México (Calderón 1985). En el Valle de México, Villegas (1969) la reporta como una especie que vive en las partes mas bajas de la cuenca (del grupo "de planicies y laderas inferiores") principalmente en cultivos de maíz, aunque también puede llegar a ser abundante en alfalfares (Obs. pers.). No se conocen estudios sobre la biología de esta especie.

Lopezia racemosa es una Onagraceae anual de distribución restringida a México y Guatemala (Villegas 1969, Holm et al. 1979). En el Valle de México es una arvense muy abundante en los cultivos de maíz y cebada, por lo que se le considera una de las principales malezas de estos cultivos (Villegas 1969). Prácticamente no existen antecedentes sobre la biología de esta especie, a excepción hecha de algunos aspectos sobre la germinación de semillas de poblaciones del Valle (Cuspinera 1967, Cuspinera & Guerrero 1968).

Galinsoga parviflora es una Compositae anual originaria de Centroamérica y con una distribución actual prácticamente cosmopolita (Canne 1977, Holm et al. 1977, 1979). Es considerada como una de las

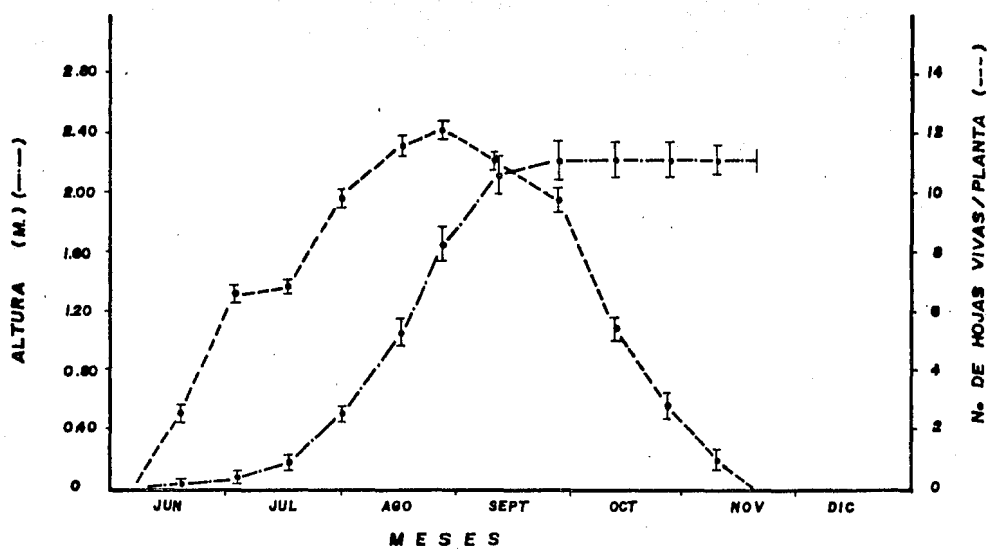


Figura 4.- Curva de crecimiento en altura y número de hojas para la población de maíz en el sistema agrícola estudiado (n=53).

arvenses de mayor importancia en la escala mundial (Holm et al. 1977). En el Valle de México es una arvense muy abundante en los cultivos de maíz y cebada, por lo que también se le considera una de las principales malezas en estos cultivos (Villegas 1969). Existe una buena cantidad de antecedentes sobre la biología de esta especie, que incluyen desde la germinación hasta la biología reproductiva, los cuales han sido sintetizados en la monografía de Warwick & Sweet (1983). También, algunos aspectos de la dinámica poblacional de esta arvense han sido estudiados por el grupo de Tripathi en la India (Rai & Tripathi 1983, Tripathi 1985).

Salvia tilaefolia es una Labiatae anual, al parecer distribuida por todo el continente americano (Villegas 1969). En el Valle de México se le encuentra principalmente en cultivos de maíz (Villegas 1969). No se conocen estudios sobre la biología de esta arvense.

OBJETIVOS.-

El objetivo general del presente estudio es el describir la dinámica poblacional de las arvenses anuales mas importantes durante un ciclo agrícola en un cultivo de maíz de temporal del Valle de México. El sistema agrícola se seleccionó sobre la base de que representa el sistema agrícola predominante en el Valle de México. Pretende documentar la demografía de arvenses en el interior de un cultivo de maíz de temporal sobre la base de que si queremos comprender los mecanismos de regulación poblacional y la evolución de historias de vida de arvenses, tenemos que estudiar a estas especies en el interior de los agroecosistemas, con el conjunto de prácticas agrícolas que supuestamente ejercen un papel regulador sobre las poblaciones y moldean las características de historia de vida.

Los objetivos particulares son:

- a) Describir los cambios numéricos que ocurren en el banco de semillas de arvenses durante el ciclo agrícola.
- b) Describir la sobrevivencia y fecundidad de las diferentes cohortes que emergen durante el ciclo agrícola.
- c) Determinar las tasas de incremento poblacional de las principales arvenses durante el ciclo agrícola.

METODOLOGIA. -

La milpa objeto de estudio tiene una extensión de aproximadamente 2300 m², con una orientación NW-SE. Dentro de la milpa se seleccionó un cuadro central de 100 m² (10 x 10m.), donde se llevó a cabo el presente estudio. Dado que este estudio pretende describir la demografía de las arvenses más importantes en este sistema agrícola, el trabajo involucró diferentes aspectos del banco de semillas, de la sobrevivencia y reproducción de cohortes de plantas, de la lluvia de semillas y de las tasas de incremento de las diferentes arvenses.

a) Banco de semillas. -

Todo estudio de la demografía de arvenses anuales que pretenda ser completo debe involucrar al banco de semillas del suelo. En particular, en el caso de sistemas agrícolas anuales, existen tres fases del ciclo agrícola en donde es indispensable tener estimaciones de la abundancia de semillas. La primera fase es el banco de semillas inicial (N₀); es decir, el conjunto de semillas del suelo después de que se ha preparado el terreno para la siembra y justo antes de que comiencen a emerger las plántulas. Esta primera fase constituye la fuente de reclutamiento de las poblaciones de arvenses "anuales". La segunda fase es el banco de semillas presente justo antes del inicio de la lluvia de semillas (N₁). Esta fase representa el momento en el que ya han emergido todas las cohortes de plántulas después de las prácticas de escarda y dado que es justo antes del inicio de la lluvia de semillas, representa la fase donde se detecta la mayor parte de las pérdidas que sufre el banco de semillas durante el ciclo agrícola. La tercera fase es el banco de semillas final (N₂). Esta fase representa el momento en el que las arvenses han finalizado la lluvia de semillas y el cultivo ha sido cosechado. Esta fase nos permite estimar el cambio en el tamaño de las poblaciones arvenses durante el ciclo agrícola.

Dado que estas tres fases representan los límites de las fluctuaciones del banco de semillas durante el ciclo agrícola, en el presente estudio se decidió estimar el banco de semillas durante dichas fases. El primer muestreo se llevó a cabo el 25 de Mayo, después de que se habían "levantado" los surcos y justo antes de la siembra. El segundo muestreo se realizó el 20 de Septiembre, después de la emergencia de las 4 primeras cohortes de plántulas y justo antes del inicio de la lluvia de semillas. El último muestreo se llevó a cabo el 11 de Diciembre, después del corte y la cosecha del maíz y justo antes del rastreo final con el que finalizó el ciclo agrícola (ver Fig. 3).

En un muestreo preliminar del banco de semillas de este sitio durante 1982 se detectó que la varianza de la acumulación progresiva del número de semillas por muestra de las 4 especies más abundantes en el suelo se estabilizaba alrededor de la muestra 25. Por esta razón se decidió tomar un total de 30 muestras de suelo en cada uno de los muestreos hechos durante el ciclo agrícola. La varianza de la acumulación progresiva de muestras en los muestreos hechos durante 1983, también se estabilizó entre la muestra 20 y 30, a excepción del último muestreo donde la varianza no se estabilizó. Por otra parte, dado que el perfil de laboreo de este suelo agrícola fluctuaba entre los 20 y 25 cm. de profundidad (Obs. pers.), se decidió tomar las muestras a una profundidad de 20 cm.

El muestreo se realizó con un tubo de acero galvanizado de 4.2 cm.

de diámetro interior. Las 30 muestras de suelo representaron un área total de 415.6 cm.2. Las muestras de suelo se tomaron al azar del interior del cuadro central de 100 m.2. Cada muestra de 20 cm. de profundidad se dividió en 2 estratos: de 0 a 10 cm. y de 10 a 20 cm.. De esta forma, el muestreo nos permitió estimar el banco de semillas total en el perfil de laboreo (20 cm.) y describir la abundancia de semillas en 2 estratos del perfil de laboreo, lo cual nos da una imagen gruesa del perfil vertical de abundancia. De las 30 muestras tomadas al azar, 15 se tomaron de los fondos de los surcos y las otras 15 de las "crestas", con el fin de incluir la posible heterogeneidad generada por las diferencias microtopográficas del interior de la milpa. El muestreo fue idéntico en las tres ocasiones en las que se llevó a cabo durante el ciclo agrícola, con el fin de que permitiese comparaciones válidas del banco de semillas entre las tres fases críticas del ciclo agrícola.

El procesamiento de las muestras en el laboratorio siguió en términos generales la técnica propuesta por Standifer (1980). Durante 1982, se hicieron varias pruebas preliminares para probar la eficiencia de la técnica de Standifer (1980). En particular, se probaron tamices de diferente abertura y diferentes flujos de aire en un separador neumático de impurezas. Con base en estas pruebas preliminares, se seleccionó el tamiz y el flujo de aire más adecuados en términos de la eficiencia en la extracción de las diferentes semillas presentes en las muestras de suelo. Durante 1983, las muestras de suelo se tamizaron en húmedo usando un tamiz de 0.5 mm. de abertura, el cual retuvo todas las semillas de malezas presentes en el suelo y eliminó a la fracción de suelo menor de 0.5 mm.. La fracción retenida en el tamiz se secó y se pasó a un separador neumático de impurezas, el cual permitió separar la muestra en dos nuevas fracciones. El separador de impurezas se utilizó a un flujo de aire tal que permitió la separación de una fracción que contenía partículas de suelo de mayor peso específico que las semillas y otra fracción que contenía a las semillas de malezas y a otras partículas de peso específico similar al de las semillas.

La fracción que contenía las semillas se revisó en un microscopio de disección. Las semillas encontradas se separaron de las muestras y se contaron por especie y por muestra. Las semillas encontradas se identificaron por comparación con la colección de semillas de arvenses del Valle de México perteneciente al Departamento de Ecología del Instituto de Biología de la UNAM. En algunos casos, las semillas se identificaron usando las descripciones y claves del Manual de Identificación de Malezas del Valle de México de Espinosa y Sarukhán (en preparación) y de otros Manuales (Martin & Barkley 1961, Musil 1963, Delorit 1970).

La viabilidad de las semillas se determinó usando la prueba del tetrazolium. La prueba se hizo siguiendo las recomendaciones de Moore (1973) y utilizando un tamaño de muestra de 100 semillas por especie, cuando el número de semillas extraídas del suelo era mayor de 100. Cuando el número de semillas extraídas era menor de 100, se utilizó el número total de semillas. Con ello se estimó la media y la varianza del número de semillas viables por metro cuadrado.

La reducción del banco de semillas inicial por efecto de la emergencia de plántulas y otras fuentes de pérdida de semillas se detectó mediante la diferencia entre N1 y N0. Esta reducción permite calcular la probabilidad que tienen las semillas iniciales de persistir como semilla viable durante la época de mayor perturbación agrícola. Sin embargo, los 3 muestreos hechos durante el ciclo agrícola no permiten estimar la probabilidad que tiene una semilla que no germina,

de sobrevivir al siguiente ciclo agrícola. Para estimar esta probabilidad, se enterró un número conocido de semillas (colectadas el año anterior) en bolsas de tela de organza a una profundidad de 10 cm. en el borde de la milpa, a mediados del ciclo agrícola estudiado (14 de julio). Estas semillas se recuperaron bimensualmente y se les determinó la viabilidad por medio de la prueba del tetrazolium.

b) Supervivencia y fecundidad de la fase activa.-

La supervivencia y fecundidad de la fase activa se estudió instalando sitios permanentes de observación en el interior del cuadro central de 100 m.2. Después de la siembra y antes de la emergencia de la primera cohorte de arvenses (11 de Junio), se instalaron 32 rectángulos de 15 x 62.5 cm. distribuidos al azar. Los 32 sitios permanentes de observación representaron un área total de 3 m.2. De los 32 rectángulos instalados, 16 estuvieron ubicados en el fondo y 16 en las "crestas" de los surcos. Los rectángulos estuvieron ubicados en pares (uno en el fondo y otro en la cresta de los surcos) teniendo como referencia permanente a 4 estacas alineadas con las hileras de maíz, las cuales, dada su posición con respecto a las plantas de maíz, no fueron afectadas por las prácticas de escarda.

Las plántulas de arvenses se identificaron utilizando las descripciones e ilustraciones del Manual de Identificación de Malezas de Espinosa y Sarukhán (en preparación). Toda plántula emergida en el interior de los sitios permanentes de observación fue registrada y marcada con anillos de plástico. Los sitios fueron visitados semanalmente con el objeto de registrar la supervivencia de las plantas marcadas. Las plántulas emergidas con una diferencia de más de una semana fueron consideradas como miembros de diferente cohorte. Dado que los anillos de plástico fueron numerados y tenían una clave propia para cada especie, fue posible registrar la supervivencia de las diferentes cohortes emergidas durante todo el ciclo agrícola.

La fecundidad se midió poco antes del final del ciclo de vida de cada especie (Octubre y Noviembre). A cada individuo reproductivo marcado se le contó el número de estructuras reproductivas. En el caso de compuestas, la estructura reproductiva que se midió fue el número de cabezuelas por individuo. En el resto de las especies, se contó el número de frutos por individuo. Para estimar el número de semillas (sensu lato) producidas por individuo, se hizo un muestreo de frutos y cabezuelas maduras (100 por especie) para determinar la media y la varianza del número de semillas por fruto o del número de aquenios por cabezuela. El producto de la media del número de semillas por fruto (o aquenios por cabezuela) y la media del número de frutos por individuo (o cabezuelas por individuo) nos permitió estimar la fecundidad de las diferentes cohortes registradas durante el ciclo agrícola.

c) Lluvia de semillas.-

Para estimar la lluvia de semillas de malezas, se ubicaron al azar 30 trampas cada una de 100 cm.2 en el interior del cuadro central de 100 m.2. Las trampas se instalaron el 4 de Octubre, justo antes del inicio de la lluvia de semillas (Fig. 3). Las trampas fueron hechas de madera y tela de organza. La red de organza ocupaba el límite inferior de la trampa, y el límite superior de la trampa estuvo ubicado a 6 cm. de la superficie del suelo. Las trampas instaladas representaron un área total de 3000 cm.2. Del total de trampas instaladas, 15 estuvieron

ubicadas en el fondo de los surcos y las otras 15 en las crestas de los surcos. Las semillas presentes en las trampas se colectaron semanalmente y se llevaron al Laboratorio donde se identificaron y se determinó la media y la varianza del número de semillas colectadas por semana. La viabilidad de las semillas se determinó por medio de la prueba del tetrazolium, utilizando un tamaño de muestra de 50 semillas por especie y por semana. Tal procedimiento permitió estimar la tasa semanal de arribo de semillas viables al suelo.

d) Cálculo de la tasa de incremento poblacional.

Para el cálculo de la tasa de incremento se utilizó la expresión propuesta por Mortimer (1983) para una arvense anual:

$$\lambda = \sum Ki Pi Fi + b$$

donde:

- λ = tasa finita de incremento.
- Ki = proporción de semillas del banco que emergen en la cohorte i.
- Pi = probabilidad que tienen las plántulas de la cohorte i de llegar a la edad reproductiva.
- Fi = número promedio de semillas producidas por individuo reproductivo de la cohorte i.
- b = probabilidad que tienen las semillas del banco que no germinan durante un ciclo agrícola de persistir viables hasta el inicio del siguiente ciclo agrícola.

Este modelo de semillas permite calcular la tasa finita de incremento, con la suposición de que las semillas producidas durante el ciclo agrícola logran persistir (sin mortalidad) hasta el inicio del siguiente ciclo agrícola. La proporción de semillas del banco que emergen en la cohorte i (Ki) se calculó como el cociente del promedio de plántulas por metro cuadrado que emergen en esa cohorte y el promedio de semillas viables por metro cuadrado presentes al inicio del ciclo agrícola (en el primer muestreo). La probabilidad que tienen las plántulas de la cohorte i de llegar a la edad reproductiva (Pi) se calculó como la proporción de plántulas que llegaron a reproducirse con respecto al número total de plántulas que emergieron en la cohorte i. El número promedio de semillas producidas por individuo reproductivo de la cohorte i (Fi) se calculó como el producto del promedio de frutos por individuo reproductivo de la cohorte i y el promedio de semillas (o achenios) producidas por fruto (o capítulo).

La probabilidad que tienen las semillas del banco que no germinan durante un ciclo agrícola de persistir viables hasta el inicio del siguiente ciclo agrícola (b) se calculó como el producto de dos probabilidades determinadas independientemente. Una de las probabilidades es la que tienen las semillas iniciales de persistir como semilla viable durante la época de emergencia de plántulas y durante las labores de deshierbe, la cual fue calculada como la proporción de semillas iniciales (No) que persistieron hasta el segundo muestreo (N1), es decir N1/No. La otra probabilidad es la que tienen las semillas que ya han pasado la época de emergencia y de deshierbe, para persistir como semillas viables sin germinar hasta el inicio del siguiente ciclo agrícola. Esta última probabilidad se calculó como la

proporción de las semillas que fueron enterradas en bolsas de organza que lograron persistir hasta el inicio del siguiente ciclo. El producto de estas dos probabilidades independientes dió una estimación del parámetro b de la ecuación de Mortimer (1983) y permitió completar el cálculo de la tasa finita de incremento.

RESULTADOS.-

Los resultados que se reportan en esta sección se refieren en su mayoría a los datos recabados para las 4 especies más abundantes en el sistema estudiado: Acalypha indica var. mexicana, Lopezia racemosa, Galinsoga parviflora y Salvia tilaefolia. Sin embargo, en algunos casos se reportan los datos de otras especies. La presente sección se ha dividido en tres partes. La primera parte reporta los resultados obtenidos en lo que respecta al banco de semillas. La segunda parte reporta los resultados de sobrevivencia y fecundidad de cohortes, así como los datos de lluvia de semillas. La última parte reporta las tasas de incremento poblacional de las 4 arvenses más abundantes en el sistema.

a) Banco de semillas.-

Las figuras 5, 6 y 7 muestran gráficamente la abundancia estimada de semillas de las 5 especies más importantes en los 2 estratos analizados para los 3 muestreos hechos durante el ciclo agrícola. En el primer muestreo (25 de Mayo), las 5 especies mejor representadas en el banco fueron Acalypha, Lopezia, Amaranthus, Galinsoga y Salvia, con densidades de 40942, 6700, 2156, 1494 y 924 semillas viables por metro cuadrado respectivamente (Fig. 5). En este muestreo se detectaron un total de 18 especies con una densidad global de 53913 semillas viables por metro cuadrado en el estrato de 0-20 cm.. Las 5 especies más abundantes (Fig. 5) representaron el 96.8% del total de semillas encontradas en el banco.

En el muestreo hecho justo antes del inicio de la lluvia de semillas (20 de Septiembre, Fig. 6), se detectaron un total de 15 especies con una densidad global de 24169 semillas por metro cuadrado. La densidad de semillas de las especies más abundantes se redujo considerablemente entre el primer y segundo muestreo (ver figuras 5 y 6). No obstante la reducción, las 5 especies más abundantes continuaron representando el 96.8% del total de semillas encontradas en el banco.

En el último muestreo (después de la lluvia de semillas, Fig.7), se detectó un total de 13 especies con una densidad global de 135770 semillas por metro cuadrado. La densidad de semillas se incrementó notablemente hacia finales del ciclo agrícola, en particular para el caso de Lopezia y Galinsoga (ver figuras 5 y 7). La abundancia relativa de las 5 especies se modificó hacia finales del ciclo agrícola, pero en conjunto ellas representaron el 97.4% del total de semillas encontradas en el banco.

El número de especies del banco de semillas de todo el gremio de arvenses se redujo durante el ciclo agrícola de 18 a 13 especies. Considerando al número total de semillas, el banco de semillas se redujo en un 55.17% entre el primer y segundo muestreo. Sin embargo, hacia finales del ciclo agrícola el banco tuvo un incremento neto que representó poco más de 2 veces (2.51) del número total de semillas presentes al inicio del ciclo.

La distribución vertical del banco de semillas puede observarse analizando la abundancia en los 2 estratos (0-10 y 10-20 cm.) para los 3 diferentes muestreos (Figuras 5, 6 y 7). Al inicio del ciclo, el número de semillas es más o menos similar en los 2 estratos, con la excepción de Acalypha en donde el número de semillas es ligeramente superior en el estrato superficial (Fig. 5). En el segundo muestreo,

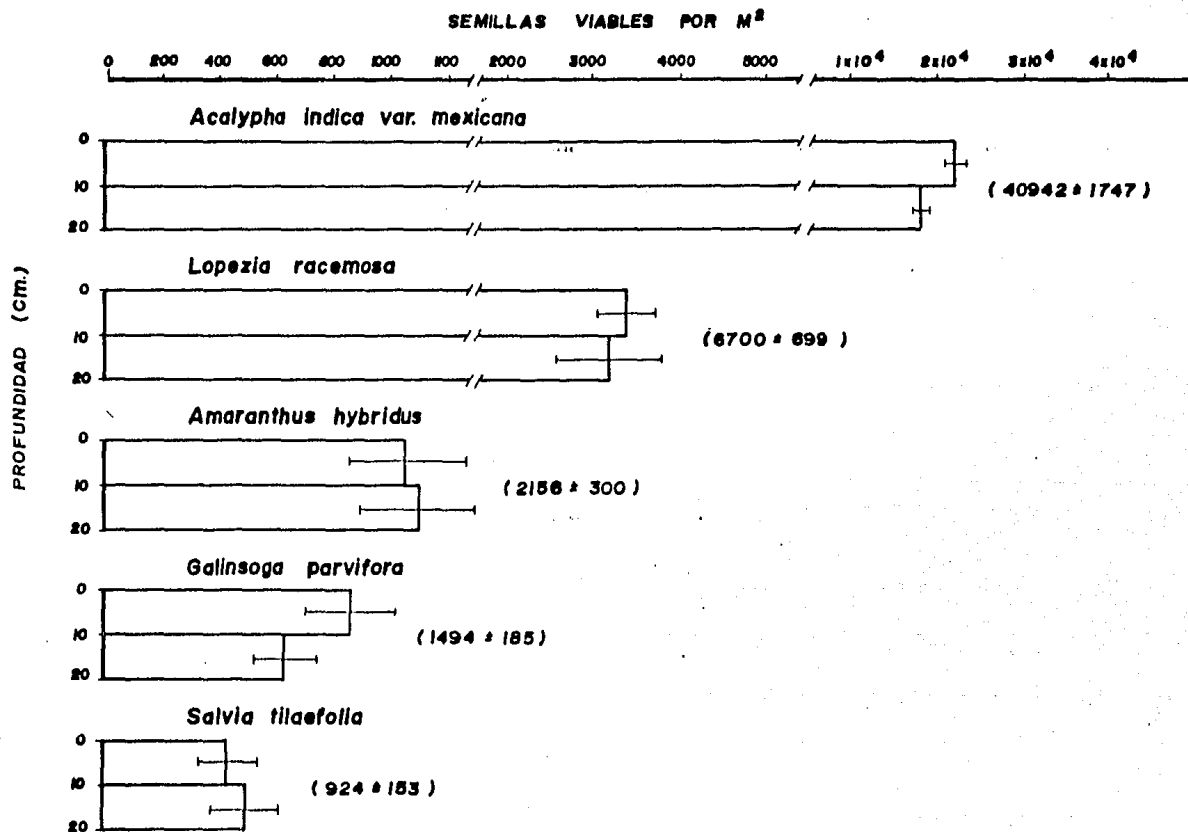


Figura 5.- Abundancia de semillas de las 5 arvenses más importantes en el banco al inicio del ciclo agrícola. Se reporta el promedio y el error estándar de los 2 estratos muestreados (n=30). Entre parentesis aparece el promedio y el error estándar en todo el perfil de laboreo (0-20 cm.).

