

# **COMPETENCIA ENTRE MALEZAS Y CULTIVOS. ANÁLISIS DE LA INTERFERENCIA DE LAS MALEZAS SOBRE EL CULTIVO DE LINO OLEAGINOSO \***

**Carlos Alberto VERONA,\*\* Osvaldo Néstor FERNÁNDEZ \*\*  
y Carlos Marcelo LÖFFLER\*\***

**SUMMARY:**Competition between weeds and crops. Analysis of the interference of weeds on the oil-flax crop.

This paper deals with the competition between crops and weeds from an ecological point of view. As a general introduction to the competition between plants the theory, in biological systems, was critically reviewed. The conceptual evolution of the "principle of competitive exclusion", and the analogies and differences between animals and plants, in relation with competition processes were evaluated.

Factors and mechanisms of competition in plants were considered in order to show the advantages, limitations and consequences that result from the use of different experimental designs. One aspect that received our special attention was the conceptual model that we ought to assume in order to represent a weedy-crop when we want to study it as a competition system.

Essays were conceived and carried-out as a way to discriminate the interaction between: i) the interference processes and the sowing date; and, ii) the effect of the interference processes at one developmental stage of the crop, and the one produced previously or that could be produced subsequently at any other developmental stage. In this way the behavior of the oil-flax was studied by means of field experiments including two sowing dates and different regimes of weed removal, conducted in two different years, in order to explain the interference process between the crop plants and their companion flora.

\* Trabajo desarrollado en el Departamento de Agronomía de la Estación Experimental Regional Agropecuaria Balcarce, dentro del marco del Convenio INTA-Universidad Nacional de Mar del Plata, el que en esencia constituyó la base de la Tesis Doctoral de Carlos A. Verona, presentada en la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, con el asesoramiento del Ing. Agr. A. Soriano, Profesor de la UNBA. O.N. Fernández y C.M. Löffler participaron en este trabajo colaborando en el planeamiento, ejecución y análisis de resultados, de los ensayos realizados en el periodo 1975/76.

\*\* Cátedra de Ecología de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Univ. Nac. de Mar del Plata, CC 276(7620) Balcarce, Bs. As., Argentina.

ECOSUR	Argentina	ISSN 0325-108X	v. 7	n. 13	pág. 19-109	marzo 1980
--------	-----------	-------------------	------	-------	----------------	---------------

An hypothesis of the structure of the system was advanced, considering the system as a couple of elements of interaction: i) a susceptible element -the crop-, and ii) an agressor elements -the weeds-. The reduction of the crop's performance produced by the presence of weeds was considered proportional to the degree of overlapping of their respective ecological niches. Niche dimensions, on the other hand were inferred from any expression related to the level of resource demands of each element of the couple (standing crop, for example). On this basis the analysis of the competition system was conducted, and it was possible to enunciate causal explanations on the course of the interference processes.

During the analysis it was necessary to make a distinction between variations in the crop's susceptibility and in the weeds' agressivity to avoid misinterpreting of the interference process.

The crop showed a deep modification in its performance as a resulta of weeds' interference and sowing dates, on cualitative and cuantitative basis. The biological and economical yield, and the harvest index were the parameters more drastically affected. However, the interference of weeds was statistically non-significant when it was applied on a crop sown out of its optimal date.

The number of seeds per square meter accounted for virtually all the variation in seed and oil yield. The mean weight of a seed and its oil content remained constant within each sowing date notwithstanding the differences between the regimes of weed removal. The relative amount of the specific fatty acids was included, and the degree of variability and normality of the distribution values of the parameters used to describe the crops's performance, were tested.

The composition of the companion flora was altered when the sowing date was shifted as a result of environmental variation at the level of prevailing edaphic and climatic conditions, wich impose the "cualitative factors" on the "early niche". So, the weeds' community experimented a series of "micro-successions" between sowing and harvesting of the crop as the germination and early establishment of the seedlings changed following changes in the sowing date. This factors gave rise to floristic transition during the "micro-succession", consisting in the replacement of "winter-spring" by "spring-summer" components of its respective floras, as time progressed.

It was finally pointed out that the construction of a mathematical model using the above mentioned ideas could be feasible and useful, and future development must succeed not only in explaining but also in predicting the interference processes between weeds and crops.

## SINOPSIS

1. Introducción
  - 1.1. Problemática general
  - 1.2. Objetivos
2. Generalidades y antecedentes
  - 2.1. Competencia en sistemas biológicos
    - 2.1.1. Teoría General de la Competencia
    - 2.1.2. Competencia en sistemas vegetales
    - 2.1.3. Factores y mecanismos de competencia
  - 2.2. Aplicaciones de la Teoría de la Competencia
    - 2.2.1. Competencia entre malezas y cultivos
    - 2.2.2. Análisis de los procesos de interferencia

- 3. Materiales y métodos
  - 3.1. Ensayo de competencia
  - 3.2. Ensayo de crecimiento
- 4. Resultados
  - 4.1. Ensayo de competencia
    - 4.1.1. Composición de la flora acompañante
    - 4.1.2. Crecimiento de las malezas
    - 4.1.3. Comportamiento del cultivo
    - 4.1.4. Contenido y composición del aceite
    - 4.1.5. Análisis de la interferencia
    - 4.1.6. Condiciones climáticas
  - 4.2. Ensayo de crecimiento
    - 4.2.1. Evolución de la fitomasa aérea
    - 4.2.2. Comportamiento del lino en la cosecha
      - 4.2.2.1. Análisis del rendimiento
      - 4.2.2.2. Análisis de la variabilidad de los componentes del rendimiento
    - 4.2.3. Comportamiento de las malezas en la cosecha
    - 4.2.4. Condiciones climáticas
- 5. Discusión
  - 5.1. Evaluación conjunta de los ensayos de competencia y crecimiento
  - 5.2. Hipótesis estructural del sistema de competencia
    - 5.2.1. Comportamiento del elemento susceptible
    - 5.2.2. Comportamiento del elemento agresor
  - 5.3. Análisis causal de la interferencia
    - 5.3.1. Efectos sobre el rendimiento en semillas y sus componentes
    - 5.3.2. Efectos sobre el contenido y composición del aceite
    - 5.3.3. Efectos sobre la variación entre plantas
  - 5.4. Consideraciones finales
- 6. Conclusiones
  - 6.1. Comportamiento del proceso de interferencia
  - 6.2. Comportamiento del cultivo
  - 6.3. Comportamiento de las malezas
  - 6.4. Alcances y perspectivas
- Agradecimientos
- Bibliografía

## 1. INTRODUCCION

### 1.1. Problemática General

La competencia entre malezas y cultivos constituye una problemática de gran importancia en la práctica agronómica (58) y su conocimiento integral representa una valiosa herramienta para el desarrollo racional de nuevas y

mejores técnicas de control (208, 225). Lo anterior subraya la proyección que, sobre un plano eminentemente aplicado, tiene la teoría de la competencia, la que de por sí reviste un profundo interés básico y especulativo, siendo una de las ideas centrales en genética, evolución y ecología y probablemente el nexo más firme que podamos establecer entre ellas (48, 53, 67, 73, 103, 155, 185).

El estudio de la competencia entre cultivos y malezas no es, sin embargo, una tarea fácil, en virtud de la complejidad del sistema y la falta de una "hipótesis estructural" (72) sobre el mismo, que haga operativas nuestras ideas acerca de su funcionamiento. Esto es así hasta un punto tal que nuestros conocimientos, necesariamente parciales y fraccionarios, resultan inadecuados para dar respuestas a interrogantes fundamentales sobre el tema (76, 209); tales como: i) ¿bajo qué circunstancias un cultivo experimenta una reducción significativa de su rendimiento debido a la acción competitiva de las malezas? y, ii) ¿hasta dónde es esperable retornos marginales de la inversión que hagamos para recuperar los niveles de rendimiento potencial del cultivo libre de malezas?

En un cultivo, el efecto depresivo que ejercen las malezas sobre su comportamiento, está relacionado con: i) la capacidad potencial de las distintas poblaciones específicas que integran la flora acompañante, para interferir uno o más de los procesos relacionados con la determinación del rendimiento; ii) la potencialidad de expresar tal potencialidad competitiva -agresividad- a nivel del cultivo durante su ciclo de desarrollo; y iii) las variaciones que experimente el sistema interferido -el cultivo- en cuanto a su susceptibilidad a la acción competitiva. La dificultad de tratar estas cuestiones radica, como lo señaló Milthorpe (163), en que los elementos que intervienen en un sistema de competencia varían en el tiempo, lo que exige, cuando se pretende realizar un análisis causal de la interferencia, imaginar métodos apropiados a fin de discriminar entre la influencia de los cambios temporales sobre los componentes del sistema de competencia y los efectos propios debidos a la acción de interferencia que se verifica entre ellos. Tal enfoque conceptual requiere interpretar a cada estado alcanzado por un sistema de competencia, como una etapa definida dentro de una secuencia ordenada de estados sucesivos que, vinculados entre sí por relaciones causales, discurren sin solución de continuidad durante todo el ciclo del cultivo. Obviamente, para un sistema multiespecífico como el representado por el cultivo y sus malezas, esta es una visión "Clementsiana" del problema, que implica aceptar la existencia de un proceso multicondicionado, de naturaleza sucesional (38).