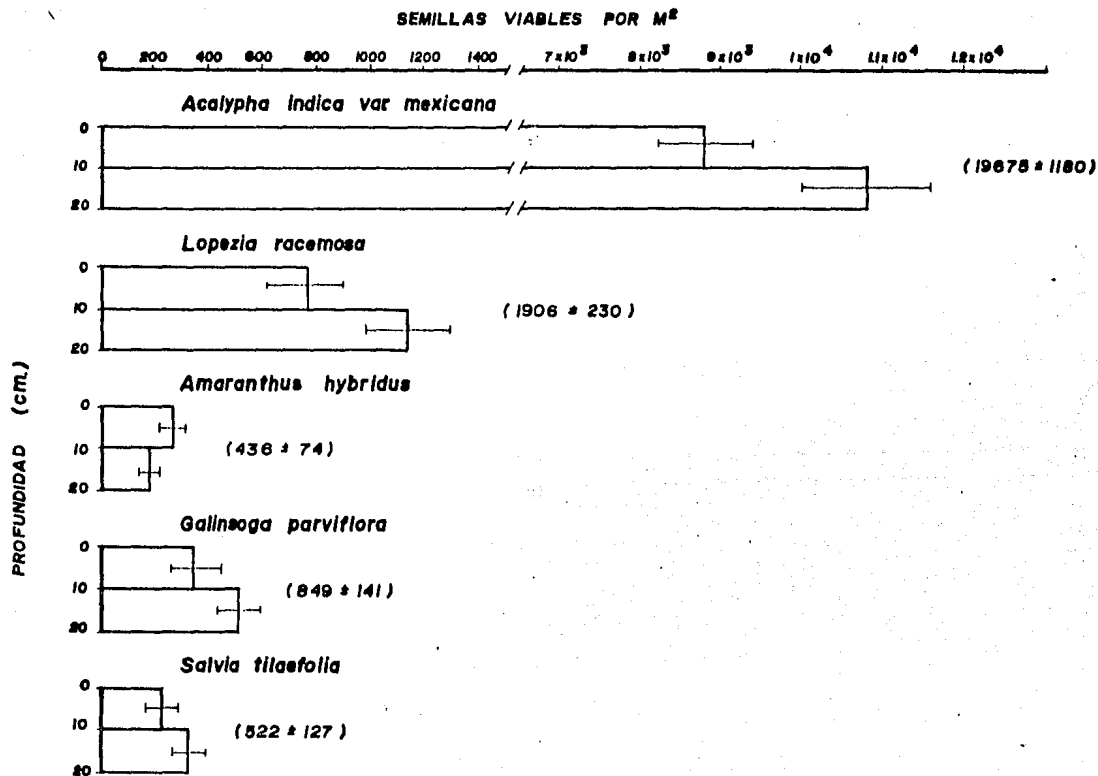


Figura 6.- Abundancia de semillas de las 5 arvenses más importantes en el banco antes del inicio de la lluvia de semillas. Se reporta el promedio y el error estándar de los 2 estratos muestreados (n=30). — Entre parentesis aparece el promedio y el error estándar en todo el perfil de laboreo (0-20 cm.).

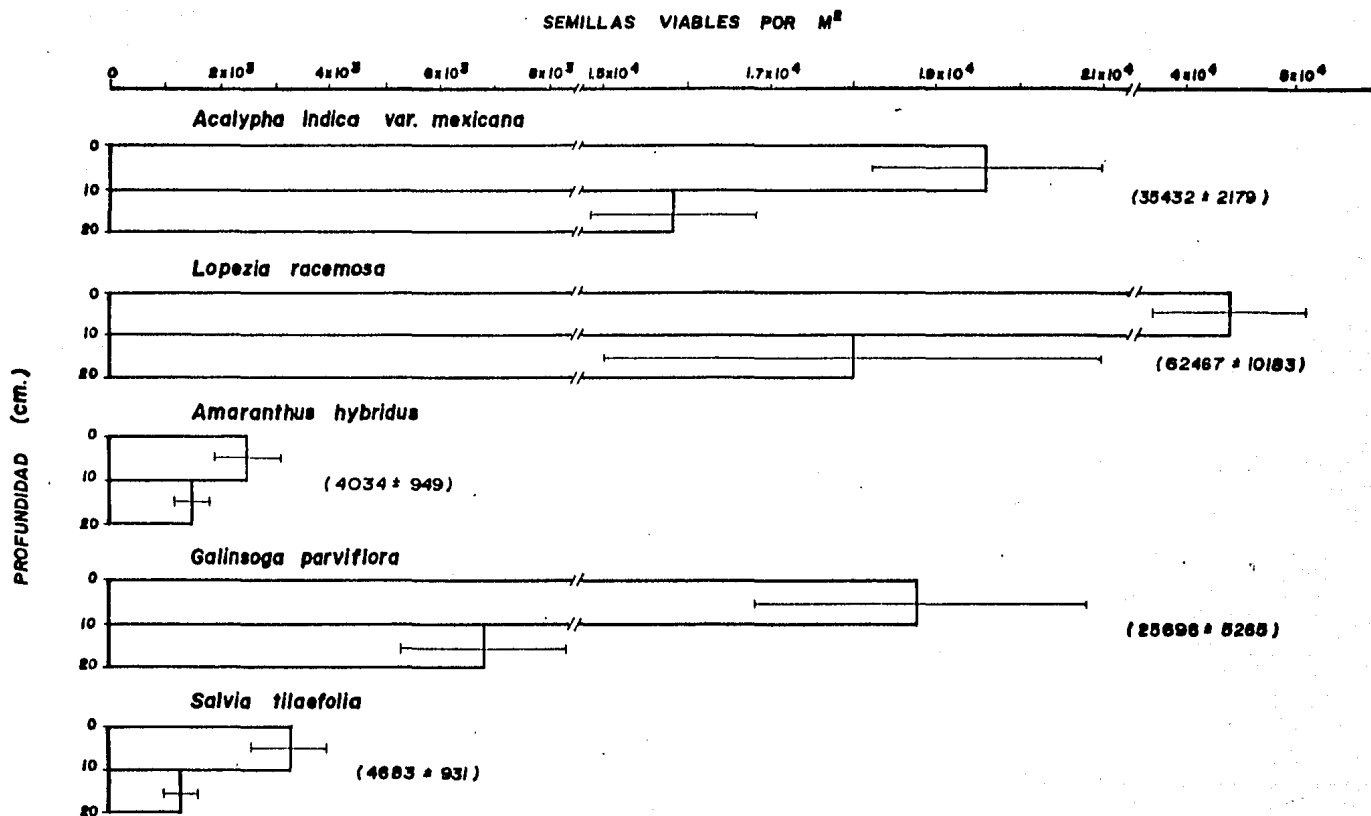


Figura 7.- Abundancia de semillas de las 5 arvenses más importantes en el banco al final del ciclo agrícola. Se reporta el promedio y el error estándar de los 2 estratos muestreados (n=30). Entre parentesis aparece el promedio y el error estándar en todo el perfil de laboreo (0-20 cm.).

hecho después de varias perturbaciones en el sistema y tras la emergencia de plántulas, el número de semillas tiende a ser mayor en el estrato profundo, con la excepción de Amaranthus en donde la situación es inversa (Fig. 6). En el último muestreo, tras el aporte de nuevas semillas a la superficie, la situación se invirtió: el número de semillas fue mayor en el estrato superficial, en particular para Lopezia y Galinsoga (Fig. 7).

La sobrevivencia de semillas durante la época en la que emergen las plántulas y el sistema se somete a 2 escardas tendientes a eliminar a la primera cohorte de malezas, puede inferirse a partir de las diferencias entre el contenido inicial de semillas y el contenido de semillas en el segundo muestreo. La sobrevivencia se calculó como el cociente del número de semillas presentes en el segundo muestreo con respecto al número inicial de semillas. La sobrevivencia de semillas fue mayor para los casos de Galinsoga y Salvia (56%) y los valores mas bajos se detectaron para Lopezia (28%) y Amaranthus (20%) (ver Tabla 3).

Para estimar la probabilidad que tienen las semillas que ya han pasado la época de las perturbaciones, de persistir viables hasta el inicio del siguiente ciclo, se hizo uso de la sobrevivencia de las semillas enterradas en bolsas de organza en el borde de la milpa. Las figuras 8 y 9 muestran los promedios del número de semillas viables por bolsa para los casos de Acalypha, Salvia, Lopezia y Galinsoga a través del tiempo. Las figuras también muestran las regresiones lineales que mejor se ajustaron a los datos. En el caso de Acalypha y Salvia el ajuste lineal no fue significativo. En cambio en el caso de Lopezia y Galinsoga, el ajuste lineal sí fue significativo. Para el cálculo de la probabilidad de sobrevivencia al inicio del siguiente ciclo agrícola, se hizo uso de la regresión lineal ajustada. La probabilidad de sobrevivencia se calculó como la fracción que representa el número de semillas predichas por la regresión ajustada para Mayo del siguiente año (300 días de permanencia en el suelo) con respecto a la ordenada al origen. No obstante que en Acalypha y Salvia los ajustes lineales no fueron significativos, se utilizaron las regresiones ajustadas dado que el número de semillas viables tiende a decrecer. Las probabilidades de sobrevivencia estimadas con la regresión fueron de 0.9026, 0.8757, 0.7514 y 0.7390 para Acalypha, Salvia, Lopezia y Galinsoga respectivamente.

Tras el ingreso de nuevas semillas al suelo, se detectaron cambios significativos en la abundancia de semillas de las 5 arvenses mas importantes durante el ciclo agrícola (Tabla 3). Acalypha pasó de 40942 semillas por metro cuadrado al inicio del ciclo a 35432 al final del ciclo; en términos porcentuales, pasó de representar el 75.94% del total de semillas a solo el 26.10% al final del ciclo. Lopezia y Galinsoga fueron los casos en los que el cambio fue mas notorio, no obstante que también fueron las especies que tuvieron mayor pérdida en el banco. La abundancia de sus semillas se incrementó considerablemente y conjuntamente pasaron de representar el 15% del total de semillas iniciales a mas del 60% del total al final del ciclo. En los casos de Amaranthus y Salvia, no obstante que incrementaron su densidad, su aumento no fue tan notorio como en Lopezia y Galinsoga (Tabla 3).

La densidad de semillas al inicio y al final del ciclo permiten una primera estimación del cambio en el tamaño de las poblaciones arvenses durante el ciclo agrícola (Tabla 3). El cambio en el tamaño de la población se calculó en este caso como el cociente del número de semillas al final del ciclo divididas entre el número inicial y

Tabla 3.- Cambios numéricos en el banco de semillas de las 5 arvenses más importantes en el sistema durante el ciclo agrícola --- estudiado.

| ESPECIE | ^a No | N1 | N2 | N1/No | N2/No |
|---|--------------------|-------|-------|--------|---------|
| <i>Acalypha indica</i> var. mexicana | 40942 | 19675 | 35432 | 0.4806 | 0.8654 |
| <i>Lopezia racemosa</i> | 6700 | 1906 | 62467 | 0.2845 | 9.3234 |
| <i>Amaranthus hybridus</i> | 2156 | 436 | 4034 | 0.2022 | 1.8711 |
| <i>Galinsoga parviflora</i> | 1494 | 849 | 25696 | 0.5683 | 17.1995 |
| <i>Salvia tilaefolia</i> | 924 | 522 | 4683 | 0.5649 | 5.0682 |

a= Número de semillas viables por metro cuadrado.

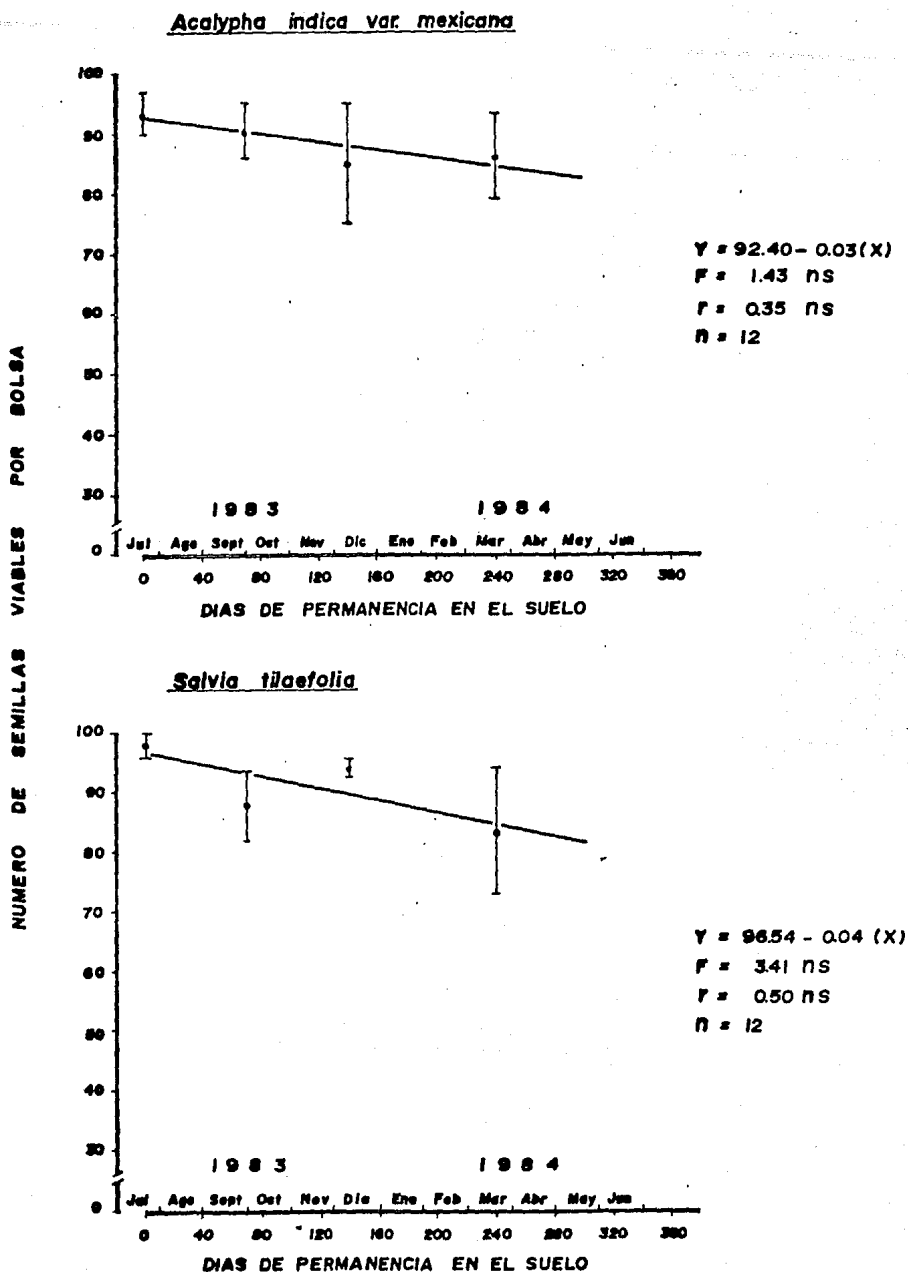


Figura 8.- Sobrevivencia de semillas de *Acalypha indica* var. *mexicana* y *Salvia tilaefolia* enterradas en bolsas de organza en el borde del sistema agrícola estudiado. Se reporta el promedio, la desviación estándar y la recta de mejor ajuste ($n.s.=p>0.05$).

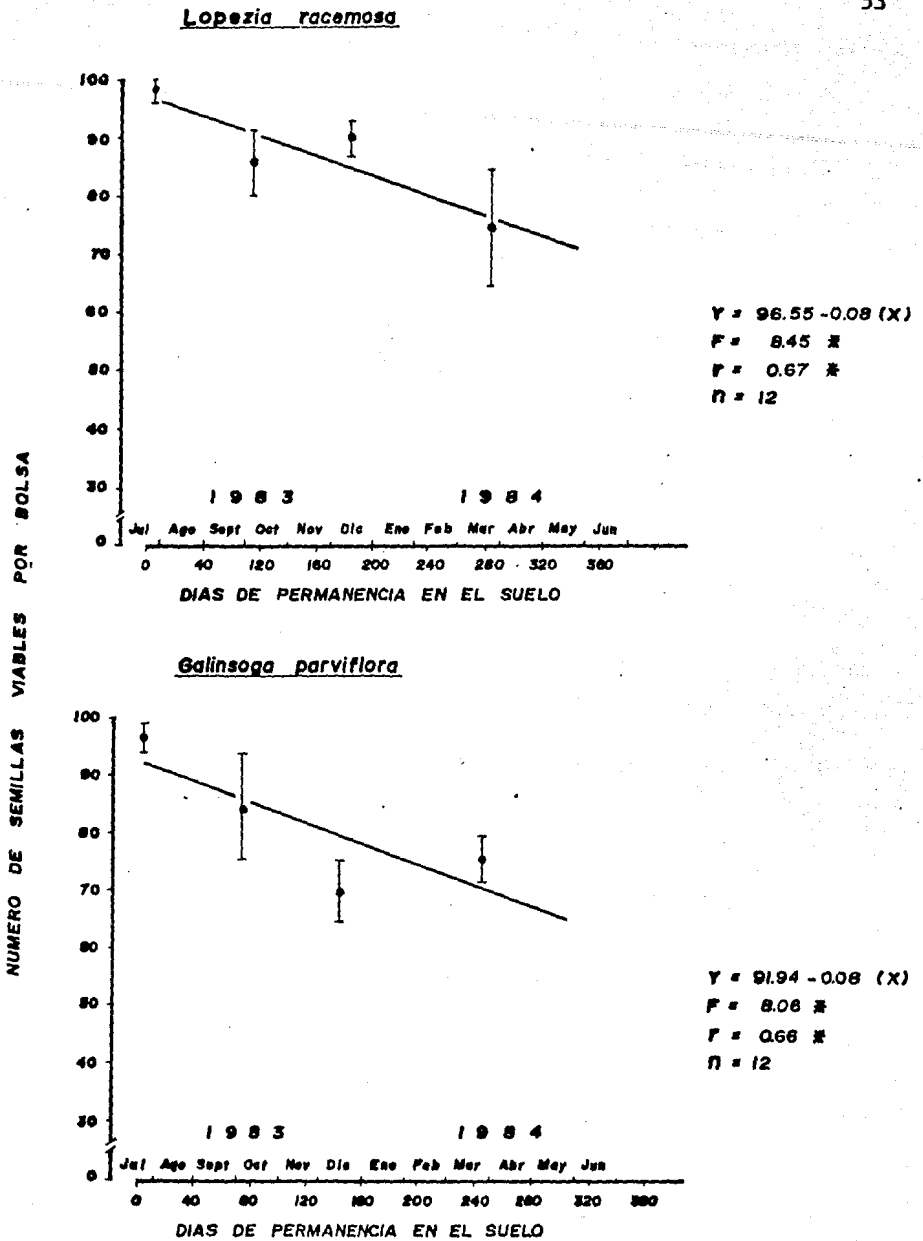


Figura 9.- Sobrevivencia de semillas de Lopezia racemosa y Galinsoga parviflora enterradas en bolsas de organza en el borde del sistema agrícola estudiado. Se reporta el promedio, la desviación estándar y la recta de mejor ajuste (*= $p < 0.05$).

representa el éxito que tuvo cada arvense para las condiciones agrícolas imperantes durante el ciclo. Las especies más exitosas fueron Galinsoga y Lopezia con tasas de 17.19 y 9.32 respectivamente (Tabla 3). La siguieron en orden decreciente, Salvia con 5.06 y Amaranthus con 1.87. En cambio Acalypha tuvo un decremento neto en su abundancia con una tasa de 0.86 (Tabla 3).

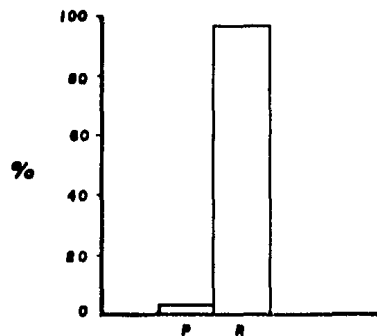
Si suponemos que la diferencia en el número de semillas entre el segundo y tercer muestreo representa el ingreso neto de semillas por la reproducción y que el número de semillas en el segundo muestreo representa la fracción que logró persistir de años anteriores, es posible calcular el porcentaje que representan las semillas viejas (aquellas que han persistido en el banco) así como las semillas de reciente ingreso, al final del ciclo agrícola. Para los casos de Lopezia, Galinsoga y Salvia, que tuvieron un incremento notable durante el ciclo, las semillas de ingreso reciente constituyeron la gran mayoría de las semillas presentes al final del ciclo agrícola (Fig. 10). En cambio en el caso de Acalypha, la cual disminuyó su abundancia durante el ciclo, las semillas que persistieron de años anteriores representaron un porcentaje ligeramente superior al de las de reciente ingreso (Fig. 10). Estas figuras pretenden ser una aproximación muy gruesa a la estructura de edades del banco de semillas de las 4 arvenses y se supone que reflejan las tasas de incremento de las especies bajo las condiciones agrícolas de monocultivo de maíz.

b) Supervivencia y fecundidad de la fase activa.

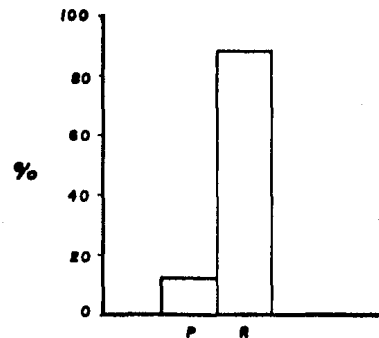
Como ya se mencionó anteriormente, el cultivo de maíz fue sembrado en húmedo el 30 de Mayo de 1983. El hecho de haber sembrado en húmedo retrasó la emergencia de la primera cohorte de plántulas hasta la segunda mitad del mes de Junio (ver Fig. 3). La primera cohorte de plántulas registrada, emergió entre el 25 de Junio y el 2 de Julio, en un período que va de los 26 a los 33 días después de la siembra. Las escardas se llevaron a cabo con yunta de tracción animal el 9 y el 16 de Julio (40 y 47 días después de la siembra) con el objeto de eliminar a las plantas que habían emergido y aportar suelo a la base de las plantas de maíz. La segunda cohorte se registró después de las labores de escarda, entre el 23 y el 30 de Julio, en un intervalo comprendido entre los 54 y los 61 días después de la siembra. La tercera cohorte emergió entre el 13 y el 20 de Agosto (75-82 días después de la siembra) y la cuarta entre el 10 y el 17 de Septiembre (103-110 días después de la siembra). La quinta y última cohorte fue un grupo muy reducido de plántulas que emergieron hacia finales del ciclo entre el 5 y el 12 de Noviembre (159-166 días después de la siembra).

La figura 11 muestra los promedios del número de plántulas emergidas en cohortes sucesivas para 2 grupos de especies que mostraron 2 distintos patrones temporales de emergencia. El primer grupo está constituido por Acalypha, Amaranthus y Tinantia, las cuales mostraron un patrón decreciente en la emergencia de plántulas en cohortes sucesivas (Fig. 11). El otro grupo está constituido por Lopezia, Galinsoga y Salvia, el cual está caracterizado por un patrón de emergencia en el que existe una cohorte intermedia (2a) con mayor emergencia de plántulas. En el primer grupo de especies, la emergencia de plántulas es mayor en la primera cohorte, la cual se ve expuesta a las prácticas de escarda. En cambio, en el segundo grupo de especies la emergencia es mayor en la segunda cohorte, la cual emerge después de las prácticas de deshierbe.