Planteados hasta aquí los principales problemas, pasemos al análisis de sus posibles soluciones partiendo de una caracterización conceptual del sistema en estudio. Si pretendemos diseñar una metodología que nos permita superar la confusión de efectos que presentan los ensayos de competencia, inherentes a la naturaleza y comportamiento de estos sistemas, tal como lo expresara Milthorpe (163), convendría concebir al sistema de competencia "cultivo/malezas" como una "microsucesión" que transcurre entre los momentos de siembra y cosecha del cultivo en consideración. Ahora bien, en estos casos la época de siembra afecta la naturaleza y el desenvolvimiento de la microsucesión.

sión por contarse entre los condicionantes más importantes del comportamiento fenológico del cultivo y del establecimiento de la flora acompañante. Precisamente, Harper (102), señala que las características ambientales definen los "factores cualitativos" del medio, que tanta importancia tienen durante las fases de germinación y establecimiento, en las etapas tempranas de la microsucesión donde, al decir de Colinveaux (42), prevalecen nichos ecológicos fuertemente físicos.

Lo anterior si bien nos señala que el punto de partida del sistema de competencia -su fecha de siembra- es un nuevo elemento a tener en consideración, nos abre también la posibilidad de modificar, intencionalmente, el proceso de interferencia actuando a nivel de sus dos componentes principales. Por un lado -a nivel del cultivo- mientras alterar su fenología significa casi siempre afectar el rendimiento, al variar la duración e intensidad con que operan los procesos de producción en las distintas fases de crecimiento y desarrollo (115), por otro -a nivel de las malezas- alterar sus condiciones de germinación y establecimiento, significa introducir notorias diferencias no sólo en la composición cualitativa y cuantitativa de la flora acompañante (51, 196-198, 200), sino también en el momento y la intensidad con que se verifica la "transición de dominancia" entre especies invierno-primaverales y primavera-estivales, en la flora acompañante. De esta manera la fecha de siembra, dentro de ciertos límites, se erige en el factor clave que nos permite seleccionar entre distintas "versiones" de un mismo proceso sucesional. La importancia de este hecho estriba en que el estudio comparado de distintas microsucesiones nos debieran permitir determinar la existencia o no, de una variación concomitante de la "susceptibilidad" del cultivo y la "agresividad" de las malezas.

Teniendo en cuenta que la oportunidad y duración con que se ejerce la presión de interferencia pueden ser manejadas -al menos experimentalmente con cierta facilidad, estamos ahora en condiciones de analizar el comportamiento del sistema de competencia sobre un diseño experimental que nos permita discriminar las interacciones entre: i) el efecto de la acción de interferencia en un estado de desarrollo y el que se haya producido o pueda producirse en cualquier otro estado, previo o subsiguiente, respectivamente; y ii) la modalidad de interferencia y la época de siembra. Además, todo, bajo una óptica "sucesional" que reconozca al proceso de transición que experimenta la flora acompañante en el curso del desarrollo del cultivo.

Al conducirse trabajos de esta índole hay que prestarle especial importancia a la elección del sistema experimental. En nuestro estudio hemos decidido trabajar con el cultivo de lino oleaginoso dado su gran susceptibilidad a la acción competitiva. Por lo demás, en condiciones de gran cultivo, las malezas ocasionan importantes pérdidas de rendimiento (62), las que en algunas regiones de Argentina alcanzan un 50%, siendo el sudeste bonaerense una de las áreas más afectadas por este problema (80,194,206).

Los antecedentes para el cultivo de lino, ya se trate del oleaginoso o el textil, en relación a fenómenos de competencia son escasos y están referidos, principalmente, al efecto de interferencia interespecífica debido a una única

especie invasora (21, 22, 89, 153) y a su interacción con la densidad de siembra, la humedad del suelo y el nivel de fertilizantes (89). Bowden y Friesen (33) estudiaron el efecto depresivo de distintas densidades de *Avena fatua*, sobre los cultivos de lino (variedad Raja) y trigo (variedad Pembina), sembrados -en Manitoba- en distintas épocas, sometidos a períodos de competencia de duración creciente. De esta manera encontraron que el lino fue más susceptible que el trigo a la competencia de la maleza; que el retraso en la época de siembra aumentaba el efecto de la competencia en términos de rendimiento; y, por último, que en el lino es aconsejable un control temprano de malezas si se quiere evitar altas pérdidas de rendimiento.