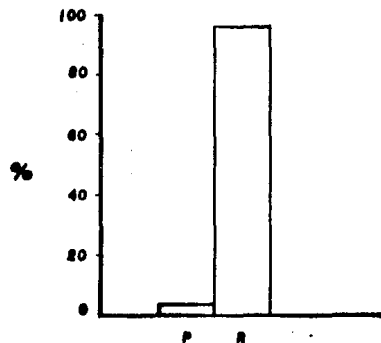
Lopezia racemosa



Salvia tiliaefolia



Galinsoga parviflora



Acalypha indica var. mexicana

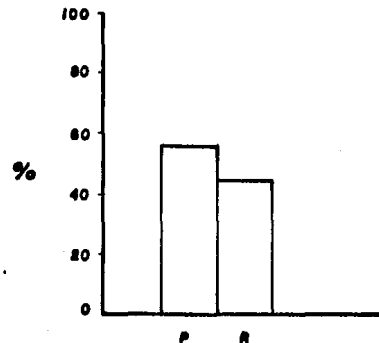


Figura 10.- Porcentajes de semillas de reciente ingreso (R) y de semillas que han persistido de años anteriores (P), en el banco de semillas de las 4 arvenses más importantes en el cultivo, al final del ciclo agrícola.

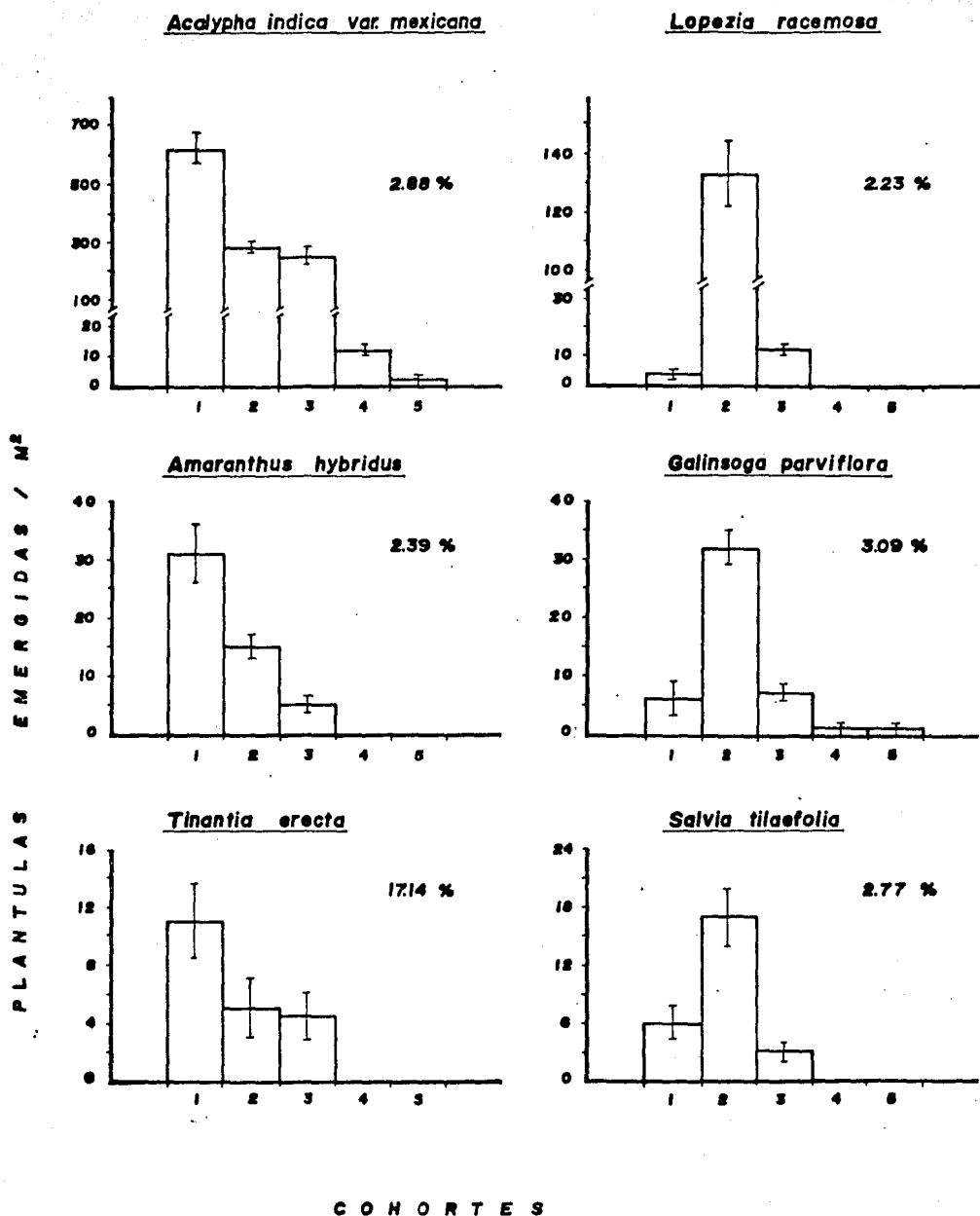


Figura 11.- Patrones de emergencia de plántulas en cohortes sucesivas de 6 arvenses de un sistema agrícola del Valle de México. Se reporta el promedio del número de plántulas emergidas y el error estándar. Al margen aparece el porcentaje que representó el número total de plántulas emergidas durante el ciclo agrícola con respecto al banco inicial (No) de semillas de cada especie.

Por otra parte, cada gráfica de la figura 11 muestra en su margen el porcentaje de semillas iniciales que germinaron y emergieron como plántula durante todo el ciclo agrícola. Representa el cociente del número total de plántulas emergidas durante el ciclo con respecto al número de semillas presentes al inicio del ciclo. Con la excepción de Tinantia, los valores de emergencia para las 5 especies más abundantes fluctuaron entre 2 y 3% (Fig. 11); es decir, la fracción activa observada durante todo el ciclo agrícola provino de una fracción de semillas que representó entre el 2 y 3% del banco inicial de semillas de cada especie.

Cada una de las cohortes emergidas fue seguida a través del tiempo con el objeto de describir su sobrevivencia. La figura 12a muestra las curvas de sobrevivencia de las 4 principales cohortes de Acalypha, así como el curso temporal de arribo de sus semillas al suelo. La primera cohorte solo vivió 2 semanas ya que fue totalmente eliminada por las labores de deshierbe que se llevaron a cabo el 9 y 16 de Julio. La segunda cohorte emergió después de las escardas y persistió por un período de poco más de 4 meses. Los valores de sobrevivencia fueron altos durante los 2 primeros meses y exhibió una curva de sobrevivencia que se aproxima a la de tipo I. La tercera y cuarta cohorte persistieron menos tiempo y presentaron hacia finales del ciclo valores más bajos de sobrevivencia. La quinta cohorte no se muestra ya que fue numericamente muy escasa (3 individuos en 3 m²). La lluvia de semillas de esta especie se presentó durante los meses de Octubre y Noviembre con los valores máximos de arribo de semillas al suelo en el mes de Octubre (Fig. 12b).

La primera cohorte de Lopezia fue muy escasa (9 individuos en 3m²) por lo que no se incluye en la figura 13a. Esta cohorte fue totalmente eliminada por los deshierbes. La segunda cohorte mostró una curva de sobrevivencia de tipo I y la tercera cohorte presentó (en términos comparativos) valores más bajos de sobrevivencia hacia finales del ciclo (Fig. 13a). En esta especie la lluvia de semillas fue más tardía, presentando los valores más altos de caída de semillas al suelo durante Noviembre (Fig. 13b).

En el caso de Galinsoga, la primera cohorte también fue eliminada totalmente por el deshierbe (Fig. 14a). El comportamiento de la segunda y tercera cohorte fue muy similar al caso de Lopezia. La cuarta y quinta cohorte fueron muy escasas numericamente por lo que no se incluyen en la figura. En esta especie la lluvia de semillas (aunque) fue mayor durante el mes de Octubre, aunque esta continuó durante Noviembre y Diciembre (Fig. 14b).

La primera cohorte de Salvia también fue eliminada totalmente por las labores de deshierbe (Fig. 15a). No obstante que la segunda cohorte mostró cierta mortalidad en la etapa de plántula, presentó una curva de sobrevivencia que se aproxima a la de tipo I. La tercera cohorte fue escasa numericamente y presentó valores más bajos de sobrevivencia. La lluvia de semillas tuvo una distribución bimodal, presentando los valores máximos de caída de semillas al suelo durante Octubre y a finales de Noviembre y principios de Diciembre (Fig. 15b).

Al comparar todos los resultados se puede ver claramente que la primera cohorte fue eliminada totalmente en todos los casos. También se puede observar que la segunda cohorte, la cual emergió después de las prácticas de deshierbe, mostró la sobrevivencia más alta durante el ciclo agrícola, y las cohortes posteriores tendieron a mostrar valores de sobrevivencia más bajos. En lo que respecta a la lluvia de semillas, Acalypha y Galinsoga tendieron a liberar sus semillas más temprano,

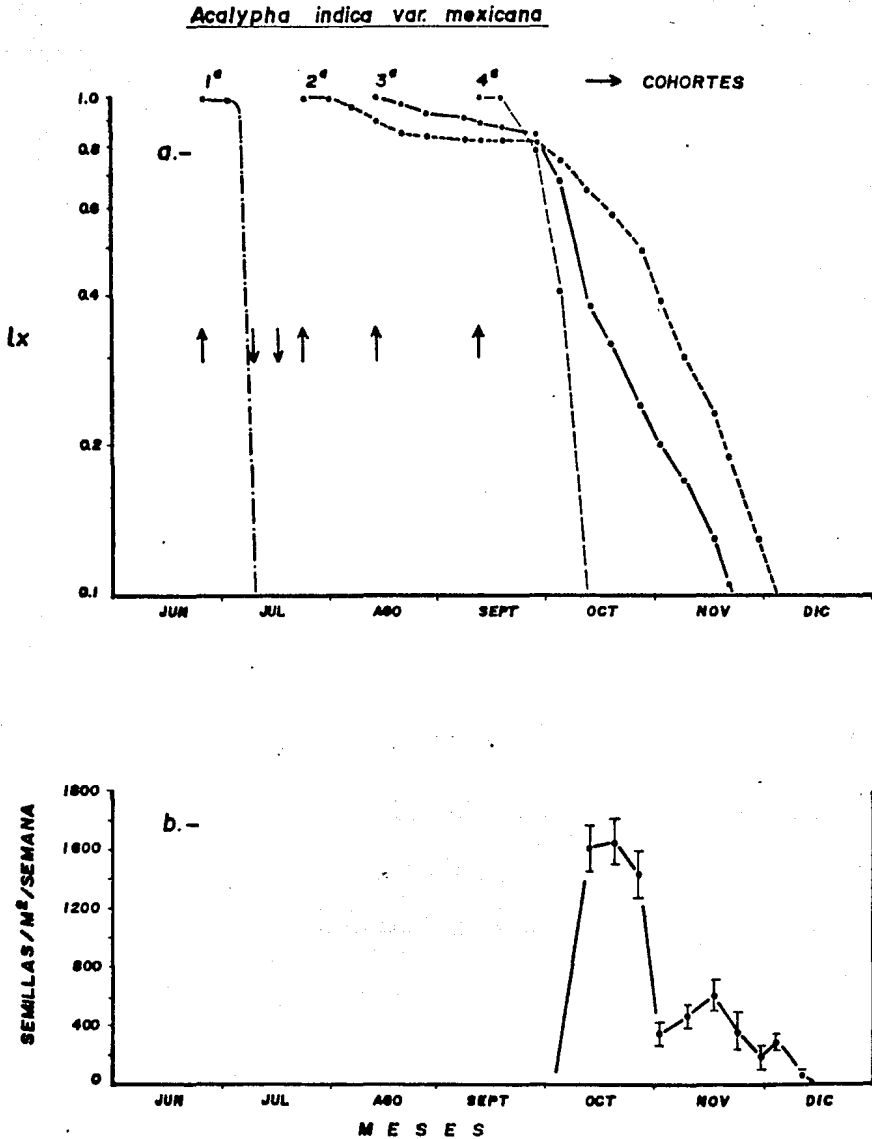


Figura 12.- a) Curvas de sobrevivencia de cohortes de plántulas de *Acalypha indica* var. *mexicana*. El tamaño de muestra de cada cohorte se presenta en la Tabla 4 (↑ = emergencia de cohortes, ↓ = deshierbes). b) Lluvia de semillas de *Acalypha indica* var. *mexicana* en el sistema agrícola estudiado. Se reporta el promedio y el error estándar (n=30).

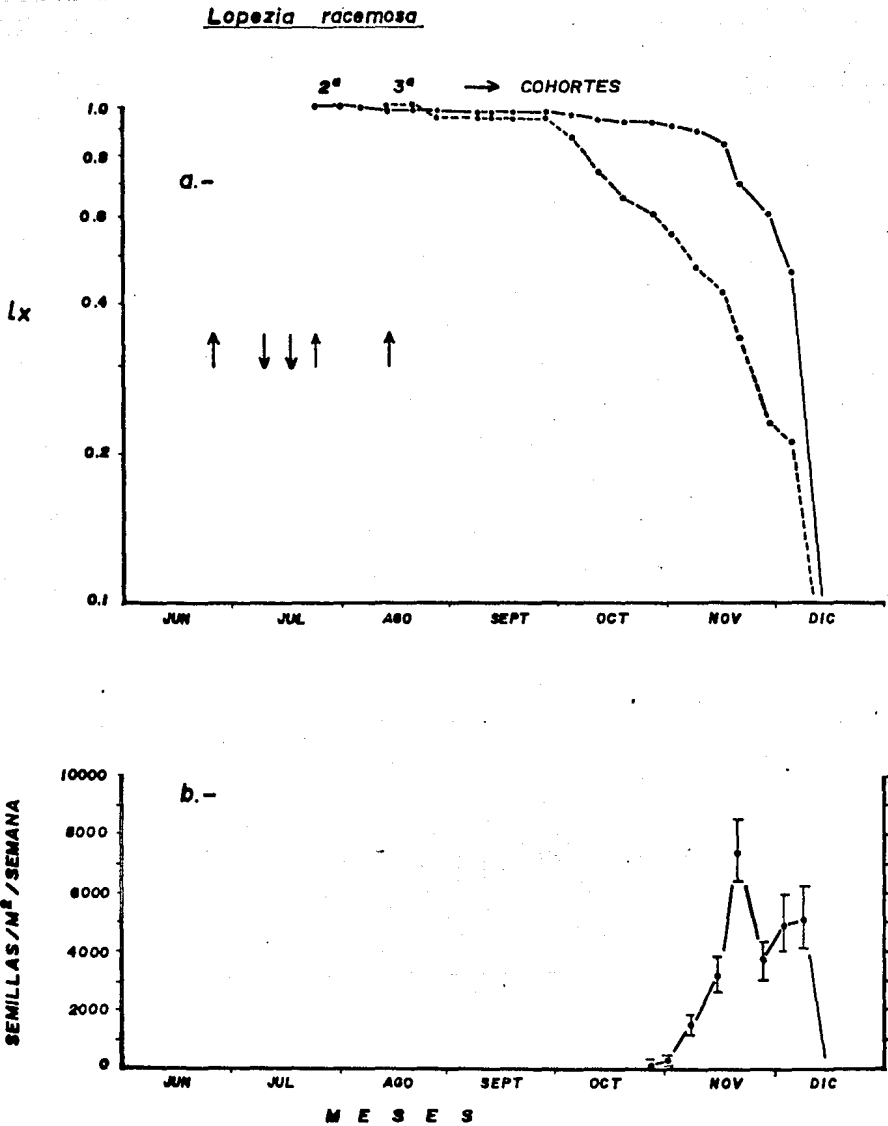


Figura 13.- a) Curvas de sobrevivencia de cohortes de plántulas de Lopezia racemosa. El tamaño de muestra de cada cohorte se presenta en la Tabla 4 (↑ = emergencia de cohortes, ↓ = deshierbes). b) Lluvia de semillas de Lopezia racemosa en el sistema agrícola estudiado. Se reporta el promedio y el error estándar (n=30).

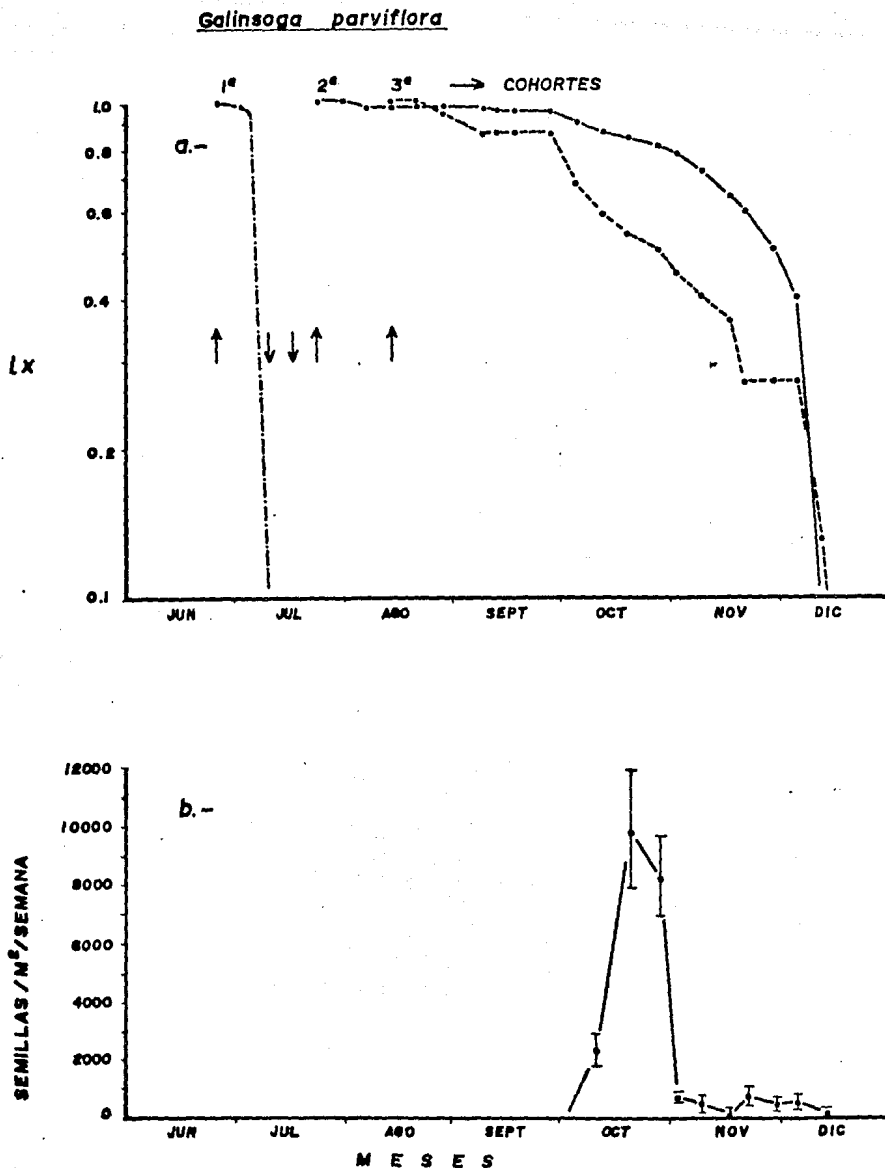


Figura 14.- a) Curvas de supervivencia de cohortes de plántulas de *Galinsoga parviflora*. El tamaño de muestra de cada cohorte se presenta en la Tabla 4 (↑ = emergencia de cohortes, ↓ = deshierbes). b) Lluvia de semillas de *Galinsoga parviflora* en el sistema agrícola estudiado. Se reporta el promedio y el error estándar (n=30).

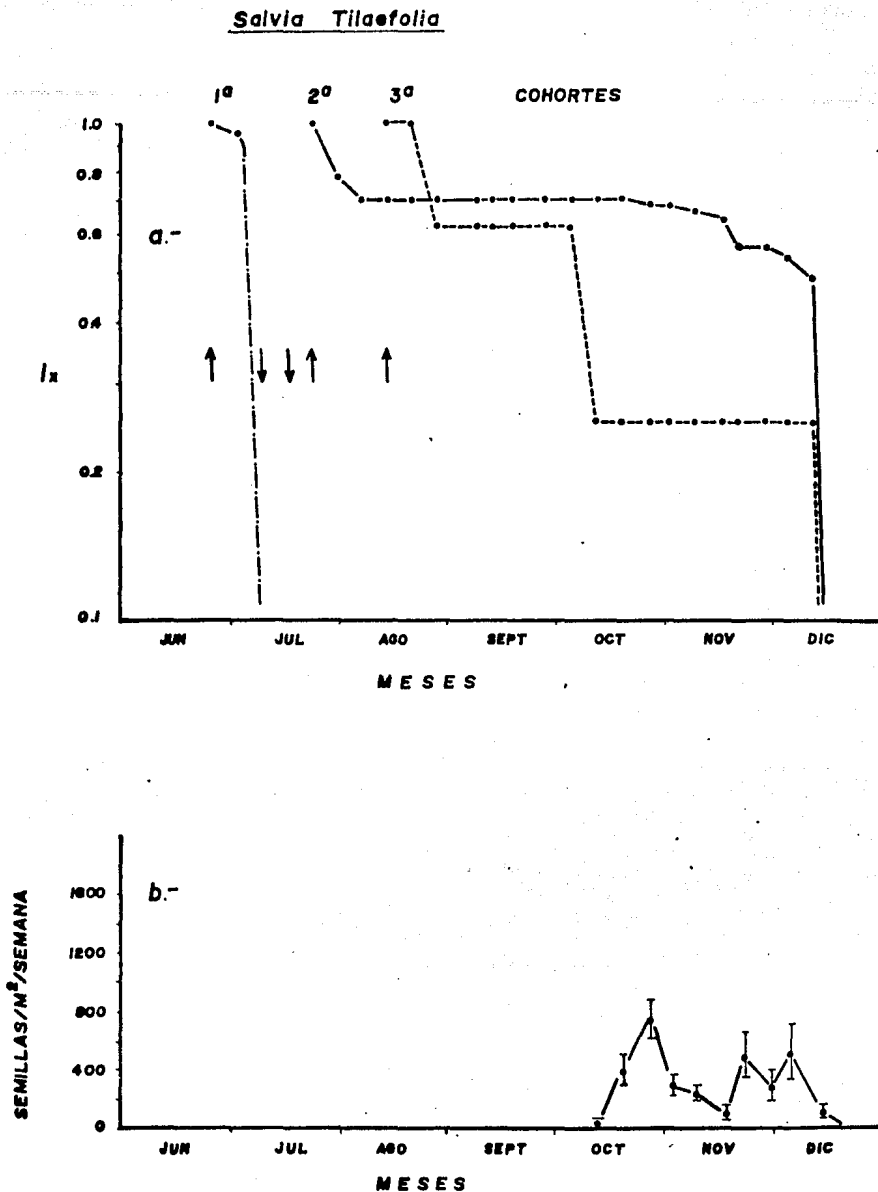


Figura 15.- a) Curvas de sobrevivencia de cohortes de plántulas de *Salvia tilaefolia*. El tamaño de muestra de cada cohorte se presenta en la Tabla 4 (↑ = emergencia de cohortes, ↓ = deshierbes). b) Lluvia de semillas de *Salvia tilaefolia* en el sistema agrícola estudiado. Se reporta el promedio y el error estándar (n=30).

mientras que Lopezia las liberó hacia finales del ciclo. En cuanto al número de semillas liberadas, Lopezia y Galinsoga fueron las especies que mas semillas aportaron al banco (figuras 12b, 13b, 14b y 15b).

La probabilidad de llegar a la edad reproductiva y la fecundidad (número de frutos por individuo) fueron consistentemente mas altas en la segunda cohorte (Tabla 4). Se compararon las probabilidades de llegar a la edad reproductiva entre cohortes por medio de la prueba de G (Sokal & Rohlf 1979) y de manera consistente se encontraron diferencias significativas entre ellas (Tabla 4). De igual forma, se compararon las fecundidades de la segunda y tercera cohorte por medio de la prueba de Mann-Whitney (Daniel 1978), y en todos los casos parece haber diferencias significativas (Tabla 4). Dado este comportamiento de la sobrevivencia y la fecundidad, la adecuación relativa fue claramente mas alta en la segunda cohorte y tendió a decrecer en cohortes posteriores.