Otros trabajos se orientaron al estudio de la interacción alelopática del lino y sus malezas (91) o al análisis del efecto de diferentes niveles de competencia intraespecífica, simulados mediante distintas densidades de siembra, sobre la variabilidad de las plantas individuales (177) o sobre el rendimiento en semilla y paja de lino y fitomasa de malezas en el momento de cosecha (202). De la misma forma Khan y Bradshaw (127) y Khan, Antonovics y Bradshaw (126) analizaron la respuesta al espaciamiento de distintas variedades de lino oleaginoso y textil, en términos de su plasticidad fenotípica y de su herencia, como modalidad de adaptación a ambientes heterogéneos (47). En 1964 Harper (101) comenta el efecto sinérgico y competitivo que se manifiesta en mezclas de distintas proporciones de lino textil y oleaginoso, analizando resultados cedidos por Khan, tema sobre el que vuelve cuatro años más tarde (104), incluyendo en la discusión comentarios sobre el ciclo de crecimiento de cada cultivar aportados por Obeid (176). Alessi y Power (3) por su parte, analizaron la influencia del espaciamiento entre surcos y el riego, sobre el crecimiento de las malezas y el rendimiento y la calidad del lino. Finalmente, Bazzaz y Harper (18), estudiaron el efecto del sombreado, la densidad, la fertilidad y la remoción de yemas florales, sobre el rendimiento, sus componentes numéricos y algunos parámetros "demográficos" del conjunto de sus hojas, tomadas como una población. Entre los resultados más notables, los autores encuentran que el número de semillas por planta correlacionó más fuertemente con el número de hojas que con el área foliar total por planta.

De esta manera, sobre un sistema para el que se cuenta con una cobertura aceptable de información básica complementaria, hemos abordado la problemática -expuesta más arriba- de efectuar el análisis causal del proceso de interferencia que las malezas ejercen sobre el cultivo.

## 1.2. Objetivos

Los objetivos de este trabajo fueron estudiar el efecto de la interferencia de las malezas, en lino, a través del análisis de la depresión del comportamiento del cultivo debido a la acción competitiva, en relación a la duración y oportunidad con que ésta fue ejercida. Así, mediante distintos regímenes de competencia (figura 1) se procuró alterar diferencialmente el comportamiento del cultivo de lino oleaginoso, en distintas épocas de siembra, tratando de

explicar causalmente las variaciones de la fitomasa aérea del cultivo, su rendimiento -en semilla y aceite-, alguno de sus componentes químicos (ácidos grasos) y numéricos y diversos índices que informan sobre la eficiencia operativa del sistema de producción.

Paralelamente se realizó el seguimiento de la fitomasa de malezas y del lino, a lo largo del ciclo del cultivo, tratando de establecer los períodos de mayor agresividad y susceptibilidad de uno y otro componente del sistema, respectivamente, a través de relaciones básicas derivadas del análisis de crecimiento.

Por último, se intentó discutir los resultados obtenidos dentro de un marco de referencia ecológico, poniendo énfasis en los aspectos vinculados con la teoría de la competencia, el nicho ecológico, la sucesión y la variabilidad (45, 87, 99, 100, 103, 104, 142, 246).

## 2. GENERALIDADES Y ANTECEDENTES

### 2.1. Competencia en Sistemas Biológicos

#### 2.1.1. *Teoría general de la competencia*

La teoría de la competencia ha alcanzado un desarrollo considerable, invadiendo todos los dominios de la ecología. Sus orígenes, como el de otras muchas ideas fundamentales, son seguramente remotos, pero aquí nos ocuparemos de la evolución moderna del concepto, como paso previo para abordar el tratamiento de la competencia entre cultivos y malezas, desde una perspectiva ecológica.

Si bien no hay un acuerdo generalizado en cuanto a su definición (58, 99, 162), podemos establecer que la competencia tiene lugar cuando dos o más individuos, pertenecientes a una misma especie -competencia intraespecífica- o a especies diferentes -competencia interespecífica- se interfieren con motivo de la disputa que establecen por un recurso, cuya disponibilidad no alcanza a satisfacer la demanda conjunta a la que se ve sometido. la interferencia a que hacemos mención se manifiesta generalmente en una serie de efectos negativos que afectan a todos los individuos comprometidos en el sistema de competencia.