En términos de la producción total de frutos, la segunda cohorte contribuyó en todos los casos con mas del 90% del total de frutos registrados durante todo el ciclo agrícola en los cuadros permanentes de observación. En el caso de Acalypha, no obstante que la segunda y tercera cohorte fueron similares en términos numéricos (Fig. 11), la segunda cohorte contribuyó con el 91.9% del total de frutos producidos. En los casos de Lopezia, Galinsoga y Salvia, donde la segunda cohorte fue mas numerosa (Fig. 11), la contribución fue de 99.7, 99.5 y 99.7% respectivamente. De ahí que se infiera que en todos los casos la cohorte que emergió justo después de las labores de deshierbe, aportó la gran mayoría de las semillas que ingresaron al banco durante el ciclo agrícola.

No obstante que de manera consistente la segunda cohorte fue la mas exitosa, la jerarquía reproductiva en esta cohorte fue considerable (Figuras 16 y 17). En el caso de la segunda cohorte de Acalypha, mas del 50% de los individuos reproductivos produjeron entre 1 y 7 frutos, mientras que una minoría de los individuos reproductivos produjeron mas de 30 frutos (Fig. 16a). Esta distribución asimétrica de la fecundidad hizo que en esta segunda cohorte, el 20.2% de los individuos reproductivos produjeran el 50.3% de los frutos. La distribución del número de frutos por individuo reproductivo en la tercera cohorte de Acalypha también fue asimétrica (Fig. 16b). No obstante que la contribución que esta cohorte hizo al banco fue pequeña (8.1%), también en esta cohorte la contribución individual fue desigual ya que el 22.9% de los individuos reproductivos produjeron el 51.3% del total de frutos de esta cohorte.

En los casos de Lopezia, Galinsoga y Salvia, la desigualdad reproductiva en la cohorte mas exitosa (2a) también fue considerable (Fig. 17). En Lopezia, mas del 50% de los individuos reproductivos de la segunda cohorte produjeron menos de 25 frutos y una minoría produjo mas de 100 frutos (Fig. 17a). En este caso, el 11.9% de los individuos reproductivos contribuyeron con el 50.5% de los frutos producidos. En Galinsoga, la distribución de la fecundidad también fue asimétrica (Fig. 17b), de tal forma que el 15.7% de los individuos reproductivos produjeron el 51.2% de los capitulos. En Salvia, el 24.1% de los individuos reproductivos contribuyeron con el 53.5% del total de frutos.

Con el objeto de detectar la posible heterogeneidad demográfica que pudiera generar las diferencias topográficas en el interior de la milpa, se analizó el comportamiento de la sobrevivencia y fecundidad entre valles y lomos de los surcos (Tabla 5). Este análisis se llevó a cabo en el contexto de la observación de que los surcos se desmoronan

Tabla 4.- Exito relativo de las cohortes emergidas durante el ciclo agrícola para las 4 arvenses más importantes en el sistema estudiado. Letras distintas representan valores estadísticamente diferentes ($p < 0.01$) y letras iguales a valores estadísticamente iguales ($p > 0.05$).

| ESPECIE/COHORTE | li | mi | Wi | wi | n |
|---------------------------------------|---------------|----------|--------|-------|----------|
| <i>Acalypha indica</i> var. mexicana. | | | | | |
| 1a Cohorte | ---- 0.0000 a | 0.000 - | 0.000 | 0.000 | 624(0) |
| 2a Cohorte | ---- 0.8966 c | 10.375 a | 9.302 | 1.000 | 232(208) |
| 3a Cohorte | ---- 0.2941 b | 2.700 b | 0.794 | 0.085 | 238(70) |
| 4a Cohorte | ---- 0.0000 a | 0.000 - | 0.000 | 0.000 | 36(0) |
| 5a Cohorte | ---- 0.0000 a | 0.000 - | 0.000 | 0.000 | 3(0) |
| <i>Lopezia racemosa</i> | | | | | |
| 1a Cohorte | ---- 0.0000 a | 0.000 - | 0.000 | 0.000 | 9(0) |
| 2a Cohorte | ---- 0.8379 b | 39.527 a | 33.119 | 1.000 | 401(336) |
| 3a Cohorte | ---- 0.1892 a | 4.571 b | 0.864 | 0.026 | 37(7) |
| <i>Galinsoga parviflora</i> | | | | | |
| 1a Cohorte | ---- 0.0000 a | 0.000 - | 0.000 | 0.000 | 20(0) |
| 2a Cohorte | ---- 0.7527 b | 27.857 a | 20.968 | 1.000 | 93(70) |
| 3a Cohorte | ---- 0.2083 a | 1.600 b | 0.333 | 0.015 | 24(5) |
| 4a Cohorte | ---- 0.0000 a | 0.000 - | 0.000 | 0.000 | 1(0) |
| <i>Salvia tiliaefolia</i> | | | | | |
| 1a Cohorte | ---- 0.0000 a | 0.000 - | 0.000 | 0.000 | 18(0) |
| 2a Cohorte | ---- 0.5686 b | 30.483 - | 17.332 | 1.000 | 51(29) |
| 3a Cohorte | ---- 0.1250 a | 2.000 - | 0.250 | 0.014 | 8(1) |

li=Probabilidad de que los individuos de la cohorte i alcancen la edad reproductiva.

mi=Fecundidad; número promedio de frutos (o capítulos) por individuo reproductivo de la cohorte i.

Wi=Adecuación absoluta; producto de li x mi.

wi=Adecuación relativa; cociente de la adecuación absoluta entre la adecuación absoluta más alta.

n =Tamaño de muestra; número de individuos que se usaron para el cálculo de li. Entre parentesis aparece el número de individuos usados para el cálculo de mi.

- =indica que no se hizo la prueba estadística.

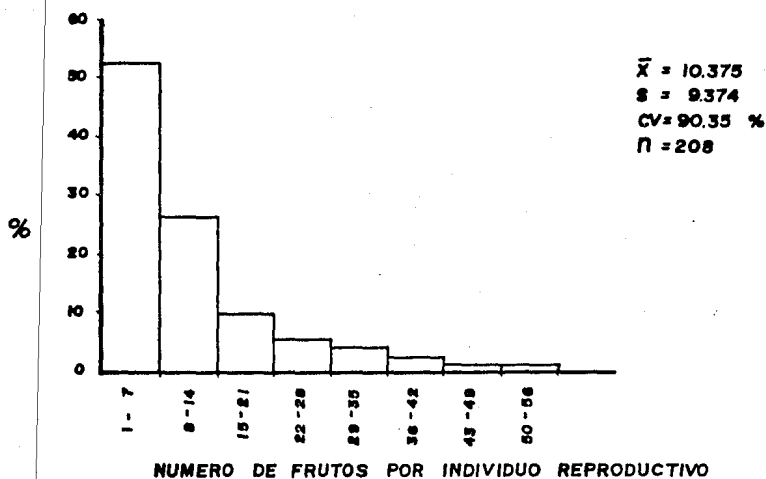
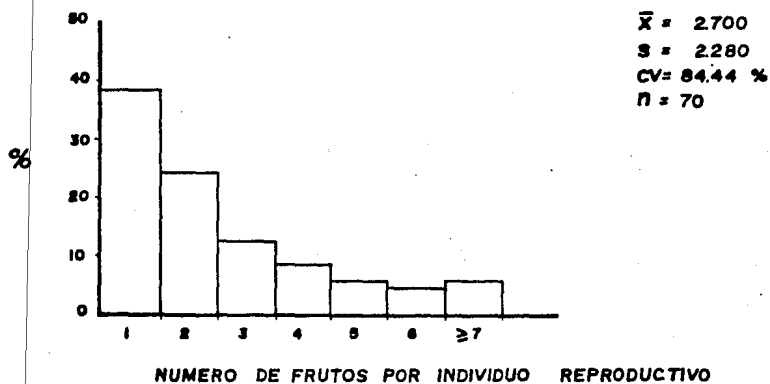
Acalypha indica var. mexicana (2ª COHORTE)Acalypha indica var. mexicana (3ª COHORTE)

Figura 16.- Distribuciones del número de frutos por individuo reproductivo para la segunda y tercera cohorte de Acalypha indica var. mexicana en el sistema agrícola estudiado.

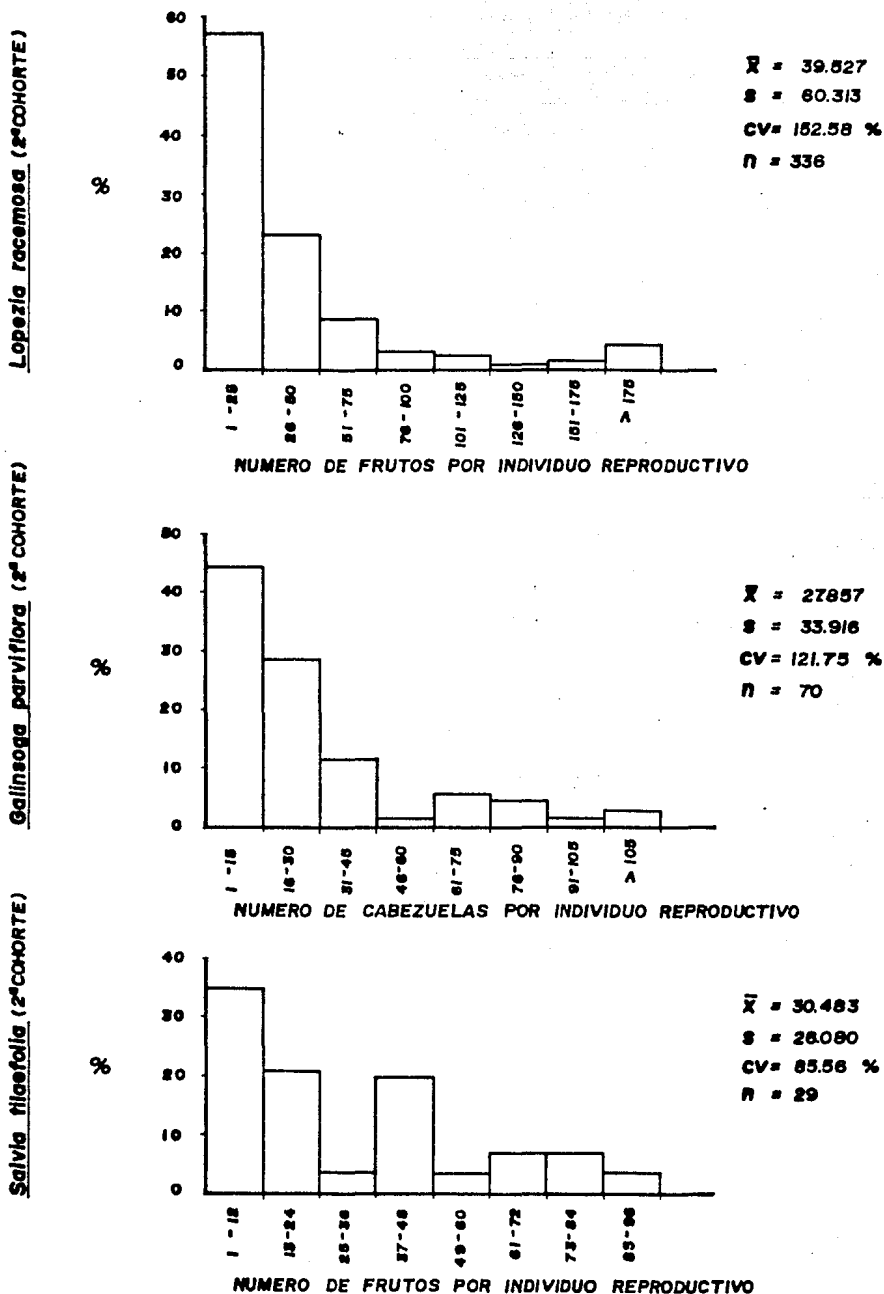


Figura 17.- Distribuciones del número de frutos (ó cabezuelas) por individuo reproductivo para la segunda cohorte de Lopezia racemosa, Galinsoga parviflora y Salvia tiliaefolia en el sistema agrícola estudiado.

Tabla 5.- Exito de las cohortes emergidas en las zonas de lomos y --- valles de los surcos para las 4 arvenses mas importantes en el sistema agrícola estudiado. Ver Tabla 4 para la simbología.

| ESPECIE/COHORTE/HABITAT | li | mi | Wi | wi | n |
|--------------------------------------|----------|----------|--------|-------|----------|
| <i>Acalypha indica</i> var. mexicana | | | | | |
| 2a Cohorte | | | | | |
| Lomos | 0.9911 d | 12.955 c | 12.839 | 1.000 | 112(111) |
| Valles | 0.8083 c | 7.423 b | 6.000 | 0.467 | 120(97) |
| 3a Cohorte | | | | | |
| Lomos | 0.3782 b | 3.022 a | 1.142 | 1.000 | 119(45) |
| Valles | 0.2101 a | 2.120 a | 0.445 | 0.389 | 119(25) |
| <i>Lopezia racemosa</i> | | | | | |
| 2a Cohorte | | | | | |
| Lomos | 0.8671 b | 31.707 b | 27.493 | 0.735 | 173(150) |
| Valles | 0.8158 b | 45.833 b | 37.390 | 1.000 | 228(186) |
| 3a Cohorte | | | | | |
| Lomos | 0.2105 a | 5.000 a | 1.052 | 1.000 | 19(4) |
| Valles | 0.1667 a | 4.000 a | 0.666 | 0.633 | 18(3) |
| <i>Galinsoga parviflora</i> | | | | | |
| 2a Cohorte | | | | | |
| Lomos | 0.7955 b | 27.257 a | 21.682 | 1.000 | 44(35) |
| Valles | 0.7143 b | 28.457 a | 20.326 | 0.937 | 49(35) |
| 3a Cohorte | | | | | |
| Lomos | 0.3846 a | 1.600 - | 0.615 | 1.000 | 13(5) |
| Valles | 0.0000 a | 0.000 - | 0.000 | 0.000 | 11(0) |
| <i>Salvia tilaefolia</i> | | | | | |
| 2a Cohorte | | | | | |
| Lomos | 0.4545 a | 22.300 a | 10.135 | 0.444 | 22(10) |
| Valles | 0.6552 a | 34.789 a | 22.793 | 1.000 | 29(19) |

con el paso del tiempo por efecto de la precipitación. En particular, las crestas o lomos de los surcos se desmoronan y los sedimentos se acarrearán hacia los valles donde estos pueden acumularse o arrastrarse dependiendo de la pendiente local de los valles. Dado que los sedimentos se arrastran hacia los valles, el análisis se hizo tratando de evaluar si los valles son un ambiente más "riesgoso" para las plántulas.

En Acalypha, la probabilidad de llegar a la edad reproductiva fue significativamente mayor en la zona de los lomos para la segunda y tercera cohorte, mientras que la fecundidad fue mayor solo para la segunda cohorte (Tabla 5). El análisis de los datos mostró que la adecuación relativa de Acalypha fue mayor en la zona de los lomos para la segunda y tercera cohortes (Tabla 5). Una prueba de Kolmogorov-Smirnov mostró que las distribuciones del número de frutos por individuo reproductivo entre lomos y valles de la segunda cohorte (Fig. 18) son estadísticamente diferentes ($p < 0.01$). En el caso de la tercera cohorte, las distribuciones de la fecundidad entre lomos y valles fueron estadísticamente iguales. No obstante el hecho de que la probabilidad de llegar a la edad reproductiva sea mayor en la zona de los lomos hace que la adecuación relativa sea más alta en esta zona, se desconoce si las adecuaciones son estadísticamente distintas para esta cohorte (Tabla 5).

El análisis de Acalypha muestra que al menos para la segunda cohorte, la zona de los lomos parece ser un ambiente más favorable y que el comportamiento diferencial en ambos hábitats puede generar parte de la jerarquía reproductiva observada (Fig 16). Sin embargo, en los casos de Lopezia, Galinsoga y Salvia, ni las probabilidades de llegar a la edad reproductiva ni las fecundidades fueron estadísticamente diferentes, por lo que las adecuaciones relativas no mostraron diferencias consistentes entre hábitats (Tabla 5). De ahí que se infiera que solo en el caso de Acalypha las diferencias topográficas generan heterogeneidad demográfica.

c) Tasa de incremento de las arvenses.-

Como ya se mencionó en la metodología, la tasa finita de incremento se calculó utilizando la expresión propuesta por Mortimer (1983):

$$\lambda = \sum K_i P_i F_i + b$$

La proporción de semillas del banco que emergen en la cohorte i (K_i), se calculó como el cociente de plántulas emergidas en la cohorte i sobre el número de semillas que había originalmente al inicio del ciclo agrícola. Los valores de K_i calculados de la manera anteriormente descrita aparecen en la columna K en cada una de las Tablas que describen el cálculo de las tasas de incremento de las 4 arvenses más abundantes (Tablas 6, 7, 8 y 9). La probabilidad que tienen las plántulas de la cohorte i de llegar a la edad reproductiva (P_i) ya ha sido presentada en la Tabla 4 y estos mismos valores aparecen en la columna P de las tablas que muestran el cálculo de las tasas de incremento (Tablas 6, 7, 8 y 9).

La fecundidad de las cohortes ya ha sido calculada como número promedio de frutos producidos por individuo reproductivo (ver Tabla 4). Sin embargo, la ecuación de Mortimer requiere del número promedio de semillas producidas por individuo reproductivo de la cohorte i (F_i), por lo cual se hizo uso de los promedios del número de semillas por fruto (Figura 19).

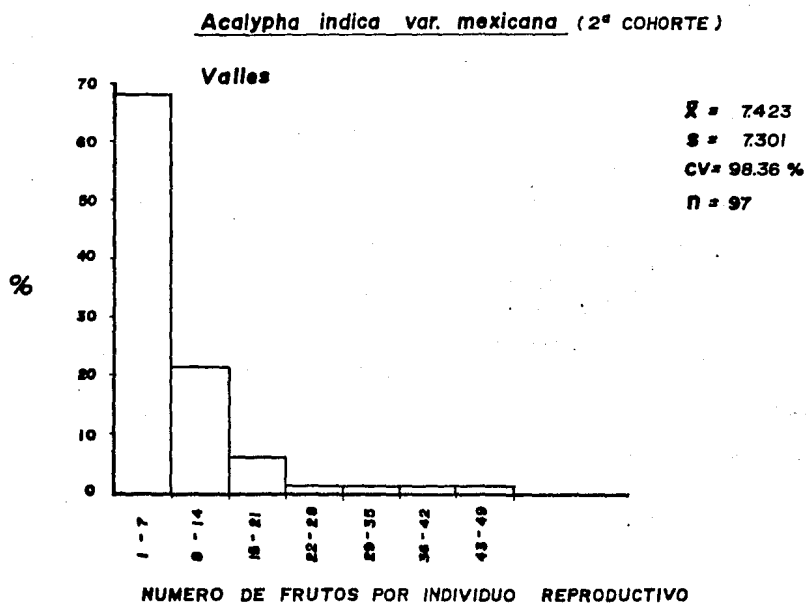
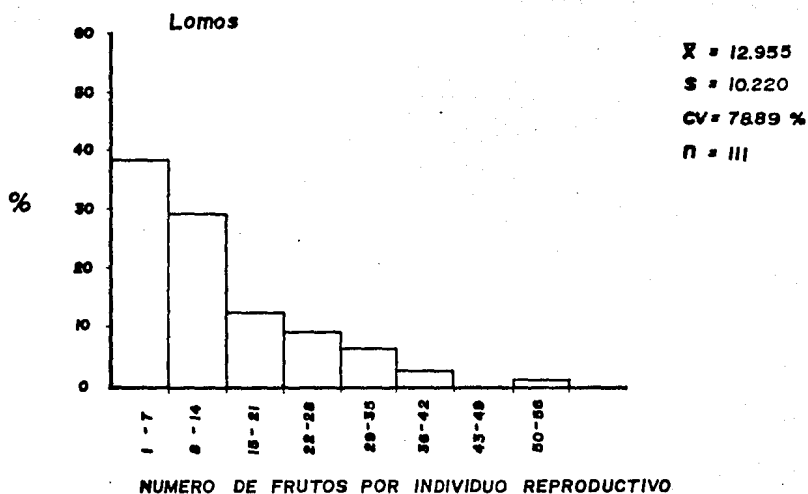
Acalypha indica var. *mexicana* (2ª COHORTE)

Figura 18.- Distribuciones del número de frutos por individuo reproductivo para la zona de lomos y valles en la segunda cohorte de *Acalypha indica* var. *mexicana* en el sistema agrícola estudiado.

Tabla 6.- Cálculo de la tasa finita de incremento de Acalypha indica var. mexicana en el sistema agrícola estudiado.

| COHORTE | Ki | Pi | Fi | KiPiFi |
|---------|--------|--------|---------|--------|
| 1 | 0.0152 | 0.0000 | 0.0000 | 0.0000 |
| 2 | 0.0070 | 0.8966 | 24.9871 | 0.1568 |
| 3 | 0.0063 | 0.2941 | 6.5027 | 0.0120 |
| 4 y 5 | 0.0003 | 0.0000 | 0.0000 | 0.0000 |

$$\sum KiPiFi = 0.1688 +$$

$$b = 0.4338 +$$

$$\lambda = 0.6026$$

Tabla 7.- Cálculo de la tasa finita de incremento de Lopezia racemosa en el sistema agrícola estudiado.

| COHORTE | Ki | Pi | Fi | KiPiFi |
|---------|--------|--------|----------|--------|
| 1 | 0.0004 | 0.0000 | 0.0000 | 0.0000 |
| 2 | 0.0200 | 0.8379 | 405.1518 | 6.7895 |
| 3 | 0.0019 | 0.1892 | 46.8528 | 0.0168 |

$$\sum KiPiFi = 6.8063 +$$

$$b = 0.2138 +$$

$$\lambda = 7.0201$$

Tabla 8.- Cálculo de la tasa finita de incremento de Galinsoga parviflora en el sistema agrícola estudiado.

| COHORTE | K_i | P_i | F_i | $K_i P_i F_i$ |
|---------|--------|--------|----------|-------------------------------|
| 1 | 0.0044 | 0.0000 | 0.0000 | 0.0000 |
| 2 | 0.0212 | 0.7527 | 546.5543 | 8.7215 |
| 3 | 0.0049 | 0.2083 | 31.3920 | 0.0320 |
| 4 y 5 | 0.0006 | 0.0000 | 0.0000 | 0.0000 |
| | | | | $\Sigma K_i P_i F_i = 8.7535$ |
| | | | | $b = 0.4200$ |
| | | | | $\lambda = 9.1735$ |

Tabla 9.- Cálculo de la tasa finita de incremento de Salvia tiliaefolia en el sistema agrícola estudiado.

| COHORTE | K_i | P_i | F_i | $K_i P_i F_i$ |
|---------|--------|--------|----------|-------------------------------|
| 1 | 0.0065 | 0.0000 | 0.0000 | 0.0000 |
| 2 | 0.0184 | 0.5686 | 125.7424 | 1.3155 |
| 3 | 0.0029 | 0.1250 | 8.2500 | 0.0030 |
| | | | | $\Sigma K_i P_i F_i = 1.3185$ |
| | | | | $b = 0.4947$ |
| | | | | $\lambda = 1.8132$ |

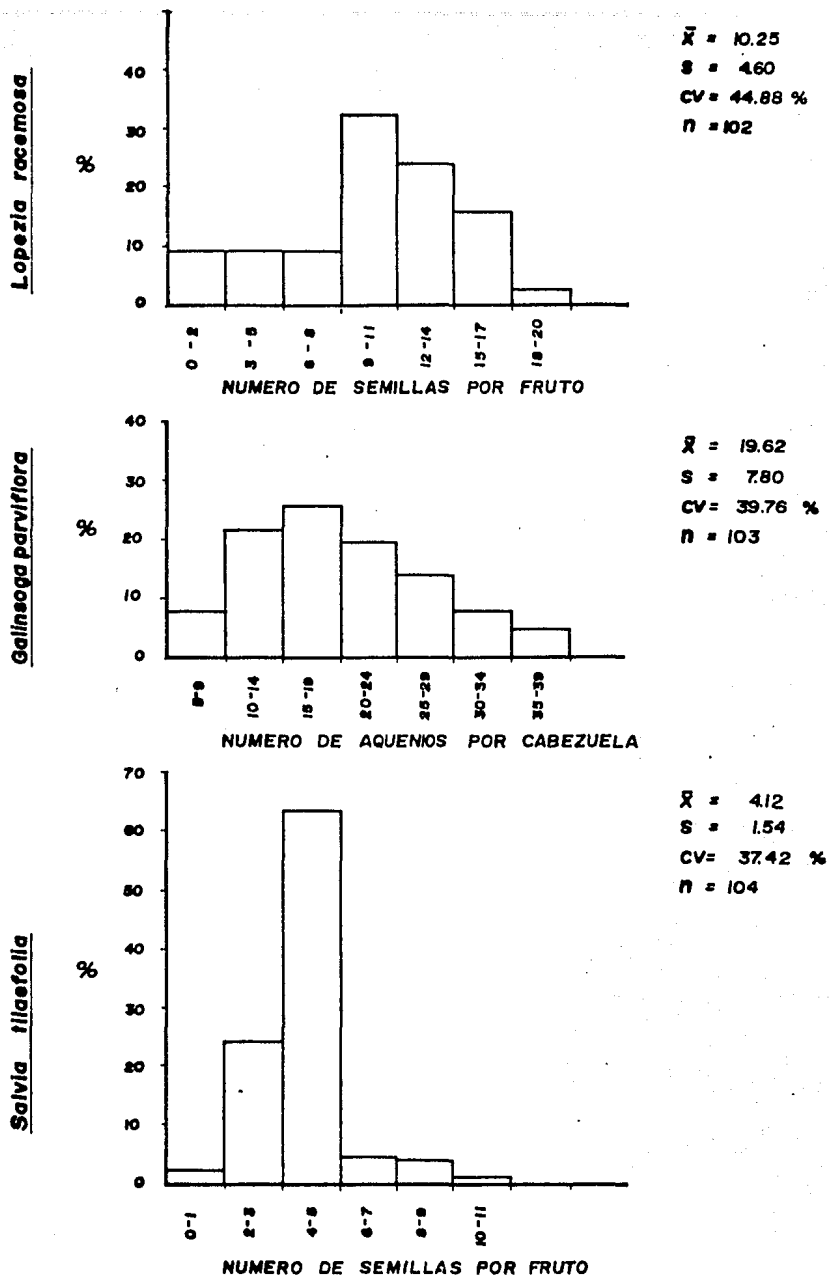


Figura 19.- Distribuciones del número de semillas por fruto (ó aquenos por -
cabezuela) para Lopezia racemosa, Galinsoga parviflora y Salvia -
tiliaefolia en el sistema agrícola estudiado.