La mayor parte de la teoría de la competencia reposa en los modelos matemáticos, propuestos independientemente por Alfred Lotka y Vito Volterra (136, 243, 244), los que en su versión más general, para comunidades saturadas y en equilibrio con sus recursos, toman la forma propuesta por Stern y Roche (232):

$$dN_i/dt = r_i N_i (K_i - N_i - \sum_{j \neq i}^n \alpha_{ij} N_j) / (K_i) ;$$

donde "n" es el número de especies (subíndizadas de "i" a "j"), "r<sub>i</sub>" el potencial biótico de la i-ésima especie, "K<sub>i</sub>" su "capacidad de carga" en el sistema, "N<sub>i</sub>" su densidad poblacional y "α<sub>ij</sub>" es el coeficiente de competencia que mide

el efecto depresivo de la  $j$ -ésima especie sobre la  $i$ -ésima especie. En el equilibrio,  $dN/dt = 0$ , por lo que la densidad poblacional en ese instante (densidad de equilibrio;  $N^*$ ) se calcula mediante la siguiente expresión:

$$N^* = K_i - \sum_{j \neq i}^n \alpha_{ij} N^* j,$$

cualquiera sea "i" desde "1" hasta "n".

El modelo admite, cuando está referido a un par de especies (a y b; como en su versión original), cuatro soluciones posibles: i) que la especie "a" triunfe sobre la especie "b", independientemente de las condiciones iniciales; ii) a la inversa, o sea que "b" desaloje a "a"; iii) que gane una u otra, según sean las proporciones originales de la mezcla; y iv) que se alcance una situación de equilibrio, en la que ambas especies coexistirán indefinidamente en razón de que, para las dos, la competencia intraespecífica es más intensa que la interespecífica, es decir,

$$\alpha_{ab} < K_a/K_b, \text{ y a su vez } \alpha_{ba} < K_b/K_a.$$

Sin duda estas abstracciones formales representan una gran simplificación de la realidad, no obstante lo cual han tenido un profundo impacto en el pensamiento ecológico moderno, proveyendo -entre otras cosas- el andamiaje teórico sobre el que se desarrollaron los conceptos de "coeficientes de competencia", "competencia difusa", "densidad de población de equilibrio", "matriz comunitaria", "selección  $r$  y  $K$ ", etc. (67, 186).

Paralelamente al tratamiento formal de la competencia se fue desarrollando la noción de "nicho ecológico" (64, 88, 220) definido, en principio, como el papel funcional y la posición de un organismo en la comunidad, subrayándose sus relaciones tróficas con otros organismos en virtud a que la idea, en sus comienzos, tomó cuerpo entre especialistas en ecología animal. Con el correr del tiempo se asistió a una convergencia creciente entre nicho y competencia, hasta que Gause (79), trabajando en la Universidad de Moscú, demostró mediante experiencias de laboratorio que especies ecológicamente similares rara vez coexistían. Los trabajos de Gause dieron lugar a la formulación del "principio de exclusión competitiva", que establece la incompatibilidad de más de una especie por nicho. Este principio -una especie un nicho- se transformó desde entonces en el dogma central de la ecología.

Si bien hay quienes evitan el empleo de la palabra nicho por la vaguedad e imprecisión con que fue empleada (67, 191), con el auge de la escuela de biólogos poblacionales, recientemente han cobrado fuerte impulso los estudios teóricos y experimentales sobre el tema. Siempre dentro del campo de la ecología animal, en la actualidad, los planos temáticos sobre los que se realizan las mayores contribuciones en relación al concepto de nicho son: la adaptación, el éxito reproductivo y el espectro de utilización de recursos.

Entre los aspectos centrales que hacen al cuerpo de su teoría, el concepto de "amplitud de nicho" ha probado ser de suma utilidad. De hecho el nicho



más amplio que podemos concebir para una especie es su nicho potencial (virtual o fundamental), que es el que tendría en ausencia de competidores o enemigos (118). Este nicho de pre-interacción o pre-competitivo es ideal, ya que el nicho efectivo (o nicho realizado) en condiciones de interacción, es un subconjunto del nicho fundamental. Es así que el nicho post-interactivo o post-competitivo, comparado con el nicho virtual es una medida de la magnitud de la competencia interespecífica (y de la predación) que soporta una especie, o de la adecuación que se verifica en el espectro de acción de las especies en el seno de las comunidades que integran.

Antes de pasar a evaluar alguna de las evidencias que sustentan la validez del principio de exclusión competitiva, cabe un comentario general respecto de las mismas. Los estudios empíricos que consolidaron el principio fueron realizados en condiciones controladas de laboratorio, constantes y homogéneas, mientras que las evidencias de campo son meramente circunstanciales.

Los trabajos de Gause (79), como se dijo, son la primera demostración experimental de los modelos desarrollados por Lotka en la Johns Hopkins University y por Volterra en la península itálica. Sus clásicos experimentos con protozoos y levaduras se ajustan a la teoría matemática de la competencia. Posteriormente, los trabajos de Birch (26-28) y particularmente los llevados a cabo por Park y su equipo de colaboradores en la Universidad de Chicago, a partir de la década del cuarenta (133,183, citas que incluyen un análisis retrospectivo) y empleando gorgojos de la harina -principalmente del género *Tribolium*- reforzaron la validez del principio de exclusión competitiva. Entre las importantes contribuciones de estos estudios debemos indicar que clarificaron la dependencia que tiene el desenlace del sistema de competencia respecto de: i) la proporción de cada especie en la mezcla inicial; ii) las condiciones ambientales; y iii) la constitución genética de las poblaciones que compiten. Para quien le interese el tratamiento matemático del tema, Poole (191) hace una presentación muy accesible de los resultados obtenidos en el laboratorio de Park. Entre los estudios experimentales más recientes hay que mencionar los de Neill (171-173), llevados a cabo con cuatro especies de microcrustáceos crecidos simultáneamente en un mismo sistema y con sustracciones de una especie por vez y de dos especies por vez, según todas las combinaciones binarias posibles. Estos trabajos junto al de Wilbur (251), realizado con anfibios demostraron que los coeficientes de competencia son dependientes de la composición de la comunidad, no pudiendo deducirse a partir de los valores de los coeficientes de competencia calculados sobre sistemas binarios. Lo anterior indica que la ecuación general de competencia propuesta por Stern y Roche (232), que presentáramos más arriba, tiene la limitación de no incluir, como fuera sugerido por Hairston y colaboradores (94), los efectos de nivel comunitario sobre los coeficientes de competencia para sistemas de tres o más especies.

Las observaciones de campo sobre estos fenómenos, por otra parte, estuvieron mayormente ligadas a estudios areográficos y corológicos tendientes a establecer las causas de distribuciones simpátricas o alopátricas de especies ecológicamente próximas. En otros casos, sencillamente, son el resultado de

descripciones de la historia natural de las especies en su ambiente, normalmente referidas por observadores muy minuciosos.

Uno de los ejemplos más elegantes que documentan la exclusión competitiva en la naturaleza, entre especies "demasiado" similares como para coexistir, se lo debemos a Connell (43), quien aplicando técnicas de remoción sobre cirripedios epilíticos de la zona intertidal de la isla de Cumbrae (Escocia), puso de relieve que entre *Balanus balanoides* y *Chthamalus stellatus* se verifica competencia por espacio, donde *Balanus* desaloja a *Chthamalus* en la zona intertidal profunda. La eliminación por remoción de los individuos de *Balanus* permitía la colonización del área por parte de *Chthamalus*. Otros ejemplos similares pueden hallarse, cuidadosamente expuestos, en uno de los libros de Pielou (188).

No todas las evidencias, sin embargo, han sido —al menos en principio— favorables al dogma. Entre los trabajos experimentales que proclaman su invalidez, cabe citar el realizado con *Drosophila* por Ayala (11), por el rigor metodológico con que fue llevado a cabo, la hipótesis que pone a prueba, el análisis a que somete sus resultados y las conclusiones a que arriba. Ayala, trabajando en la Rockefeller University da cuenta de que cepas de dos especies de moscas de la fruta *Drosophila pseudoobscura* y *D. serrata*, coexistían indefinidamente en botellas de cultivo, sin que se presentara —aparentemente— una división de nichos dentro del sistema experimental, como el que se verificaba entre *Paramecium aurella* y *P. bursera* cuando, como lo describió Gause (79), ambas especies coexistían evitando la competencia al ocupar nichos distintos dentro del tubo en que eran cultivadas (mientras una especie vivía en la superficie la otra lo hacía en el fondo). Las moscas empleadas por Ayala, parecían competir fuertemente, desconociendo el principio de exclusión, por lo que su autor decidió verificar la existencia o no de nichos ecológicos diferentes, a pesar de todas las evidencias que había reunido en contrario. Para hacerlo, puso a prueba su hipótesis en los términos de las condiciones formales que la hacen posible. Es decir, si recordamos que la única alternativa de coexistencia en el modelo de Lotka-Volterra se da cuando las especies ocupan nichos diferentes, debe entonces cumplirse que;  $\alpha_{ab} < K_a/K_b$ , y además que, simultáneamente  $\alpha_{ba} < K_b/K_a$ .