En el caso de Lopezia, el muestreo de frutos mostró que el 21.35% de las semillas contenidas en los frutos eran vanas y el resto (78.65%) semillas enteras. El número de semillas enteras por fruto fluctuó entre 0 y 19 semillas y tuvo un promedio de 10.25 semillas por fruto (Fig. 19a). En el caso de Galinsoga, el 21% de los aquenios contenidos en los capítulos fueron vanos y el resto (79%), aquenios enteros. La variación en el número de aquenios enteros por capítulo fluctuó entre 6 y 38 con un promedio de 19.62 aquenios por capítulo (Fig. 19b). En el caso de Salvia, las semillas vanas representaron solo el 2.28% del total de semillas contenidas en los frutos y el resto (97.72%) estuvo constituido por semillas enteras. El número de semillas enteras por fruto fluctuó entre 0 y 10, con un promedio de 4.12 semillas por fruto (Fig. 19c). El número promedio de semillas producidas por individuo reproductivo de la cohorte i (F_i) que aparece en la columna E de las Tablas 7, 8 y 9 se calculó como el producto del número promedio de frutos (o capítulos) producidos por individuo (Tabla 4) multiplicado por el número promedio de semillas (o aquenios) producidos por fruto (o capítulo) (Fig. 19).

El cálculo de F_i en Acalypha fue distinto ya que durante el estudio se descubrió que esta especie presenta frutos polimórficos. La mayoría de los frutos son triloculares en donde la unidad de dispersión es cada una de las tres semillas contenidas en estos frutos. El otro morfo está representado por frutos uniloculares en donde la unidad de dispersión es el fruto que contiene solo una semilla. La captura de semillas en las trampas destinadas a estimar la lluvia de semillas permitió determinar que del total de semillas capturadas, el 87.72% estuvo constituido por semillas provenientes de frutos triloculares, mientras que el resto (12.28%) fue de semillas provenientes de frutos uniloculares. Estos porcentajes de semillas permitieron a su vez estimar que la población de frutos que liberó estas semillas estuvo constituido por un 70.42% de frutos triloculares y un 29.58% de uniloculares. Si suponemos que las semillas capturadas en las trampas reflejan la proporción de frutos presentes en los individuos reproductivos, el número promedio de semillas producidas por individuo reproductivo (F_i) puede calcularse descomponiendo al promedio de frutos por individuo en sus componentes mono y trilocular. Así, el 70.42% del promedio de frutos por individuo de la cohorte i (Tabla 4) se multiplicó por 3 (frutos triloculares) y el resto (29.58%) por 1 (frutos uniloculares). Tal procedimiento permitió calcular el promedio de semillas producidas por individuo reproductivo de la cohorte i (F_i) que aparece en la columna F de la Tabla 6.

El parámetro b de la ecuación de Mortimer (1983) se calculó como el producto de 2 probabilidades determinadas independientemente. La primera probabilidad se calculó como la proporción de semillas presentes al inicio del ciclo agrícola (N_0) que logran persistir viables tanto durante la época de emergencia de plántulas como durante la época de las labores de deshierbe. Estas probabilidades ya fueron calculadas en la Tabla 3. La otra probabilidad fue calculada como la proporción de las semillas enterradas en bolsas de organza que lograron persistir viables hasta el inicio del siguiente ciclo agrícola. El producto de estas 2 probabilidades constituye el parámetro b que aparece en las Tablas que muestran el cálculo de la tasa finita de incremento de las 4 arvenses más abundantes (Tablas 6, 7, 8 y 9). En el caso de Acalypha, $b=0.4338$ (Tabla 6), lo cual significa que el 43.38% de las semillas presentes al inicio del ciclo agrícola (1983) logran persistir hasta el inicio del siguiente ciclo. En el caso de Lopezia,

el 21.38% de las semillas iniciales logran persistir hasta el siguiente ciclo (Tabla 7). En el caso de Galinsoga y Salvia, el porcentaje es de 42.0 y 49.47% respectivamente (Tablas 8 y 9).

De acuerdo a la expresión propuesta por Mortimer (1983) para estimar la tasa finita de incremento (λ) de arvenses anuales, Galinsoga y Lopezia, malezas muy abundantes en los cultivos de maíz del Valle de México (Villegas 1969), mostraron las tasas de incremento mas altas (Tablas 7 y 8). Salvia, la cual no es de las arvenses mas importantes en el cultivo de maíz del Valle de México (Villegas 1969), mostró una tasa menor aunque mayor que 1 (Tabla 9). En el caso de Acalypha, la cual es localmente muy abundante en los cultivos de alfalfa, la tasa finita de incremento fue menor que 1 (Tabla 6).

En todos los casos, la primera cohorte no tuvo ninguna contribución a la tasa finita de incremento ya que fue totalmente eliminada por las prácticas de deshierbe (Tablas 6, 7, 8 y 9). En los casos de Galinsoga, Lopezia y Salvia, las cuales tuvieron tasas mayores que 1 ($\lambda > 1$), la segunda cohorte fue claramente la que mayor contribución tuvo en las tasas de incremento de estas especies. En cambio en el caso de Acalypha, la cual tuvo un incremento menor que 1 ($\lambda < 1$), la tasa estuvo determinada por el componente de sobrevivencia de sus semillas (b) y su baja producción de semillas (Tabla 6).

DISCUSION.-

El objetivo del presente trabajo fue el describir la dinámica de poblaciones de las principales arvenses presentes en un cultivo de maíz de temporal del Valle de México. Tuvo particular interés en describir los cambios numéricos que ocurren durante el ciclo agrícola de un sistema que es actualmente el sistema agrícola predominante en el Valle de México (Villegas 1979) y ciertamente el cultivo mas importante en la agricultura campesina de México (Camou et al. 1982). En particular, el sistema estudiado cumplía 7 años de monocultivo de maíz tras haberse dedicado tiempo atrás al cultivo de alfalfa. En este contexto, resultó importante registrar los cambios en el gremio de arvenses asociados al monocultivo de maíz en el sistema de rotación maíz-alfalfa.

a) Banco de semillas.-

La cantidad total de semillas encontradas en el suelo en los 3 muestreos del ciclo agrícola (53913, 24169 y 135770 semillas/m.2.) cae dentro del espectro de valores encontrados para los diversos sistemas agrícolas de las regiones de clima templado (ver Tabla 1). En términos cuantitativos no existen diferencias importantes entre el banco de semillas de los sistemas agrícolas modernos de los llamados países desarrollados (Tabla 1) y el banco de semillas de un sistema agrícola de temporal con un manejo agrícola tradicional como el sistema estudiado. Las diferencias son mas de índole cualitativa y se refieren al hecho de que algunas de las especies dominantes en el sistema son arvenses de distribución restringida a México (ej. Lopezia racemosa, Acalypha indica var. mexicana).

Numericamente, el banco de semillas estuvo dominado por 5 especies. Estas 5 especies representaron durante el ciclo agrícola mas del 95% de las semillas presentes en el banco. Esta dominancia concentrada en pocas especies es una de las características de los bancos de semillas de arvenses de los sistemas agrícolas anuales (H.A. Roberts 1970, 1981).

Otra característica que es distintiva del banco de semillas de los sistemas anuales es que su distribución vertical a lo largo del perfil de laboreo se encuentra en constante cambio por efecto del ingreso de nuevas semillas a la superficie cada año y la incorporación al suelo por efecto del laboreo (H.A. Roberts 1970, 1981). Si se comparan las figuras que muestran la abundancia de semillas de las especies mas abundantes en los 2 estratos analizados (Figuras 5, 6 y 7), se puede ver claramente los cambios ocurridos en la distribución vertical del banco durante el ciclo agrícola. En el primer muestreo (Fig. 5), hecho después de las labores de barbecho, rastreo y preparación de los surcos para la siembra, la abundancia de semillas fue similar en los 2 estratos, ya que uno de los efectos generales del laboreo es la homogeneización del banco en todo el perfil de laboreo (Roberts 1963a, Roberts & Stokes 1965). En el segundo muestreo (Fig. 6), hecho después de las labores de deshierbe mediante el paso de la yunta y de la emergencia de varias cohortes de plantas, la abundancia de semillas fue menor en el estrato superficial. Podría pensarse que aparentemente la reducción en el estrato superficial fue debida principalmente a la pérdida de semillas por germinación exitosa (emergencia de plántulas). Sin embargo, la germinación exitosa representó un bajo porcentaje (2-3%) del banco de semillas inicial (Fig. 11), y por lo tanto la

reducción en la abundancia de semillas superficiales pudo haberse debido a otras fuentes de pérdida de semillas como la germinación fallida, depredación o parasitismo. No obstante que no se detectó la causa de la reducción, los datos muestran que la pérdida de semillas ocurre principalmente en el estrato superficial del suelo.

El muestreo hecho al final del ciclo agrícola (Fig. 7) mostró que el patrón de abundancia vertical se revirtió ya que la abundancia de semillas fue mayor en el estrato superficial, sobre todo para las especies que tuvieron mayores tasas de incremento. Este patrón de abundancia fue ocasionado por el aporte de nuevas semillas a la superficie de las cohortes exitosas y es típico de los bancos de semillas muestreados justo después de la lluvia de semillas (Kellman 1978). Sin embargo, un aspecto que resulta muy difícil de explicar es el hecho de que la abundancia de semillas en el estrato más profundo (10-20 cm.) se incrementó entre el segundo y el tercer muestreo (ver figuras 6 y 7). La dificultad estriba en que, entre el segundo y tercer muestreo no hubo perturbaciones del suelo que pudiera haber ocasionado movimientos verticales de semillas y por tanto un incremento en la abundancia de semillas en el estrato profundo. Existe la posibilidad de que haya habido migración vertical de semillas; sin embargo, esta hipótesis requiere de verificación ya que este fenómeno está poco documentado para suelos de sistemas agrícolas anuales. No obstante que este último aspecto resulta difícil de explicar, los cambios en la abundancia vertical observados a lo largo del ciclo agrícola son los cambios típicos de los suelos de los sistemas agrícolas modernos (ej. Roberts 1963a, Roberts & Stokes 1965, Soriano et al. 1968, Kellman 1978).

El banco de semillas de todo el gremio de arvenses se redujo en un 55.17% durante la época de emergencia de plántulas y labores de deshierbe. Sin embargo, hacia finales del ciclo y tras la lluvia de semillas, el banco tuvo un incremento neto que equivalió a más de 2 veces (2.51) del número inicial de semillas. La reducción observada en el banco de semillas (55.17%) se aproxima al límite superior del rango de reducciones anuales (30-60%) que se ha detectado en el banco de semillas de suelos que se someten a diversas prácticas agrícolas que impiden el ingreso de nuevas semillas durante un ciclo agrícola (Roberts 1970), aunque sigue siendo un valor menor que el logrado mediante el uso eficiente de herbicidas por varios años (H.A. Roberts 1981). Por otra parte, se desconoce si existen estudios análogos que permitan comparar el incremento neto observado en el banco de semillas con el logrado bajo las prácticas normales de manejo de otros sistemas agrícolas anuales. Las escasas evidencias disponibles permiten establecer que el incremento observado en el presente estudio es mucho menor que el registrado para comunidades de arvenses en ausencia de cultivo y sus prácticas agrícolas (14.36) e inclusive menor que el de comunidades sin el componente cultivado pero con uso de diferentes herbicidas (5.08-11.21) (Leguizamón & Roberts 1982).

La sobrevivencia de semillas de las 5 especies más abundantes (Tabla 3) fluctuó entre 20 y 56% durante el período de emergencia de plántulas y de labores de deshierbe. La germinación exitosa representó un pequeño porcentaje (2-3%, ver Fig. 11) del banco inicial de semillas y de hecho solamente explicó entre el 3 y el 7% de las pérdidas registradas durante ese período. La importancia relativa de la germinación fallida, la depredación, el parasitismo y otras fuentes de pérdida de semillas no se pudieron detectar en el presente trabajo. No obstante que para estas especies su magnitud parece ser importante, ya

que explican gran parte de las pérdidas (93-97%), actualmente se desconoce su papel como regulador de la dinámica del banco de semillas de arvenses.

La sobrevivencia de las semillas enterradas en bolsas de organza (Figuras 8 y 9) contiene un elemento artificial: el hecho de haber sido excluidas de depredadores por la tela de organza. Además, las semillas se enterraron a una misma profundidad en el borde de la milpa cuando en realidad se sabe que el régimen de perturbación del suelo y la profundidad afectan la sobrevivencia de semillas de arvenses (Roberts & Dawkins 1967, Roberts & Feast 1972, 1973a). Sin embargo, dada la dificultad de mantener un número conocido de semillas en un sitio fijo dentro de un sistema en el que el suelo se encuentra en constante movimiento, se tuvo que optar por enterrarlas en el borde. De ahí que la probabilidad que tienen las semillas que ya han pasado la época de emergencia y deshierbes de persistir viables hasta el inicio del siguiente ciclo agrícola deba de considerarse como una mera aproximación.

El producto de la probabilidad que tienen las semillas iniciales de persistir durante las primeras etapas (Tabla 3) multiplicada por la probabilidad que tienen estas últimas de sobrevivir hasta el inicio del siguiente ciclo agrícola (Figuras 8 y 9), determinaron el parámetro b de la expresión de Mortimer (1983) (Tablas 6, 7, 8 y 9). Este componente de sobrevivencia fluctuó entre 21 y 49% para las 4 especies más abundantes y representa la fracción de semillas iniciales que logran persistir hasta el inicio del siguiente ciclo para las condiciones de manejo del sistema estudiado. Esta fracción de semillas permite a las arvenses sobrevivir aún sin el ingreso de nuevas semillas durante el ciclo agrícola. También, es la fracción responsable de que se genere sobreposición de generaciones en el banco cuando hay ingreso de nuevas semillas. Si suponemos que la tasa de agotamiento de banco de semillas es exponencial (H.A. Roberts 1970, 1981) y que los valores de sobrevivencia anual (b) encontrados en este estudio son los valores típicos para las condiciones de monocultivo de maíz, podemos calcular el tiempo que las semillas de arvenses permanecen en el suelo. Usando el modelo exponencial para la sobrevivencia de semillas (Roberts 1972), los tiempos requeridos para agotar el 90 y 99% del banco de semillas es de 1.49 y 2.99 años para el caso de Lopezia, 2.64 y 5.29 años para Galinsoga, 3.15 y 6.30 años para Acalypha y 4.03 y 8.07 años para Salvia. Estos valores de longevidad de semillas son ciertamente menores que la capacidad potencial que tienen las semillas de permanecer en el suelo, pero congruentes con los valores encontrados para semillas de algunas arvenses bajo condiciones de manejo agrícola (Roberts 1962, 1970, Roberts & Dawkins 1967, Roberts & Feast 1973a, 1973b) aunque en el caso de Lopezia la sobrevivencia fue un poco menor que la reportada para suelos agrícolas.

El conocimiento del período de tiempo que permanecen las semillas en un suelo agrícola nos permite estimar el tiempo requerido para erradicar a las poblaciones de arvenses si evitamos el ingreso de nuevas semillas. Sin embargo, el ingreso de semillas nuevas genera una estructura de edades en el banco. Esta estructura de edades está determinada por el patrón de sobrevivencia y el patrón de ingreso de nuevas semillas (fecundidad). La aproximación hecha a la estructura de edades del banco de semillas de las arvenses estudiadas (Fig. 10) muestra 2 patrones. Uno de los patrones está representado por las especies que tuvieron un incremento neto en el banco de semillas durante el ciclo agrícola ($\lambda > 1$), en el que las semillas de ingreso

reciente fueron mucho más abundantes que las semillas de años anteriores. Si las condiciones de monocultivo de maíz siguen favoreciendo a estas especies, la estructura de edades que se esperaría encontrar sería una estructura típica de especies en incremento (Wilson & Cussans 1975) en el que las semillas de recién ingreso están mejor representadas. En cambio en Acalypha, la cual tuvo un decremento neto en su banco de semillas ($\lambda < 1$), la estructura de edades del banco de semillas tuvo un patrón en el que las semillas de años anteriores fueron más abundantes que las de reciente ingreso (Fig. 10). En este caso, si las condiciones de monocultivo de maíz siguen siendo desfavorables para el ingreso de nuevas semillas y el reemplazo de la población, la estructura de edades que se esperaría encontrar sería una estructura típica de especies en proceso de extinción, en el que las semillas viejas están mejor representadas, las cuales con el paso del tiempo serán las responsables de la persistencia hasta la extinción local o las responsables del reinicio de una nueva etapa de incremento si las condiciones agrícolas cambian.

Se cree que la estructura de edades del banco de semillas refleja el éxito y la tendencia que las arvenses tienen en un sistema agrícola particular. También se considera que la contribución de las semillas de diferentes categorías de edad al reclutamiento de plántulas en los suelos agrícolas depende de la latencia de las semillas y la tendencia que la arvense tiene en el sistema agrícola (Naylor 1972, Wilson & Cussans 1975). En arvenses que tienden a incrementar numericamente y que poseen un período corto de latencia, existe evidencia de que las semillas de ingreso reciente dan origen a la mayoría de las plántulas reclutadas (Naylor 1972). En cambio en arvenses que poseen un período de latencia innata más prolongado, las semillas más viejas pueden dar lugar a un mayor porcentaje de las plántulas reclutadas (Wilson & Cussans 1975), y de hecho se cree que la estructura de edades y las características de la latencia pueden ser una fuente de variación del porcentaje de emergencia (H.A. Roberts 1981). Dado que desconocemos las características de la latencia de las 3 arvenses que tendieron a incrementar (Tablas 7, 8 y 9) y a tener una estructura de edades en el banco representada principalmente por semillas de reciente ingreso (Fig. 10), resulta difícil de establecer si en estas arvenses las semillas recientes contribuyen con la mayoría de las plántulas que se reclutan. En el caso de arvenses que tienden a decrecer, se cree que las semillas viejas son las responsables de la persistencia de la arvense (Wilson & Cussans 1975), como en el caso de Acalypha (Tabla 6).

Los cambios registrados en el banco de semillas durante el ciclo agrícola (Tabla 3) en el que Acalypha tendió a decrecer y Lopezia y Galinsoga tendieron a incrementar y representar un mayor porcentaje del banco de semillas total, parece constituir un cambio asociado al monocultivo de maíz. Se sabe que cada cultivo tiene una asociación de arvenses acoplada a las prácticas agrícolas que son típicas del cultivo y que la rotación continua de cultivos tiende a incrementar la riqueza de especies asociada a la rotación (Streibig 1979, Haas & Streibig 1982). El cambio de cultivo tiende a incrementar la riqueza de especies ya que las arvenses del cultivo anterior persisten como semillas y se favorece a las nuevas arvenses que están acopladas al nuevo cultivo (Roberts 1982, Chancellor 1985). Sin embargo, si después del cambio se mantiene en monocultivo a la nueva especie cultivada, la riqueza de especies tiende a disminuir si el tiempo que se mantiene el monocultivo es mayor que el tiempo que pueden persistir las semillas de las

arvenses del cultivo anterior en el suelo del nuevo cultivo. Si el monocultivo se sostiene por mas tiempo, la riqueza de especies tiende a decrecer hasta estabilizarse con un grupo de arvenses acopladas al nuevo cultivo (Chancellor 1985). En este sentido, algunas especies que no se detectaron en el banco de semillas pero que se observaron con escasa abundancia (Obs.pers.) en la milpa (ej. Taraxacum officinale y Oxalis corniculata), aparentemente representan arvenses del cultivo anterior (alfalfa) que se encuentran en proceso de extinción local (Obs. Pers.). En cambio en el caso de Acalypha, no obstante que parece ser una arvense del cultivo anterior (Obs. Pers.) y que tiende a decrecer, se puede suponer que la extinción lleva mucho mas tiempo ya que ha logrado aportar semillas al banco y por ende puede persistir por mas tiempo. Por otra parte, las especies que tienden a incrementar en el banco de semillas (Lopezia, Galinsoga y Salvia), parecen ser arvenses bien acopladas al cultivo de maíz en el Valle de México (Villegas 1969) y se puede suponer que si se mantiene el monocultivo, tenderán a ser las especies dominantes en el sistema estudiado.

b) Sobrevivencia y fecundidad de la fase activa.-

Dado que los sistemas agrícolas anuales se caracterizan por un continuo proceso de perturbación del suelo, la germinación de semillas de arvenses se presenta en pulsos de emergencia que dan origen a varias cohortes de plántulas. El número de cohortes durante un ciclo agrícola es muy variable y depende entre otros factores de la precipitación y la frecuencia de perturbaciones agrícolas (Chancellor & Peters 1972, Roberts & Potter 1980, Gilbey & Weiss 1980, Frick 1982). En este contexto, el número de cohortes registradas en este estudio (5) cae dentro del rango de cohortes que se han detectado en diferentes sistemas agrícolas anuales (Chancellor & Peters 1972, Gilbey & Weiss 1980, Frick 1982).