La determinación de tales parámetros, tanto en términos de número de individuos como en valores de productividad, indicaba que el sistema de Ayala no cumplía con la teoría, ya que la coexistencia se verificaba en condiciones en que ambos coeficientes de competencia eran mayores que sus respectivos cocientes de capacidad de carga; es decir justo al revés de lo esperado. La conclusión de Ayala fue rotunda: la exclusión competitiva, como principio general, debe descartarse; el dogma estaba invalidado.

Entre las reevaluaciones críticas más ingeniosas y confiables de los resultados de Ayala y sus consecuencias, está la propuesta por Colineaux (42). Para este último autor, hipotéticamente —ya que sus ideas no han sido llevadas a un terreno de confirmación empírica— los resultados de Ayala son susceptibles de una interpretación diferente. Las moscas de la fruta ocupan, durante su ciclo biológico, nichos diferentes: los adultos comen levadura y las larvas horadan el agar, mientras que los huevos y las pupas reposantes

no experimentan los efectos de la interferencia. En estas circunstancias, si bien a nivel de los adultos puede esperarse que una especie desaloje a otra, es posible que al mismo tiempo, en el estado larval ocurra lo mismo pero en sentido contrario. Todo lo que se necesita para posibilitar la coexistencia es que los dos procesos parciales de exclusión sean aproximadamente iguales y opuestos. Según Colinveaux, en un sistema como el de *Drosophila* (insecto holometábolo) que ocupa nichos diferentes cada ciertos intervalos de tiempo, el principio de exclusión debe ser puesto a prueba nicho por nicho, si se pretenden hacer constataciones válidas. Las enseñanzas que deja el experimento de Ayala y sus posibles interpretaciones son, cuando menos, muy formativas, ilustrando sobre la complejidad intrínseca del fenómeno de competencia y previniendo sobre las inconveniencias y la fragilidad de cualquier interpretación apriorística de resultados empíricos.

Con todo, son las experiencias de campo las que más dudas arrojan sobre el alcance de las conclusiones derivadas de los trabajos de Gause y de los modelos de Lotka-Volterra. Los naturalistas han puntualizado que es relativamente fácil y frecuente encontrar especies muy afines, estrechamente asociadas. Estos resultados estaban en total contradicción con el dogma y la primera explicación a la paradoja fue que en la naturaleza, la competencia es un fenómeno improbable porque los organismos "tratan" de evitarla, lo que hace difícil esperar evidencias del principio de exclusión competitiva en comunidades naturales. Pielou (188) revisa prolijamente estas aparentes contradicciones, llegando a plantear el conjunto de condiciones necesarias y suficientes para que ocurra exclusión competitiva. Estas condiciones son las siguientes: i) el tamaño de las poblaciones en competencia debe estar regulado por la escasez de algún recurso necesario para todos los competidores y sólo por eso; ii) los competidores deben permanecer genéticamente inalterados durante todo el proceso de exclusión; iii) las condiciones ambientales deben ser constantes; iv) la comunidad en la que tiene lugar el proceso de competencia debe permanecer cerrada a procesos de inmigración que signifiquen la incorporación de nuevos miembros de cualquiera de las especies competidoras; y v) la competencia debe haber durado por un tiempo suficientemente largo como para alcanzar su equilibrio. Según Pielou, si se cumplen estas condiciones y sólo entonces, es posible esperar exclusión. La misma autora incorpora luego la condición de Skellam (222) que establece que la fertilidad de los competidores no debe diferir mayormente, para que no se dé la situación de que la especie más perjudicada por el proceso competitivo, compense mediante una alta fertilidad relativa la presión de interferencia y termine por coexistir con su oponente. En resumen, como lo señala Margalef (150), aceptando que en la naturaleza no hay especies totalmente equivalentes ni ambientes absolutamente estables, la rigurosa exclusión competitiva es un hecho altamente improbable, lo que no le quita ni un ápice a la importancia del proceso de competencia en la estructuración de las comunidades en la naturaleza.