El porcentaje de emergencia que presentaron las cohortes registradas durante el ciclo agrícola con respecto al banco de semillas inicial fluctuó entre 2 y 3% (Fig. 11). Tales valores de emergencia son típicos de arvenses de sistemas agrícolas anuales (ver Tabla 2 y H.A. Roberts 1981) y confirman la idea de que las "infestaciones" de malezas agrícolas que se observan en los campos de cultivo solo representan la "punta de un iceberg" mucho mas grande (Roberts 1970). Las causas que subyacen a estos bajos valores de emergencia se desconocen. Sea cual fuese la causa, lo cierto es que este bajo porcentaje parece mantenerse con ligeras variaciones entre años y si se identifican las causas que producen las variaciones en la emergencia, es posible predecir las densidades de arvenses que se reclutan a la fracción activa en un cultivo a partir de una estimación del banco de semillas al inicio del ciclo agrícola (Roberts & Ricketts 1979, H.A. Roberts 1981). Esta predicción de la densidad de arvenses puede ser muy útil en la planeación del manejo de malezas, sobre todo cuando se conocen los umbrales de densidad que producen interferencia con el cultivo, ya que en este contexto la predicción contiene la reducción potencial del rendimiento del cultivo que se espera para esa densidad (Naylor 1970b, Zimdhal 1980).

La emergencia de plántulas en cohortes sucesivas mostró 2 patrones distintos (Fig. 11). En los casos de Acalypha, Amaranthus y Tinantia, la emergencia de plántulas mostró un patrón decreciente en cohortes sucesivas. En cambio, en los casos de Lopezia, Galinsoga y Salvia, la emergencia de plántulas se caracterizó por un patrón en el que la

emergencia de plántulas fue mayor en la segunda cohorte. Cabe destacar que en el primer grupo, la emergencia de plántulas fue mayor en la cohorte que fue eliminada por las prácticas de deshierbe mientras que en el segundo grupo la emergencia fue mínima en la primera cohorte y máxima en la cohorte que "escapó" a las prácticas de control. También resulta importante señalar que Acalypha, con un patrón decreciente de emergencia tendió a decrecer durante el ciclo agrícola mientras que Lopezia, Galinsoga y Salvia, las cuales invirtieron más plántulas en la cohorte que emergió después del deshierbe, tendieron a incrementar durante el ciclo. Se desconocen las causas de estos 2 patrones de emergencia.

Es evidente que el patrón de emergencia en el segundo grupo de especies resulta una característica de historia de vida clave para explicar una parte del éxito de estas arvenses en el cultivo de maíz, por lo que valdría la pena indagar la causa de este patrón de emergencia, sobre todo si se considera que las prácticas de deshierbe pueden representar una importante presión selectiva a lo largo de la historia agrícola que pudiera haber seleccionado este patrón de emergencia. Este pudiera ser un elemento importante para tratar de establecer las causas del porqué algunas arvenses nativas de México no han podido ser desplazadas por malezas eurasiáticas en el cultivo de maíz (Rzedowski 1978, 1979c, Rapoport et al. 1983).

En términos de su efecto en la fracción activa, el deshierbe eliminó solo a la primera cohorte, la cual representó un pequeño porcentaje con respecto al banco inicial de semillas. En cambio, resulta muy difícil de evaluar su impacto en la fracción pasiva, no obstante que se sabe que la perturbación estimula la germinación (Roberts & Dawkins 1967, Roberts & Feast 1973a). La segunda cohorte mostró en todos los casos una curva de sobrevivencia que se aproxima a una curva de tipo I, mientras que las cohortes posteriores mostraron una mayor mortalidad prereproductiva (Figuras 12, 13, 14 y 15). Por ende, la probabilidad de llegar a la edad reproductiva fue mayor en la segunda cohorte y tendió a decrecer en cohortes posteriores (Tabla 4). Aunque resulta difícil de establecer la causa de este comportamiento, se supone que pueden estar involucradas las interacciones competitivas unidireccionales que se establecen entre cohortes que emergen a diferentes tiempos (Ross & Harper 1972, Abul-Fatih & Bazzaz 1979). Si acaso este es el mecanismo que opera, se supone que la cohorte que emerge después de las prácticas de deshierbe es la que encuentra el ambiente más propicio para la sobrevivencia, y al acaparar los recursos reduce la sobrevivencia de las cohortes posteriores. Sea cual fuese el mecanismo, es importante señalar que los datos (Tabla 4) sugieren que para el sistema estudiado, el orden de emergencia es un factor importante que afecta la sobrevivencia de cohortes.

La lluvia de semillas fue claramente mayor para Galinsoga y Lopezia, y menor para Acalypha y Salvia (Figuras 12, 13, 14 y 15). Este aporte diferencial de semillas provocó que el banco de semillas tuviera una mayor contribución de Galinsoga y Lopezia hacia el final del ciclo agrícola (Tabla 3). El proceso de incorporación de nuevas semillas al suelo fue debido en su mayor parte (>90%) a la segunda cohorte de las 4 arvenses más importantes. De hecho la fecundidad fue claramente mayor para la segunda cohorte y tendió a decrecer en cohortes posteriores (Tabla 4). En este caso también se supone que el mecanismo involucrado en la reducción de la fecundidad en cohortes tardías es la interacción unidireccional que se establece entre cohortes que emergen en distintos tiempos (Ross & Harper 1972, Abul-Fatih & Bazzaz 1979). De ahí que

también se pueda suponer que en el sistema estudiado, el orden de emergencia afecta considerablemente la fecundidad y consecuentemente la adecuación de las cohortes.

Los resultados de este estudio tienden a sugerir que el deshierbe y el orden de emergencia son los factores que mas influencia tienen en el éxito de las cohortes. Además, se puede inferir que el orden de emergencia constituye un factor que genera parte de las jerarquías reproductivas que se establecen en las poblaciones de arvenses que habitan estos sistemas agrícolas, ya que los individuos de la segunda cohorte tendieron a ocupar posiciones dominantes (mayor fecundidad), mientras que los individuos de las cohortes posteriores tendieron a ocupar posiciones supresas (menor fecundidad) (ver Fig. 16). Es importante señalar que dado que la primera cohorte fue eliminada por el deshierbe, el patrón detectado en la adecuación de cohortes sucesivas difiere de lo encontrado para sistemas agrícolas en descanso (Weiss 1981, Frick 1984). Si las prácticas de deshierbe que normalmente se llevan a cabo en el Valle de México (Villegas 1969, 1979) y que de hecho se recomiendan para el cultivo de maíz en muchas regiones de México (Agundis 1984), eliminan totalmente a la(s) primera(s) cohorte(s), el patrón de la adecuación en cohortes sucesivas es tal que la(s) primera(s) cohorte(s) tienen una adecuación igual a cero por el deshierbe, la cohorte que emerge justo después de las escardas posee la máxima adecuación y posteriormente tiende a decrecer en cohortes tardías. Si acaso este es el panorama que prevalece en el cultivo de maíz de muchas regiones de México, vale señalar que la cohorte que emerge después del deshierbe es la principal responsable del aporte de nuevas semillas al suelo y por lo tanto del mantenimiento (o incremento) de las poblaciones de arvenses en este sistema agrícola.

No obstante que el orden de emergencia puede explicar una parte de la variación encontrada en las jerarquías, la variación encontrada en las cohortes (Figuras 16 y 17) nos indica que hay otros factores involucrados en el establecimiento de las jerarquías reproductivas. En todos los casos, un reducido número de individuos produjeron la mayoría de los frutos de la cohorte (Figs. 16 y 17). De hecho, la forma de la distribución del número de frutos por individuo reproductivo nos sugiere que la media no sea quizás el mejor estadístico para describir tal distribución asimétrica. Resulta muy difícil de identificar a partir de un estudio de campo los factores que, de acuerdo al llamado programa reduccionista (sensu Mithen et al. 1984), pueden ser los responsables de la variación observada dentro de cada cohorte. En teoría, los factores que pudieran estar involucrados son: el tamaño de las semillas (Stanton 1984a, 1985), diferencias en el tiempo de emergencia (en días) entre los individuos de una cohorte (que se definió como los individuos que emergieron en una semana) (Ross & Harper 1972), la distancia, tamaño y arreglo espacial de los vecinos (Mack & Harper 1977, Mithen et al. 1984), diferencias genéticas en aspectos de la germinación, crecimiento, sobrevivencia y fecundidad entre los individuos de la cohorte (Bazzaz et al. 1982), diferencias en la herbivoría (Dirzo & Harper 1980) o la heterogeneidad ambiental a la escala de las plántulas (Hartgerink & Bazzaz 1984). Sin embargo, dado el carácter descriptivo de este estudio, no es posible inferir cuales factores estuvieron involucrados y menos determinar cual factor fue mas importante en el establecimiento de las jerarquías reproductivas.

Uno de los componentes de la heterogeneidad ambiental detectado en el interior del sistema estudiado fue el representado por las diferencias topográficas entre lomos y valles de los surcos. El

comportamiento demográfico de Acalypha estuvo afectado por esta heterogeneidad, ya que la probabilidad de llegar a la edad reproductiva y la fecundidad fueron menores en la zona de los valles (Tabla 5). Aunque se desconoce el mecanismo particular que genera las diferencias demográficas entre ambos hábitats, es posible que este componente de la heterogeneidad puede ser responsable de una parte de la jerarquía establecida ya que la mayoría de los individuos de la zona de los valles tendieron a producir pocos frutos (Fig. 18). Algunos de los factores que pudieran estar involucrados en este fenómeno, son el hecho de que en este sistema la mayoría de los individuos de Acalypha son pequeños (<10 cm.) y de que combinado con el arrastre y acumulación de sedimentos en la zona de los valles, la sobrevivencia y fecundidad se puedan ver reducidas.

Aunque en el caso de Acalypha si se detectó un efecto de este componente de la heterogeneidad ambiental, en el resto de las arvenses estudiadas no se encontraron diferencias consistentes en el comportamiento demográfico entre ambos hábitats (Tabla 5). De ahí que se infiera que para las arvenses que tienden a incrementar en este sistema, la heterogeneidad representada por lomos y valles no parece constituir un factor importante que genere parte de las jerarquías reproductivas que se establecieron. Sin embargo, no es posible descartar a otros componentes de la heterogeneidad ambiental del interior de la milpa como las variaciones en la microtopografía o en la calidad del substrato que bien pueden afectar la germinación, el establecimiento, el crecimiento individual y en última instancia determinar la posición del individuo en la jerarquía reproductiva (Harper et al. 1965, Hartgerink & Bazzaz 1984). Por tanto, aún no es posible discernir que factores puedan ser los más importantes en el establecimiento de las jerarquías reproductivas.

c) Tasa de incremento de las arvenses.-

El cambio en el tamaño de las poblaciones arvenses durante el ciclo agrícola se estimó como el cociente N_2/N_0 (Tabla 3). Vale decir que esta estimación no toma en cuenta el hecho de que puede haber mortalidad de semillas en el período que va desde el final del ciclo agrícola (83) y el principio del siguiente (84), y por tanto se puede considerar que es una sobre-estimación. Por otra parte, es importante señalar que la variancia del número de semillas encontrada en el último muestreo se incrementó considerablemente (Fig. 7), y quizás la estimación del cambio en el tamaño de las poblaciones no sea del todo precisa. En realidad, una buena estimación debería involucrar el cociente del número de semillas presentes al inicio del siguiente ciclo (84) sobre el número presente al inicio del ciclo actual (83).

Por otra parte, la tasa finita de incremento se calculó (Tablas 6, 7, 8 y 9) utilizando la ecuación propuesta por Mortimer (1983). En este caso no se toma en cuenta la mortalidad de las semillas producidas, en el intervalo que va de finales del ciclo a principios del siguiente. Por tanto, la estimación de la tasa finita de incremento debe de considerarse como una sobre-estimación. También es importante señalar que el promedio de semillas producidas por los individuos de una cohorte (F_i) no es quizás el estadístico más adecuado para describir una distribución tan asimétrica (Figs. 16 y 17) y que la estimación del parámetro b de la ecuación representa una aproximación.

Claramente existen problemas en las estimaciones (N_2/N_0 , λ) del cambio en el tamaño de las poblaciones ya que ambas representan

sobre-estimaciones. No obstante los problemas existentes, ambos estimados son consistentes en cuanto a la jerarquía de incrementos logrados por las diferentes arvenses (Tablas 3, 6, 7, 8 y 9).

Aunque existen algunos problemas en la estimación de los parámetros de la ecuación de Mortimer (1983), esta estimación de la tasa de incremento permite conocer la contribución de diferentes componentes en el cambio de la población (Tablas 6, 7, 8 y 9). En el caso de las arvenses que tendieron a incrementar, la tasa de incremento estuvo determinada principalmente por la contribución de la cohorte que emergió después del deshierbe (Tablas 7, 8 y 9). En cambio en el caso de Acalypha, la tasa estuvo determinada principalmente por el componente de sobrevivencia (b) de las semillas y su baja reproducción (Tabla 6). No obstante que la eliminación de la primera cohorte por el deshierbe es una práctica común en el cultivo de maíz y que el I.N.I.A. la recomienda como una práctica cultural para mantener al cultivo "libre de competencia" durante las primeras fases y obtener buenos rendimientos (Agundis 1984), 3 de las arvenses más importantes en este sistema mostraron tasas de incremento mayores que 1. A pesar de que las prácticas de deshierbe pretenden reducir la interferencia y controlar a las arvenses retrasando la emergencia de estas, las cohortes que emergen después del deshierbe permiten a las arvenses incrementar sus poblaciones. En este contexto sería importante conocer el efecto que el deshierbe tiene en la tasa de incremento de las arvenses; es decir, comparar el incremento de arvenses en presencia y en ausencia de esta práctica agrícola. De esta forma se podría conocer el efecto que esta práctica tiene sobre las arvenses, ya que el deshierbe retrasa la emergencia de las arvenses que logran establecerse hasta una época en la que el cultivo ya puede ejercer una mayor interferencia sobre ellas.

Las tasas de incremento de las 3 arvenses más exitosas en este sistema (Tablas 7, 8 y 9) caen dentro del rango de valores encontrados para arvenses en diversos regímenes de manejo agrícola (Selman 1970, Cussans 1976, Mortimer 1983, Mortimer & Manlove 1983). Representan valores de incremento menores que los valores potenciales que se lograrían en ausencia del cultivo y sus prácticas agrícolas (Leguizamón & Roberts 1982, Mortimer & Manlove 1983), pero ciertamente mayores que los valores logrados por arvenses bajo un estricto control (Selman 1970, Mortimer 1983). Si los valores de incremento se mantienen bajo el monocultivo de maíz, la comunidad de arvenses del sistema estudiado tenderá a ser dominada por Lopezia y Galinsoga. Por otra parte, Acalypha tiende a desaparecer y la comunidad de arvenses tiende a conformar a un grupo de especies típicas del cultivo de maíz en el Valle de México (Villegas 1969).

Desafortunadamente los datos no parecen dar una respuesta clara ante la pregunta de que factores son los principales reguladores de las arvenses del sistema estudiado. Se detectaron pérdidas considerables en el banco de semillas durante la época de mayor perturbación agrícola (Tabla 3), aunque no se sabe cuál fue el destino de estas pérdidas ni si estas fueron una consecuencia directa de la perturbación o si estas fueron un efecto de factores bióticos como la depredación o el parasitismo. Las prácticas de deshierbe y el orden de emergencia fueron los factores de mayor influencia en la sobrevivencia y fecundidad de la fase activa (Tabla 4) y es probable que sean los reguladores del éxito de las cohortes que emergen durante el ciclo agrícola. Aparentemente, la magnitud de las tasas de incremento de las arvenses exitosas parecieran indicar que al menos durante el año de estudio, los mecanismos de regulación densodependiente no son los más importantes.

Sin embargo, el hecho de que la segunda cohorte reduzca la adecuación de las cohortes posteriores (por interferencia) no permite sostener la anterior aseveración. Por otra parte, tampoco es posible determinar si en este sistema agrícola los factores de índole agronómica son los más importantes. Este asunto requiere indudablemente de mayor estudio, sobre todo de un enfoque experimental que permita discernir con más precisión la importancia de estos factores (Mortimer & Manlove 1983).

Por último sería importante tratar de conocer las causas que hacen que Lopezia y Galinsoga sean arvenses más acopladas al cultivo de maíz. ¿Acaso poseen características de historia de vida moldeadas por las prácticas agrícolas asociadas al cultivo de maíz? ¿Acaso el conjunto de especies que conforman las comunidades de arvenses asociadas al maíz poseen características de historia de vida similares? O quizás los factores asociados a su éxito son accidentes históricos o fenómenos estocásticos. Ciertamente, la respuesta a tales interrogantes tendrán que provenir de estudios de la evolución de historias de vida de las poblaciones de arvenses en el que los estudios demográficos en los agroecosistemas tendrán un papel fundamental.

BIBLIOGRAFIA

- Abul-Fatih, H.A. & Bazzaz, F.A. 1979. The biology of Ambrosia trifida L. II. Germination, emergence, growth and survival: New Phytol. 83: 817-827.
- Agundis M., O. 1984. Logros y aportaciones de la investigación agrícola en el combate de la maleza. Publ. Esp. 115. S.A.R.H., I.N.I.A., México.
- Agundis M., O.; Valtierra, A. & Castillo, B. 1962/63. Períodos críticos de competencia entre frijol y malezas. Agricultura Técnica de México 2: 87-90.
- Ahrens, W.H. & Stoller, E.W. 1983. Competition, growth rate, and CO₂ fixation in triazine-susceptible and -resistant smooth pigweed (Amaranthus hybridus). Weed Sci. 31:438-444.
- Aldrich, R.J. 1984. Weed-Crop Ecology. Principles in weed management. Breton Publishers. North Scituate, Massachusetts.
- Al Mouemar, A. & Gasquez, J. 1983. Environmental conditions and isozyme polymorphism in Chenopodium album L. Weed Res. 23:141-149.
- Amen, R.D. 1968. A model of seed dormancy. Bot. Rev. 34: 1-31.
- Anderson, E. 1952. Plants, Man & Life. University of California Press, Berkeley.
- Archibold, O.W. 1981. Buried viable propagules in native prairie and adjacent agricultural sites in central Saskatchewan. Can. J. Bot. 59: 701-706.
- Archibold, O.W. & Hume, L. 1983. A preliminary survey of seed input into fallow fields in Saskatchewan. Can. J. Bot. 61: 1216-1221.
- Arntzen, C.J.; Pfister, K. & Steinback, K.E. 1982. The mechanism of chloroplast triazine resistance: alterations in the site of herbicide action. En: LeBaron, H.M. & Gressel, J. (Eds.). Herbicide Resistance in Plants. pp. 184-195. John Wiley & Sons, New York.
- Arthur, A.E.; Gale, J.S. & Lawrence, M.J. 1973. Variation in wild populations of Papaver dubium. VII. Germination time. Heredity 30: 189-197.
- Atkeson, F.W.; Hulbert, H.W. & Warren, T.R. 1934. Effect of bovine digestion and of manure storage on the viability of weed seeds. J. Am. Soc. Agron. 26: 390-397.
- Auld, B.A. & Coote, B.G. 1980. A model of a spreading plant population. Oikos 34: 287-292.
- Auld, B.A.; Menz, K.M. & Monaghan, N.M. 1978/1979. Dynamics of weed spread: implications for policies of public control. Protection

Ecol. 1: 141-148.

- Baker, H.G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. En: Baker, H.G. & Stebbins, G.L. (Eds.). The Genetics of Colonizing Species. pp.147-172. Academic Press, New York.
- Baker, H.G. 1972. Migrations of weeds. En: Valentine, D.H. (Ed.). Taxonomy, Phytogeography and Evolution. pp.327-347. Academic Press, London.
- Baker, H.G. 1974. The evolution of weeds. Ann. Rev. Ecol. & Syst. 5: 1-24.
- Bandeen, J.D.; Stephenson, G.R. & Cowett, E.R. 1982. Discovery and distribution of herbicide-resistant weeds in North America. En: LeBaron, H.M. & Gressel, J. (Eds.). Herbicide Resistance in Plants. pp.9-30. John Wiley & Sons, New York.
- Barralis, G. & Chadoeuf, R. 1980. Etude de la dynamique d'une communauté adventice. I. Evolution de la flore adventice au cours du cycle végétatif d'une culture. Weed Res. 20: 231-237.
- Barrett, S.C.H. 1982. Genetic variation in weeds. En: Charudattan, R. & Walker, H.L. (Eds.). Biological Control of Weeds with Plant Pathogens. pp.73-98. John Wiley & Sons, New York.
- Barrett, S.C.H. 1983. Crop mimicry in weeds. Econ. Bot. 37:255-282.
- Barrett, S.C.H. & Wilson, B.F. 1981. Colonizing ability in the Echinochloa crus-galli complex (barnyard grass). I. Variation in life history. Can. J. Bot. 59:1844-1860.
- Barrett, S.C.H. & Wilson, B.F. 1983. Colonizing ability in the Echinochloa crus-galli complex (barnyard grass). II. Seed biology. Can. J. Bot. 61:556-562.
- Baskin, J.M. & Baskin, C.C. 1976. High temperature requirement for after-ripening in seeds of winter annuals. New Phytol. 77: 619-624.
- Bazzaz, F.A.; Levin, D.A. & Schmierbach, M.R. 1982. Differential survival of genetic variants in crowded populations of Phlox. J. Appl. Ecol. 19: 891-900.
- Begon, M. & Mortimer, M. 1981. Population Ecology. A Unified Study of Animals and Plants. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Bibbey, R.O. 1948. Physiological studies of weed seed germination. Plant Physiol. 23: 467-484.
- Biswas, P.K.; Chakrabarti, A.G.; Collins, H.A. & Bettis, R.E. 1970. Histochemical studies in weed seed dormancy. Weed Sci. 18: 106-109.
- Bliss, D. & Smith, H. 1985. Penetration of light into soil and its role in the control of seed germination. Plant, Cell & Environ-

ment 8: 475-483.

- Bouhache, M.; Boulet, C. & Hammoui, M. 1983. Etude du stock en semences d'*Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv. dans le sol des rizieres du Gharb (Maroc). Weed Res. 23: 385-390.
- Brenchley, W.E. & Warrington, K. 1930. The weed seed population of arable soil. I. Numerical estimation of viable seeds and observations on their natural dormancy. J. Ecol. 18: 235-272.
- Brenchley, W.E. & Warrington, K. 1933. The weed seed population of arable soil. II. Influence of crop, soil and methods of cultivation upon the relative abundance of viable seeds. J. Ecol. 21: 103-127.
- Brenchley, W.E. & Warrington, K. 1936. The weed seed population of arable soil. III. The re-establishment of weed species after reduction by fallowing. J. Ecol. 24: 479-501.
- Brenchley, W.E. & Warrington, K. 1945. The influence of periodic fallowing on the prevalence of viable weed seeds in arable soil. Ann. Appl. Biol. 32: 285-296.
- Brown, A.H.D. & Marshall, D.R. 1981. Evolutionary changes accompanying colonization in plants. En: Scudder, G.G.E. & Reveal, J.L. (Eds.). Evolution Today. Proc. Sec. Int. Cong. Syst. and Evol. Biol. pp. 351-363. Vancouver, British Columbia.
- Brown, J.S. & Venable, D.L. 1986. Evolutionary ecology of seed-bank annuals in temporally varying environments. Amer. Nat. 127: 31-47.
- Budd, A.C.; Chepil, W.S. & Doughty, J.L. 1954. Germination of weed seeds. III. The influence of crops and fallow on the weed seed population of the soil. Can. J. Agric. Sci. 34: 18-27.
- Burdon, J.J. & Harper, J.L. 1980. Relative growth rates of individual members of a plant population. J. Ecol. 68: 953-957.
- Burdon, J.J.; Marshall, D.R. & Brown, A.H.D. 1983. Demographic and genetic changes in populations of *Echium plantagineum*. J. Ecol. 71: 667-679.
- Burnside, O.C.; Fenster, C.R.; Evetts, L.L. & Mumm, R.F. 1981. Germination of exhumed weed seeds in Nebraska. Weed Sci. 29: 577-586.
- Cachón-Ayora, H.E.; Nery Genes, H. & Cuanalao de la Cerda, H.E. 1976. Los Suelos del Area de Influencia de Chapingo. Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura. Chapingo, México.
- Calderón de R., G. 1985. Euphorbiaceae. En: Rzedowski, J. & Rzedowski, G.C., de. (Eds.). Flora Fanerogámica del Valle de México, Vol. II. pp. 9-32. Publ. No. 15, Instituto de Ecología, México.
- Camou, E.; Andrade, J.L.; Peña, E.; Arias, R.; Velázquez, E. & Chávez

- S. 1982. El Cultivo del Maíz en México: diversidad, limitaciones y alternativas. Seis estudios de caso. Centro de Ecodesarrollo, México.
- Canne, J.M. 1977. A revision of the genus Galinsoga (Compositae: Heliantheae). Rhodora 79: 319-389.
- Carretero, J.L. 1977. Estimación del contenido de semillas de malas hierbas de un suelo agrícola como predicción de su flora adventicia. Anal. Inst. Bot. Cavanilles 34: 267-278.
- Carroll, C.R. & Risch, S.J. 1983. Tropical annual cropping systems: ant ecology. Environ. Manag. 7: 51-57.
- Carroll, C.R. & Risch, S.J. 1984. The dynamics of seed harvesting in early successional communities by a tropical ant, Solenopsis geminata. Decologia 61: 388-392.
- Cervantes, B.J. & Aguilera, H.N. 1975. Carta de suelos de la cuenca de México. Dirección General de Planificación del Departamento del Distrito Federal. México. (inédito).
- Cervantes M., R. & Golberg, A.D. (en prensa). Efecto del aclareo sobre el cambio vegetacional de la comunidad herbácea de un cafetal en Teocelo, Veracruz, México. Biotica.
- Chacón, J.C. & Gliessman, S.R. 1982. Use of the "non-weed" concept in traditional tropical agroecosystems of south-eastern Mexico. Agro-Ecosystems 8:1-11.
- Chancellor, R.J. 1964. The depth of weed seed germination in the field. Proc. 7th Brit. Weed Control Conf., 607-613.
- Chancellor, R.J. 1965. Weed seeds in the soil. Rep. A.R.C. Weed Res. Org. (1960-1964), 15-19.
- Chancellor, R.J. 1979. The long-term effects of herbicides on weed populations. Ann. Appl. Biol. 91:141-144.
- Chancellor, R.J. 1985. Changes in the weed flora of an arable field cultivated for 20 years. J. Appl. Ecol. 22: 491-501.
- Chancellor, R.J. & Peters, N.C.B. 1972. Germination periodicity, plant survival and seed production in populations of Avena fatua L. growing in spring barley. Proc. 11th Brit. Weed Control Conf. 218-225.
- Chawdhry, M.A. & Sagar, G.R. 1974. Dormancy and sprouting of bulbs in Oxalis latifolia H.B.K. and O. pes-caprae L. Weed Res. 14:349-354.
- Chepil, W.S. 1946a. Germination of weed seeds. I. Longevity, periodicity of germination, and vitality of seeds in cultivated soil. Sci. Agric. 26: 307-346.
- Chepil, W.S. 1946b. Germination of weed seeds. II. The influence of

- tillage treatments on germination. Sci. Agric. 26: 347-357.
- Clegg, M.T.; Kahler, A.L. & Allard, R.W. 1978. Genetic demography of plant populations. En: Brussard, P.F. (Ed.). Ecological Genetics: The Interface. pp. 173-188. Springer-Verlag, New York.
- Comes, R.D.; Bruns, V.F. & Kelley, A.D. 1978. Longevity of certain weed and crop seeds in fresh water. Weed Sci. 26: 336-344.
- Conard, S.G. & Radosevich, S.R. 1979. Ecological fitness of Senecio vulgaris and Amaranthus retroflexus biotypes susceptible or resistant to atrazine. J. Appl. Ecol. 16:171-177.
- Cook, R. 1980. The biology of seeds in the soil. En: Solbrig, O.T. (Ed.). Demography and Evolution in Plant Populations. pp. 107-129. University of California Press, Berkeley.
- Courtney, A.D. 1968. Seed dormancy and field emergence in Polygonum aviculare. J. Appl. Ecol. 5: 675-684.
- Crawford, D.J. & Wilson, H.D. 1979. Allozyme variation in several closely related diploid species of Chenopodium of the western United States. Amer. J. Bot. 66:237-244.
- Cuspinera R., M.M. 1967. Estudio sobre la ontogenia de algunas malezas del Valle de México. Tesis Profesional (Biología). Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Cuspinera R., M.M. & Guerrero S., D. 1968. Ontogenia de las hierbas dominantes en los cultivos de maíz del Valle de México. Agricultura Técnica en México 2: 382-388.
- Cussans, G.W. 1976. Population studies. En: Price-Jones, D. (Ed.). Wild Oats in World Agriculture. pp. 119-124. Agricultural Research Council, England.
- Dafni, A. & Heller, D. 1980. The threat posed by alien weeds in Israel. Weed Res. 20: 277-283.
- Daniel, W.W. 1978. Applied Nonparametric Statistics. Houghton Mifflin Co., Boston.
- Darmency, H. 1982. Etude du polymorphisme des prolamines chez une population d'Avena fatua L. Weed Res. 22: 237-243.
- Dawson, J.H. & Bruns, V.F. 1962. Emergence of barnyardgrass, green foxtail, and yellow foxtail seedlings from various soil depths. Weeds 10: 136-139.
- Delorit, R.J. 1970. An Illustrated Taxonomy Manual of Weed Seeds. Agron. Publ., River Falls, Wisconsin.
- DeWet, J.M.J. & Harlan, J.R. 1975. Weeds and domesticates: evolution in the man-made habitat. Econ. Bot. 29: 99-107.
- Díaz P., R. 1983. Valor forrajero de las plantas arvenses (malezas de

- los cultivos). Tesis Profesional (Medico Veterinario Zootecnista). Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, U.N.A.M., México.
- Dirzo, R. & Harper, J.L. 1980. Experimental studies on slug-plant interactions. II. The effect of grazing by slugs on high density monocultures of Capsella bursa-pastoris and Poa annua. J. Ecol. 68: 999-1011.
- Doebley, J.F.; Goodman, M.M. & Stuber, C.W. 1984. Isoenzymatic variation in Zea (Gramineae). Syst. Bot. 9: 203-218.
- Dore, W.G. & Raymond, L.C. 1942. Pasture studies. XXIV. Viable seeds in pasture soil and manure. Sci. Agric. 23: 69-79.
- Edwards, M. 1980. Aspects of the population ecology of charlock. J. Appl. Ecol. 17: 151-171.
- Egley, G.H. & Chandler, J.M. 1978. Germination and viability of weed seeds after 2.5 years in a 50-years buried seed study. Weed Sci. 26: 230-239.
- Egley, G.H. & Duke, S.O. 1985. Physiology of weed seed dormancy and germination. En: Duke, S.O. (Ed.). Weed Physiology. Vol. 1: Reproduction and Ecophysiology. pp. 27-64. C.R.C. Press. Boca Raton, Florida.
- Espinosa G., F.J. 1978. La evolución de las especies vegetales silvestres, asociadas a la perturbación humana: un enfoque hacia las plantas arvenses. Biología 8: 25-37.
- Espinosa G., F.J. 1980. La investigación sobre las plantas arvenses en México. Memorias del Primer Congreso Nacional de la Ciencia de la Maleza. pp. 98-100. Torreón, Coahuila, México.
- Ezcurra, E.; Rapoport, E.H. & Marino, C.R. 1978. The geographical distribution of insect pests. J. Biogeography 5: 149-157.
- Fenner, M. 1985. Seed Ecology. Chapman & Hall, London.
- Flannery, K.V. 1973. The origins of agriculture. Ann. Rev. Anthropol. 2: 271-310.
- Frick, B.L. 1982. Life history strategy of bluebur (<Lappula squarrosa (Retz.) Dumort., Boraginaceae) in Saskatchewan. M.S. Thesis. University of Regina, Saskatchewan, Canada.
- Frick, B.L. 1984. The biology of Canadian weeds. 62. Lappula squarrosa (Retz.) Dumort. Can. J. Plant Sci. 64: 375-386.
- Froud-Williams, R.J. 1983. The influence of straw disposal and cultivation regime on the population dynamics of Bromus sterilis. Ann. Appl. Biol. 103: 139-148.
- Froud-Williams, R.J.; Chancellor, R.J. & Drennan, D.S.H. 1983. Influence of cultivation regime upon buried weed seeds in arable

cropping systems. J. Appl. Ecol. 20: 199-208.

- Froud-Williams, R.J.; Chancellor, R.J. & Drennan, D.S.H. 1984. The effects of seed burial and soil disturbance on emergence and survival of arable weeds in relation to minimal cultivation. J. Appl. Ecol. 21: 629-641.
- Fryer, J.D. 1981. Weed control practices and changing weed problems. En: Thresh, J.M. (Ed.). Pests, Pathogens and Vegetation. pp.403-414. Pitman Adv. Publ. Prog., London.
- Fryer, J.D. & Chancellor, R.J. 1970. Evidence of changing weed populations in arable land. Proc. 10th Brit. Weed Control Conf., 958-964.
- García, E. 1966. Los Climas del Valle de México. Serie de sobretiros No.6. Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura. Chapingo, México.
- García, E. 1973. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Instituto de Geografía, U.N.A.M., México.
- Gasquez, J. & Compoint, J.P. 1977. Mise en évidence de la variabilité génétique infrapopulation par l'utilisation d'isoenzymes foliaires chez Echinochloa crus-galli (L.) P.B. Ann. Amélior. Plantes 27: 267-278.
- Gasquez, J. & Compoint, J.P. 1981. Isoenzymatic variation in populations of Chenopodium album resistant and susceptible to triazines. Agro-Ecosystems 7: 1-10.
- Gilbey, D.J. & Weiss, P.W. 1980. The biology of Australian weeds. 4. Emex australis Steinh. J. Aust. Inst. Agric. Sci. 46: 221-228.
- Godinho, I. 1984. Les définitions d'"adventice" et de "mauvaise herbe". Weed Res. 24: 121-125.
- Gressel, J. & Segel, L.A. 1978. The paucity of plants evolving genetic resistance to herbicides: possible reasons and implications. J. Theor. Biol. 75: 349-371.
- Gressel, J. & Segel, L.A. 1982. Interrelating factors controlling the rate of appearance of resistance: the outlook for the future. En: LeBaron, H.M. & Gressel, J. (Eds.). Herbicide Resistance in Plants. pp. 325-347. John Wiley & Sons, New York.
- Grime, J.P. 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. John Wiley & Sons, New York.
- Haas, H. & Streibig, J.C. 1982. Changing patterns of weed distribution as a result of herbicide use and other agronomic factors. En: LeBaron, H.M. & Gressel, J. (Eds.). Herbicide Resistance in Plants. pp. 57-79. John Wiley & Sons, New York.
- Hagley, E.A.C.; Holliday, N.J. & Barber, D.R. 1982. Laboratory studies of the food preferences of some orchard carabids

(Coleoptera: Carabidae). Can. Ent. 114: 431-437.

- Hakansson, S. 1983. Seasonal variation in the emergence of annual weeds - an introductory investigation in Sweden. Weed Res. 23: 313-324.
- Hamrick, J.L.; Linhart, Y.E. & Mitton, J.E. 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. Ann. Rev. Ecol. & Syst. 10: 173-200.
- Harlan, J.R. 1965. The possible role of weed races in the evolution of cultivated plants. Euphytica 14: 173-176.
- Harlan, J.R. 1971. Agricultural origins: centers and noncenters. Science 174: 468-474.
- Harlan, J.R. 1975. Crops & Man. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin.
- Harlan, J.R. & deWet, J.M.J. 1965. Some thoughts about weeds. Econ. Bot. 19: 16-24.
- Harlan, J.R. & deWet, J.M.J. 1971. Toward a rational classification of cultivated plants. Taxon 20: 509-517.
- Harmon, G.W. & Keim, F.D. 1934. The percentage and viability of weed seeds recovered in the feces of farm animals and their longevity when buried in manure. J. Am. Soc. Agron. 26: 762-767.
- Harper, J.L. 1957. Ecological aspects of weed control. Outlook Agric. 1: 197-205.
- Harper, J.L. 1959. The ecological significance of dormancy and its importance in weed control. Proc. 4th Int. Congr. Crop Prot. 1: 415-420.
- Harper, J.L. 1960. Factors controlling plant numbers. In: Harper, J.L. (Ed.). The Biology of Weeds. Symp. Brit. Ecol. Soc. pp. 72-81. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, London.
- Harper, J.L. & Gajic, D. 1961. Experimental studies of the mortality and plasticity of a weed. Weed Res. 1: 91-104.
- Harper, J.L.; Williams, J.T. & Sagar, G.R. 1965. The behavior of seeds in soil. I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. J. Ecol. 53: 273-286.
- Harper, J.L.; Lovell, P.H. & Moore, K.G. 1970. The shapes and sizes of seeds. Ann. Rev. Ecol. & Syst. 1: 327-356.
- Hartgerink, A.P. & Bazzaz, F.A. 1984. Seedling-scale environmental

heterogeneity influences individual fitness and population structure. Ecology **65**: 198-206.

- Hatfield, J.L. & Carlson, R.E. 1977. Light quality distribution within three maize canopies. En: Agronomy of the Maize (Corn) Crop. pp. 232-239. World Meteorological Organization. Publ. No. 481. Geneva, Switzerland.
- Hedrick, P.W.; Ginevan, M.E. & Ewing, E.P. 1976. Genetic polymorphism in heterogeneous environments. Ann. Rev. Ecol. & Syst. **7**: 1-32.
- Heiser, C.B. 1979. Origins of some cultivated new world plants. Ann. Rev. Ecol. & Syst. **10**: 309-326.
- Heywood, J.S. & Levin, D.A. 1984. Genotype-environment interactions in determining fitness in dense, artificial populations of Phlox drummondii. Oecologia **61**: 363-371.
- Hill, T.A. 1977. The Biology of Weeds. Edward Arnold, London.
- Hirschberg, J. & McIntosh, L. 1983. Molecular basis of herbicide resistance in Amaranthus hybridus. Science **222**: 1346-1349.
- Holm, R.E. 1972. Volatile metabolites controlling germination in buried weed seeds. Plant Physiol. **50**: 293-297.
- Holm, L.G.; Plucknett, D.L.; Pancho, J.V. & Herberger, J.P. 1977. The World's Worst Weeds. Distribution and Biology. University Press of Hawaii, Honolulu.
- Holm, L.G.; Pancho, J.V.; Herberger, J.P. & Plucknett, D.L. 1979. A Geographical Atlas of World Weeds. John Wiley & Sons, New York.
- Holzner, W. 1978. Weed species and weed communities. En: van der Maarel, E. & Werger, M.J.A. (Eds.). Plant Species and Plant Communities. pp. 119-126. Junk Publishers, The Hague.
- Holzner, W. 1982. Concepts, categories and characteristics of weeds. En: Holzner, W. & Numata, N. (Eds.). Biology and Ecology of Weeds. pp. 3-20. Junk Publishers, The Hague.
- Holzner, W.; Hayashi, I. & Glauningner, J. 1982. Reproductive strategy of annual agrestals. En: Holzner, W. & Numata, N. (Eds.). Biology and Ecology of Weeds. pp. 111-121. Junk Publishers, The Hague.
- Iltis, H.H. 1983. From teosinte to maize: the catastrophic sexual transmutation. Science **222**: 886-894.
- Jana, S. & Naylor, J.M. 1980. Dormancy studies in seed of Avena fatua. II. Heritability for seed dormancy. Can. J. Bot. **58**: 91-93.
- Johnson, B.G. & Buchholtz, K.P. 1962. The natural dormancy of vegetative buds on the rhizomes of quackgrass. Weeds **10**: 53-57.

- Jones, M.E. 1971. The population genetics of Arabidopsis thaliana. II. Population structure. Heredity 27:51-58.
- Juliano, J.B. 1940. Viability of some Philippine weed seeds. Philipp. Agric. 29: 313-326.
- Karssen, C.M. 1980/81a. Environmental conditions and endogenous mechanisms involved in secondary dormancy of seeds. Isr. J. Bot. 29: 45-64.
- Karssen, C.M. 1980/81b. Patterns of change in dormancy during burial of seeds in soil. Isr. J. Bot. 29: 65-73.
- Kelley, A.D. & Bruns, V.F. 1975. Dissemination of weed seeds by irrigation water. Weed Sci. 23: 486-493.
- Kellman, M.C. 1974. The viable weed seed content of some tropical agricultural soils. J. Appl. Ecol. 11: 669-677.
- Kellman, M.C. 1978. Microdistribution of viable weed seed in two tropical soils. J. Biogeography 5: 291-300.
- Kiewnick, L. 1963. Untersuchungen über den einfluss der samen-und bodenmikroflora auf die lebensdauer der spelzfruchte des flughafers (Avena fatua L.). I. Vorkommen, artzusammensetzung und eigenschaften der mikroorganismen an flughafersfruchten. Weed Res. 3: 322-332.
- Kiewnick, L. 1964. Untersuchungen über den einfluss der samen-und bodenmikroflora auf die lebensdauer der spelzfruchte des flughafers (Avena fatua L.). II. Zum einfluss der mikroflora auf die lebensdauer der samen im boden. Weed Res. 4: 31-43.
- Kigel, J.; Ofir, M. & Koller, D. 1977. Control of the germination responses of Amaranthus retroflexus L. seeds by their parental photothermal environment. J. Exp. Bot. 28: 1125-1136.
- Kirkpatrick, B.L. & Bazzaz, F.A. 1979. Influence of certain fungi on seed germination and seedling survival of four colonizing annuals. J. Appl. Ecol. 16: 515-527.
- Kivilaan, A. & Bandurski, R.S. 1981. The one hundred year period for Dr. Beal's seed viability experiment. Amer. J. Bot. 68: 1290-1292.
- Klebesadel, L.J. 1969. Life cycles of field pennycress in the sub-arctic as influenced by time of seed germination. Weed Sci. 17: 563-566.
- Kropac, Z. 1966. Estimation of weed seeds in arable soil. Pedobiologia 6:105-128.
- Kubetin, W.R. & Schaal, B.A. 1979. Apportionment of isozyme variability in Polygonum pennsylvanicum (Polygonaceae). Syst. Bot. 4: 148-156.

- LaCroix, L.J. & Staniforth, D.W. 1964. Seed dormancy in velvetleaf. Weeds 12: 171-174.
- Law, R. 1981. The dynamics of a colonizing population of Poa annua. Ecology 62: 1267-1277.
- Law, R., Bradshaw, A.D. & Putwain, P.D. 1977. Life history variation in Poa annua. Evolution 31:233-246.
- LeBaron, H.M. & Gressel, J. 1982a. Preface. En: LeBaron, H.M. & Gressel, J. (Eds.). Herbicide Resistance in Plants. pp.xi-xiv. John Wiley & Sons, New York.
- LeBaron, H.M. & Gressel, J. 1982b. Summary of accomplishments, conclusions and future needs. En: LeBaron, H.M. & Gressel, J. (Eds.). Herbicide Resistance in Plants. pp.349-362. John Wiley & Sons, New York.
- Leguizamon, E.S. & Cruz, P.A. 1981. Población de semillas en perfil arable de suelos sometidos a distinto manejo. Revista de Ciencias Agropecuarias (Argentina) 2: 83-92.
- Leguizamon, E.S. & Roberts, H.A. 1982. Seed production by an arable weed community. Weed Res. 22: 35-39.
- Leguizamon, E.S.; Cruz, P.A.; Guiamet, J.J. & Casano, L.M. 1981. Determinación de la población de semillas de malezas en suelos del Distrito Pujato (Provincia de Santa Fe). Ecología (Argentina) 6: 23-26.
- Levin, D.A. 1978. Some genetic consequences of being a plant. En: Brussard, P.F. (Ed.). Ecological Genetics: The Interface. pp. 189-212. Springer-Verlag, New York.
- Lewis, J. 1973. Longevity of crop and weed seeds: survival after 20 years in soil. Weed Res. 13: 179-191.
- Liddle, M.J.; Budd, C.S.J. & Hutchings, M.J. 1982. Population dynamics and neighbourhood effects in establishing swards of Festuca rubra. Oikos 38: 52-59.
- Lyman, J.C. & Ellstrand, N.C. 1984. Clonal diversity in Taraxacum officinale (Compositae), an apomict. Heredity 53:1-10.
- Mack, R.N. 1981. Invasion of Bromus tectorum L. into western North America: an ecological chronicle. Agro-Ecosystems 7:145-165.
- Mack, R.N., 1985. Invading plants: their potential contribution to population biology. En: White, J. (Ed.). Studies on Plant Demography: A Festschrift for John L. Harper. pp. 127-142. Academic Press, London.
- Mack, R.N. & Harper, J.L. 1977. Interference in dune annuals: spatial pattern and neighbourhood effects. J. Ecol. 65: 345-363.
- Mahn, E.G. 1984. Structural changes of weed communities and popula-

tions. Vegetatio 58:79-85.

- Mahn, E.G. & Helmecke, K. 1979. Effects of herbicide treatment on the structure and functioning of agro-ecosystems. II. Structural changes in the plant community after the application of herbicides over several years. Agro-Ecosystems 5:159-179.
- Marks, M.K. 1983. Timing of seedling emergence and reproduction in some tropical dicotyledonous weeds. Weed Res. 23: 325-332.
- Marks, M. & Prince, S. 1981. Influence of germination date on survival and fecundity in wild lettuce Lactuca scariola. Dikos 36: 326-330.
- Martin, A.C. & Barkley, W.D. 1961. Seed Identification Manual. University of California Press, Berkeley.
- Marzocca, A. 1976. Manual de Malezas. 3a. Ed. actualizada y ampliada por O.J.V. Marsico y O. del Puerto. Editorial Hemisferio Sur. Buenos Aires, Argentina.
- McNeill, J. 1976. The taxonomy and evolution of weeds. Weed Res. 16: 399-413.
- McRill, M. & Sagar, G.R. 1973. Earthworms and seeds. Nature 243: 482.
- McWhorter, C.G. 1971. Introduction and spread of Johnsongrass in the United States. Weed Sci. 19:496-500.
- Mithen, R.; Harper, J.L. & Weiner, J. 1984. Growth and mortality of individual plants as a function of "available area". Oecologia 62: 57-60.
- Moore, R.F. 1973. Tetrazolium staining for assessing seed quality. En: Heydecker, W. (Ed.). Seed Ecology. pp. 347-366. Butterworth Group, London.
- Moran, G.F. & Marshall, D.R. 1978. Allozyme uniformity within and variation between races of the colonizing species Xanthium strumarium L. (Noogoora Burr). Aust. J. Biol. Sci. 31:283-291.
- Mortimer, A.M. 1983. On weed demography. En: Fletcher, W.W. (Ed.). Recent Advances in Weed Research. pp.3-40. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, U.K.
- Mortimer, A.M. 1984. Population ecology and weed science. En: Dirzo, R. & Sarukhan, J. (Eds.). Perspectives on Plant Population Ecology. pp.363-388. Sinauer Ass.. Sunderland, Massachusetts.
- Mortimer, A.M. & Manlove, R.J. 1983. Modelling the transient dynamics of weed populations. Aspects of Applied Biology 4:457-466.
- Mortimer, A.M.; Putwain, P.D. & McMahon, D.J. 1978. A theoretical approach to the prediction of weed population sizes. Proc. Brit. Crop Prot. Conf.-Weeds, 467-474.

- Mortimer, A.M.; McMahon, D.J.; Manlove, R.J. & Putwain, P.D. 1980. The prediction of weed infestations and cost of differing control strategies. Proc. Brit. Crop Prot. Conf.-Weeds, 415-422.
- Moss, S.R. 1980. Some effects of burning cereal straw on seed viability, seedling establishment and control of Alopecurus myosuroides Huds. Weed Res. 20: 271-276.
- Moss, S.R. 1983. The production and shedding of Alopecurus myosuroides Huds. seeds in winter cereal crops. Weed Res. 23: 45-51.
- Mulligan, G.A. 1965. Recent colonization by herbaceous plants in Canada. En: Baker, H.G. & Stebbins, G.L.(Eds.). The Genetics of Colonizing Species. pp.127-146. Academic Press, New York.
- Musil, A.F. 1963. Identification of Crop and Weed Seeds. Agriculture Handbook No. 219. U.S.D.A., Washington, D.C.
- Naylor, J.M. 1983. Studies on the genetic control of some physiological processes in seeds. Can. J. Bot. 61:3561-3567.
- Naylor, R.E.L. 1970a. The prediction of blackgrass infestations. Weed Res. 10: 296-299.
- Naylor, R.E.L. 1970b. Weed predictive indices. Proc. 10th Brit. Weed Control Conf., 26-29.
- Naylor, R.E.L. 1972. Aspects of the population dynamics of the weed Alopecurus myosuroides Huds. in winter cereal crops. J. Appl. Ecol. 9: 127-139.
- Oka, H.I. & Morishima, H. 1982. Ecological genetics and the evolution of weeds. En: Holzner, W. & Numata, N.(Eds.). Biology and Ecology of Weeds. pp.73-89. Junk Publishers, The Hague.
- Palerm, A. 1972. Agricultura y Sociedad en Mesoamérica. SepSetenta-Diana, México.
- Palerm, A. & Wolf, E. 1972. Agricultura y Civilización en Mesoamérica. SepSetenta-Diana, México.
- Palmblad, I.G. 1968. Competition in experimental populations of weeds with emphasis on the regulation of population size. Ecology 49: 26-34.
- Parker, C. & Fryer, J.D. 1975. Weed control problems causing major reductions in world food supplies. FAO Plant Protection Bull. 23: 83-95.
- Pemadasa, M.A. 1976. Interference in populations of three weed species. J. Appl. Ecol. 13: 899-913.
- Peters, N.C.B. 1982. The dormancy of wild oat seed (Avena fatua L.) from plants grown under various temperature and soil moisture conditions. Weed Res. 22: 205-212.

- Pickersgill, B. 1971. Relationships between weedy and cultivated forms in some species of chili peppers (genus Capsicum). Evolution 25: 683-691.
- Piggin, C.M. 1978. Dispersal of Echium plantagineum L. by sheep. Weed Res. 18: 155-160.
- Plucknett, D.L.; Rice, E.J.; Burrill, L.C. & Fisher, H.H. 1976. Approaches to weed control in cropping systems. En: Cropping Systems Symposium. pp. 13-26. International Rice Research Institute. Los Baños, Laguna, Philippines.
- Popay, A.I. & Roberts, E.H. 1970. Ecology of Capsella bursa-pastoris (L.) Medik. and Senecio vulgaris L. in relation to germination behaviour. J. Ecol. 58: 123-139.
- Putwain, P.D. 1982. Herbicide resistance in weeds - an inevitable consequence of herbicide use?. Proc. Brit. Crop Prot. Conf.-Weeds, 719-728.
- Putwain, P.D.; Scott, K.R. & Holliday, R.J. 1982. The nature of resistance to triazine herbicides: case histories of phenology and population studies. En: LeBaron, H.M. & Gressel, J. (Eds.). Herbicide Resistance in Plants. pp. 99-115. John Wiley & Sons, New York.
- Quezada G., E. & Agundis M., O. 1984. Maleza del estado de Sonora y cultivos que infesta. Folleto Técnico No. 82. S.A.R.H., I.N.I.A. México.
- Radosevich, S.R. & Holt, J.S. 1982. Physiological responses and fitness of susceptible and resistant weed biotypes to triazine herbicides. En: LeBaron, H.M. & Gressel, J. (Eds.). Herbicide Resistance in Plants. pp.163-183. John Wiley & Sons, New York.
- Radosevich, S.R. & Holt, J.S. 1984. Weed Ecology. Implications for Vegetation Management. John Wiley & Sons, New York.
- Rai, J.P.N. & Tripathi, R.S. 1983. Population regulation of Galinsoga ciliata and G. parviflora. Effect of sowing pattern, population density and soil moisture and texture. Weed Res. 23: 151-163.
- Rapoport, E.H.; Díaz-Betancourt, M.E. & López-Moreno, I.R. 1983. Aspectos de la Ecología Urbana en la Ciudad de México. Flora de las Calles y Baldíos. Editorial Limusa, México.
- Rapoport, E.H.; Ezcurra, E. & Drausal, B. 1976. The distribution of plant diseases: a look into the biogeography of the future. J. Biogeography 3:365-372.
- Reader, R.J. 1985. Temporal variation in recruitment and mortality for the pasture weed Hieracium floribundum: implications for a model of population dynamics. J. Appl. Ecol. 22: 175-183.
- Roberts, E.H. 1972. Dormancy: a factor affecting seed survival in the

- soil. In: Roberts, E.H. (Ed.). Viability of Seeds. pp. 321-359. Chapman & Hall, London.
- Roberts, E.H. 1981. The interaction of environmental factors controlling loss of dormancy in seeds. Ann. Appl. Biol. 98: 552-555.
- Roberts, E.H. & Benjamin, S.K. 1979. The interaction of light, nitrate and alternating temperature on the germination of Chenopodium album, Capsella bursa-pastoris and Poa annua before and after chilling. Seed Sci. & Technol. 7: 379-392.
- Roberts, E.H. & Totterdell, S. 1981. Seed dormancy in Rumex species in response to environmental factors. Plant, Cell & Environment 4: 97-106.
- Roberts, H.A. 1958. Studies on the weeds of vegetable crops. I. Initial effects of cropping on the weed seeds in the soil. J. Ecol. 46: 759-768.
- Roberts, H.A. 1962. Studies on the weeds of vegetable crops. II. Effect of six years of cropping on the weed seeds in the soil. J. Ecol. 50: 803-813.
- Roberts, H.A. 1963a. Studies on the weeds of vegetable crops. III. Effect of different primary cultivations on the weed seeds in the soil. J. Ecol. 51: 83-95.
- Roberts, H.A. 1963b. Studies on the weeds of vegetable crops. IV. Further observations on the effects of different primary cultivations. J. Ecol. 51: 323-332.
- Roberts, H.A. 1964. Emergence and longevity in cultivated soil of seeds of some annual weeds. Weed Res. 4: 296-307.
- Roberts, H.A. 1968. The changing population of viable weed seeds in an arable soil. Weed Res. 8: 253-256.
- Roberts, H.A. 1970. Viable weed seeds in cultivated soils. Rep. Natn. Veg. Res. Stn. for 1969, 25-38.
- Roberts, H.A. 1979. Periodicity of seedling emergence and seed survival in some Umbelliferae. J. Appl. Ecol. 16: 195-201.
- Roberts, H.A. 1981. Seed banks in soils. Adv. Appl. Biol. 6: 1-55.
- Roberts, H.A. & Boddrell, J.E. 1983a. Field emergence and temperature requirements for germination in Solanum sarrachoides Sendt. Weed Res. 23: 247-252.
- Roberts, H.A. & Boddrell, J.E. 1983b. Seed survival and periodicity of seedling emergence in ten species of annual weeds. Ann. Appl. Biol. 102: 523-532.
- Roberts, H.A. & Boddrell, J.E. 1983c. Seed survival and periodicity of seedling emergence in eight species of Cruciferae. Ann. Appl. Biol. 103: 301-309.

- Roberts, H.A. & Boddrell, J.E. 1984. Seed survival and periodicity of seedling emergence in four weedy species of Papaver. Weed Res. 24: 195-200.
- Roberts, H.A. & Dawkins, P.A. 1967. Effect of cultivation on the numbers of viable weed seeds in soil. Weed Res. 7: 290-301.
- Roberts, H.A. & Feast, P.M. 1972. Fate of seeds of some annual weeds in different depths of cultivated and undisturbed soil. Weed Res. 12: 316-324.
- Roberts, H.A. & Feast, P.M. 1973a. Emergence and longevity of seeds of annual weeds in cultivated and undisturbed soil. J. Appl. Ecol. 10: 133-143.
- Roberts, H.A. & Feast, P.M. 1973b. Changes in the numbers of viable weed seeds in soil under different regimes. Weed Res. 13: 298-303.
- Roberts, H.A. & Hewson, R.T. 1971. Herbicide performance and soil surface conditions. Weed Res. 11: 69-73.
- Roberts, H.A. & Lockett, P.M. 1975. Germination of buried and dry-stored seeds of Stellaria media. Weed Res. 15: 199-204.
- Roberts, H.A. & Lockett, P.M. 1978a. Seed dormancy and periodicity of seedling emergence in Veronica hederifolia L. Weed Res. 18: 41-48.
- Roberts, H.A. & Lockett, P.M. 1978b. Seed dormancy and field emergence in Solanum nigrum L. Weed Res. 18: 231-241.
- Roberts, H.A. & Neilson, J.E. 1980. Seed survival and periodicity of seedling emergence in some species of Atriplex, Chenopodium, Polygonum and Rumex. Ann. Appl. Biol. 94: 111-120.
- Roberts, H.A. & Neilson, J.E. 1981a. Seed survival and periodicity of seedling emergence in twelve weedy species of Compositae. Ann. Appl. Biol. 97: 325-334.
- Roberts, H.A. & Neilson, J.E. 1981b. Changes in the soil seed bank of four long-term crop/herbicides experiments. J. Appl. Ecol. 18: 661-668.
- Roberts, H.A. & Neilson, J.E. 1982a. Seed banks of soils under vegetable cropping in England. Weed Res. 22: 13-16.
- Roberts, H.A. & Neilson, J.E. 1982b. Seasonal changes in the temperature requirements for germination of buried seeds of Aphanes arvensis L. New Phytol. 92: 159-166.
- Roberts, H.A. & Potter, M.E. 1980. Emergence patterns of weed seedlings in relation to cultivation and rainfall. Weed Res. 20: 377-386.

- Roberts, H.A. & Ricketts, M.E. 1979. Quantitative relationships between the weed flora after cultivation and the seed population in the soil. Weed Res. 19: 269-275.
- Roberts, H.A. & Stokes, F.G. 1965. Studies on the weeds of vegetable crops. V. Final observations on an experiment with different primary cultivations. J. Appl. Ecol. 2: 307-315.
- Roberts, H.A. & Stokes, F.G. 1966. Studies on the weeds of vegetable crops. VI. Seed populations of soil under commercial cropping. J. Appl. Ecol. 3: 181-190.
- Roberts, H.A.; Chancellor, R.J. & Thurston, J.M. 1978. The biology of weeds. En: Fryer, J.D. & Makepeace. (Eds.). Weed Control Handbook. Vol.1. pp. 1-27. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Robinson, E.L. & Kust, C.A. 1962. Distribution of witchweed seeds in the soil. Weeds 10: 335.
- Rodríguez J., C. 1967. Estudio ecológico de las malas hierbas del Valle de Toluca, México. Tesis Profesional (Biología). Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Ross, M.A. & Harper, J.L. 1972. Occupation of biological space during seedling establishment. J. Ecol. 60: 77-88.
- Russell, E.W. & Mehta, N.P. 1938. Studies in soil cultivation. VIII. The influence of the seed bed on crop growth. J. Agric. Sci. 28: 272-298.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa, México.
- Rzedowski, J. 1979a. Localización. En: Rzedowski, J. & Rzedowski, G. C., de. (Eds.). Flora Fanerogámica del Valle de México. pp. 15-18. C.E.C.S.A., México.
- Rzedowski, J. 1979b. Clima. En: Rzedowski, J. & Rzedowski, G.C., de. (Eds.). Flora Fanerogámica del Valle de México. pp. 27-36. C.E.C.S.A., México.
- Rzedowski, J. 1979c. Relaciones geográficas y posibles orígenes de la flora. En: Rzedowski, J. & Rzedowski, G.C., de. (Eds.). Flora Fanerogámica del Valle de México. pp. 37-41. C.E.C.S.A., México.
- Rzedowski, J. 1979d. Principales comunidades vegetales. En: Rzedowski, J. & Rzedowski, G.C., de. (Eds.). Flora Fanerogámica del Valle de México. pp. 47-54. C.E.C.S.A., México.
- Sagar, G.R. 1970. Factors controlling the size of plant populations. Proc. 10th. Brit. Weed Control Conf., 965-979.
- Sagar, G.R. & Mortimer, A.M. 1976. An approach to the study of the population dynamics of plants with special reference to weeds. Appl. Biol. 1:1-47.
- Salisbury, S. 1961. Weeds and Aliens. Collins, London.

- Sarukhán, J. 1974. Demographic studies on grassland weed species. En: Price-Jones, D. & Solomon, M.E. (Eds.). Biology in Pest and Disease Control. pp. 28-41. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Segura P.L., R. 1979. Estudio florístico ecológico de las plantas arvenses en el cultivo de maíz de temporal en diferentes localidades del estado de Morelos, Mex.. Tesis Profesional (Biología). Escuela de Ciencias Biológicas, U.A.E.M. Cuernavaca, Morelos.
- Selman, M. 1970. The population dynamics of Avena fatua (wild oats) in continuous spring barley: desirable frequency of spraying with tri-allate. Proc. 10th Brit. Weed Control Conf., 1176-1188.
- Shull, H. 1962. Weed seed in irrigation water. Weeds 10: 248-249.
- Silvertown, J.W. 1985. When plants play the field. En: Greenwood, P. J.; Harvey, P.H. & Slatkin, M. (Eds.). Evolution. Essays in Honour of John Maynard Smith. pp. 143-153. Cambridge University Press, Cambridge.
- Skroch, W.A. & Dana, M.N. 1965. Sources of weed infestation in cranberry fields. Weeds 13: 263-267.
- Snaydon, R.W. 1980. Plant demography in agricultural systems. En: Solbrig, O.T. (Ed.). Demography and Evolution in Plant Populations. pp.131-160. University of California Press. Berkeley.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1979. Biometría. Principios y Métodos Estadísticos en la Investigación Biológica. H. Blume Ed.. Madrid, España.
- Soriano, A.; Zeiger, E.; Servy, E. & Suero, A. 1968. The effect of cultivation on the vertical distribution of seeds in the soil. J. Appl. Ecol. 5: 253-257.
- Souza-Machado, V. 1982. Inheritance and breeding potential of triazine tolerance and resistance in plants. En: LeBaron, H.M. & Gressel, J. (Eds.). Herbicide Resistance in Plants. pp.257-273. John Wiley & Sons, New York.
- Spencer, N.R. 1984. Velvetleaf, Abutilon theophrasti (Malvaceae), history and economic impact in the United States. Econ. Bot. 38: 407-416.
- Standifer, L.C. 1980. A technique for estimating weed seed populations in cultivated soil. Weed Sci. 28: 134-138.
- Stanton, M.L. 1984a. Seed variation in wild radish: effect of seed size on components of seedling and adult fitness. Ecology 65: 1105-1112.
- Stanton, M.L. 1984b. Developmental and genetic sources of seed weight variation in Raphanus raphanistrum L. (Brassicaceae). Amer. J. Bot. 71: 1090-1098.

- Stanton, M.L. 1985. Seed size and emergence time within a stand of wild radish (Raphanus raphanistrum L.): the establishment of a fitness hierarchy. Oecologia 67: 524-531.
- Steinbauer, G.P. & Grigsby, B. 1957. Interaction of temperature, light, and moistening agent in the germination of weed seeds. Weeds 5: 175-182.
- Stoller, E.W. & Wax, L.M. 1973. Temperature variations in the surface layers of an agricultural soil. Weed Res. 13: 273-282.
- Streibig, J.C. 1979. Numerical methods illustrating the phytosociology of crops in relation to weed flora. J. Appl. Ecol. 16: 577-587.
- Taber, R.A. 1982a. Occurrence of Glomus spores in weed seeds in soil. Mycologia 74: 515-520.
- Taber, R.A. 1982b. Gigaspora spores and associated hyperparasites in weed seeds in soil. Mycologia 74: 1026-1031.
- Taylorson, R.B. 1967. Seasonal variation in sprouting and available carbohydrates in yellow nutsedge tubers. Weeds 15: 22-24.
- Taylorson, R.B. 1970. Changes in dormancy and viability of weed seeds in soils. Weed Sci. 18: 265-269.
- Taylorson, R.B. 1972. Phytochrome controlled changes in dormancy and germination of buried weed seeds. Weed Sci. 20: 417-422.
- Taylorson, R.B. & Borthwick, H.A. 1969. Light filtration by foliar canopies: significance for light-controlled weed seed germination. Weed Sci. 17: 48-51.
- Taylorson, R.B. & McWhorter, C.G. 1969. Seed dormancy and germination in ecotypes of Johnsongrass. Weed Sci. 17: 359-361.
- Templeton, A.R. & Levin, D.A. 1979. Evolutionary consequences of seed pools. Amer. Nat. 114: 232-249.
- Thompson, K.; Grime, J.P. & Mason, G. 1977. Seed germination in response to diurnal fluctuations of temperature. Nature 267: 147-149.
- Timmons, F.L. 1970. A history of weed control in the United States and Canada. Weed Sci. 18: 294-307.
- Toole, E.H. & Brown, E. 1946. Final results of the Duvel buried seed experiment. J. Agric. Res. 72: 201-210.
- Totterdell, S. & Roberts, E.H. 1979. Effects of low temperatures on the loss of innate dormancy and the development of induced dormancy in seeds of Rumex obtusifolius L. and R. crispus L. Plant, Cell & Environment 2: 131-137.
- Totterdell, S. & Roberts, E.H. 1980. Characteristics of alternating

- temperatures which stimulate loss of dormancy in seeds of Rumex obtusifolius L. and Rumex crispus L. Plant, Cell & Environment 3: 3-12.
- Tripathi, R.S. 1985. Population dynamics of a few exotic weeds in north-east India. En: White, J. (Ed.). Studies on Plant Demography: A Festschrift for John L. Harper. pp. 157-170. Academic Press, London.
- Turner, M.D. & Rabinowitz, D. 1983. Factors affecting frequency distributions of plant mass: the absence of dominance and suppression in competing monocultures of Festuca paradoxa. Ecology 64: 469-475.
- U.S.D.A. 1971. Common Weeds of the United States. Dover Publ., New York. 463p.
- Vavilov, N.I. 1951. Estudios sobre el Origen de las Plantas Cultivadas. ACME Agency. Buenos Aires, Argentina.
- Vecchio, V., Gasquez, J. & Compoint, J.P. 1982. Variabilite morphologique et enzymatique chez une population mixte d'Avena fatua L. et A. sterilis L. Weed Res. 22:263-269.
- Vega, M.R. & Sierra, J.N. 1970. Population of weed seeds in a lowland rice field. Philip. Agric. 54: 1-7.
- Venable, D.L. 1984. Using intraspecific variation to study the ecological significance and evolution of plant life-histories. En: Dirzo, R. & Sarukhan, J.(Eds.). Perspectives on Plant Population Ecology. pp.166-187. Sinauer Ass.. Sunderland, Massachusetts.
- Villegas D., M. 1969. Estudio florístico y ecológico de las plantas arvenses de la parte meridional de la cuenca de México. An. Esc. Nac. Cienc. Biol., Mex., 18: 17-89.
- Villegas D., M. 1979. Malezas de la Cuenca de México. Especies arvenses. Publ. No. 5. Instituto de Ecología, México.
- Vincent, E.M. & Roberts, E.H. 1977. The interaction of light, nitrate and alternating temperature in promoting the germination of dormant seeds of common weed species. Seed Sci. & Technol. 5: 659-670.
- Vincent, E.M. & Roberts, E.H. 1979. The influence of chilling, light and nitrate on the germination of dormant seeds of common weed species. Seed Sci. & Technol. 7: 3-14.
- Warrington, K. 1936. The effect of constant and fluctuating temperature on the germination of the weed seeds in arable soil. J. Ecol. 24: 185-204.
- Warrington, K. 1958. Changes in the weed flora on broadbalk permanent wheat field during the period 1930-55. J. Ecol. 46: 101-113.
- Warwick, M.A. 1984. Buried seeds in arable soils in Scotland. Weed

Res. 24: 261-268.

- Warwick, S.I. & Briggs, D. 1978a. The genecology of lawn weeds. I. Population differentiation in Poa annua L. in a mosaic environment of bowling green lawns and flower beds. New Phytol. 81:711-723.
- Warwick, S.I. & Briggs, D. 1978b. The genecology of lawn weeds. II. Evidence for disruptive selection in Poa annua in a mosaic environment of bowling green lawns and flower beds. New Phytol. 81:725-737.
- Warwick, S.I. & Sweet, R.D. 1983. The biology of Canadian weeds. 58. Galinsoga parviflora and G. quadriradiata (= G. ciliata). Can. J. Plant Sci. 63: 695-709.
- Watkins, F.B. 1966. Effect of nitrogen fertilizer on the emergence of wild oat (Avena ludoviciana). Queensl. J. Agric. & Anim. Sci. 23: 87-89.
- Watkinson, A.R. 1981. Interference in pure and mixed populations of Agrostemma githago. J. Appl. Ecol. 18: 967-976.
- Watkinson, A.R.; Lonsdale, W.M. & Firbank, L.G. 1983. A neighbourhood approach to self-thinning. Oecologia 56: 381-384.
- Wee, Y.C. 1974. Viable seeds and spores of weed species in peat soil under pineapple cultivation. Weed Res. 14: 193-196.
- Weiner, J. 1985. Size hierarchies in experimental populations of annual plants. Ecology 66: 743-752.
- Weiner, J. & Solbrig, O.T. 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. Oecologia 61: 334-336.
- Weiss, P.W. 1981. Spatial distribution and dynamics of populations of the introduced annual Emex australis in south-eastern Australia. J. Appl. Ecol. 18: 849-864.
- Wentworth, T.R.; Conn, J.S.; Skroch, W.A. & Mrozek, E., Jr. 1984. Gradient analysis and numerical classification of apple orchard weed vegetation. Agric., Ecosystems Environ. 11:239-251.
- Wesson, G. & Wareing, P.F. 1969a. The role of light in the germination of naturally occurring populations of buried weed seeds. J. Exp. Bot. 20: 402-413.
- Wesson, G. & Wareing, P.F. 1969b. The induction of light sensitivity in weed seeds by burial. J. Exp. Bot. 20: 414-425.
- Whalen, M.D. 1979. Allozyme variation and evolution in Solanum section Androceras. Syst. Bot. 4:203-221.
- Wiese, A.F. & Davis, R.G. 1967. Weed emergence from two soils at various moistures, temperatures, and depths. Weeds 15: 118-121.

- Williams, M.C. 1980. Purposefully introduced plants that have become noxious or poisonous weeds. Weed Sci. 28:300-305.
- Wilson, B.J. 1970. Studies of the shedding of seed of Avena fatua in various cereal crops and the presence of this seed in the harvested material. Proc. 10th Brit. Weed Control Conf., 831-836.
- Wilson, B.J. & Cussans, G.W. 1975. A study of the population dynamics of Avena fatua L. as influenced by straw burning, seed shedding and cultivations. Weed Res. 15: 249-258.
- Wilson, R.G. 1980. Dissemination of weed seeds by surface irrigation water in western Nebraska. Weed Sci. 28: 87-92.
- Wilson, H.D. & Heiser, C.B. 1978. Origin and evolutionary relationships of huauzontle (Chenopodium nuttalliae), a domesticated chenopod of Mexico. Am. J. Bot. 66:198-206.
- Windle, P.N. & Franz, E.H. 1979. Plant population structure and aphid parasitism: changes in barley monocultures and mixtures. J. Appl. Ecol. 16: 257-268.
- Woolley, J.T. & Stoller, E.W. 1978. Light penetration and light-induced seed germination in soil. Plant Physiol. 61: 597-600.
- Yannitsaros, A. & Economidou, E. 1974. Studies on the adventive flora of Greece. I. General remarks on some recently introduced taxa. Candollea 29:111-119.
- Young, J.A. & Evans, R.A. 1976. Responses of weed populations to human manipulations of the natural environment. Weed Sci. 24: 186-190.
- Zimdahl, R.L. 1980. Weed-Crop Competition: A review. International Plant Protection Center. Corvallis, Oregon.
- Zorner, P.S.; Zimdahl, R.L. & Schweizer, E.E. 1984a. Sources of viable seed loss in buried dormant and non-dormant populations of wild oat (Avena fatua L.) seed in Colorado. Weed Res. 24: 143-150.
- Zorner, P.S.; Zimdahl, R.L. & Schweizer, E.E. 1984b. Effects of depth and duration of seed burial on Kochia (Kochia scoparia). Weed Sci. 32: 602-607.