Aquí cabe una digresión sustantiva en relación a lo que estamos tratando. No parece razonable seguir adelante con la polémica sobre la validez del

principio de exclusión, al menos tal como fuera formulado en sus comienzos (136, 243, 244). La falta de efectos debidos a la estructura de edad, estructura espacial, disponibilidad de recursos, etc., son restricciones muy severas del modelo de Lotka-Volterra. De allí que parece apropiado el comentario de Colinvaux (42) cuando señala que los experimentos de Gause (79) remedan los modelos matemáticos de la competencia, tal como G.E. Hutchinson se lo señala a sus alumnos, cuando les dice que aquel que diseña una experiencia poblacional con animales de laboratorio, lo que realmente está haciendo es construir un computador analógico simple; dentro de un margen razonable, variando las condiciones del experimento (información de entrada), podremos obtener distintos resultados (información de salida).

El Doctor Juan Lin, de la Universidad del Estado de Nueva York (comunicación personal) es de la opinión que el principio de exclusión debe ser admitido, no porque el modelo de Lotka-Volterra sea válido, sino porque es biológicamente operativo. Para Lin, el modelo facilitó las cosas, pero los biólogos tarde o temprano hubiesen llegado a proponer la exclusión competitiva aún careciendo del mismo. El trabajo de Steward y Levin (233) constituye un ejemplo excelente del desarrollo del modelo de Lotka-Volterra, sobre la base de incluir supuestos sobre la disponibilidad y reposición de recursos en el tiempo y la partición de los mismos entre distintas poblaciones. Con este modelo sus autores encontraron que, incluso, dos especies pueden coexistir compartiendo un mismo recurso con sólo modificar sus respectivos ritmos de crecimiento a medida que cambia la disponibilidad del recurso.

Llevadas a un punto de coexistencia —no excluyente— las aproximaciones teóricas y las evidencias experimentales de campo y laboratorio y, habida cuenta de las restricciones que se plantean al estudiar la validez del principio de exclusión en la naturaleza, cabe preguntarse acerca del interés, la factibilidad o la importancia de analizar fenómenos de esta índole en comunidades naturales. El tratamiento de algunos ejemplos particulares puede servir de respuesta al interrogante anterior, al permitirnos evaluar la contribución que los estudios de competencia sobre sistemas naturales han hecho, en especial, al desarrollo actual de la teoría del nicho, sobre la que reposa la mayor parte de nuestros conocimientos acerca de cómo los organismos se reparten en el espacio, cómo las poblaciones se reparten los recursos y de cómo los individuos se reparten en especies (120, 250). Pasemos a los ejemplos.

El desplazamiento de los nichos de especies simpátricas respecto del que ocupan en condiciones alopátricas (20, 50, 93) o, por el contrario, el desplazamiento de caracteres biológicos de las especies, como ocurre con el tamaño de los caracoles estudiados por Fenchel (71) o con la dieta de las lagartijas de Kalahari (117), son hallazgos que nos refieren efectos que deben ser considerados como respuestas adaptativas de especies simpátricas a cierta presión de competencia, que les ha conferido la posibilidad de explorar alternativas de convivencia.

Otro punto de sumo interés en el desarrollo teórico actual es la noción de límite de similaridad (53, 132), concepto relacionado con la determinación del límite máximo de superposición de nichos esperable en una comunidad; límite este que parece ser inversamente proporcional al número de especies pre-

sentes en cada caso. Precisamente, debido al tratamiento del nicho como un espacio multidimensional (118, 120, 223), la mayoría de los competidores potenciales suelen no serlo por diferir, simultáneamente, en varias dimensiones de su nicho total, mientras se superponen en otra dimensión cualquiera. Esta situación, que por un lado lleva a la sobredispersión de nichos, por otro tronca con la idea de competencia difusa de McArthur (138), dando lugar a la diversificación complementaria de nichos que presentan las comunidades estabilizadas; al respecto conviene leer el trabajo de Whittaker (249) en el que discute las curvas de distribución de los valores de importancia de las especies, en relación al espacio de nicho de las comunidades, donde podrán hallarse las hipótesis sobre los límites aleatorios de los nichos (137), de distribución en series geométricas de Motomura y la de distribución lognormal de Preston (192) y su relación con la estructura y dinámica de las comunidades (250).

Como una última consideración sobre el tema agregaremos el comentario que hace Pianka (186) sobre algunos experimentos consistentes en la introducción o remoción de especies en comunidades naturales; como respuesta a este tipo de manipulaciones se ha encontrado —según dicho autor— que especies que han experimentado una fuerte competencia interespecífica por largos periodos de tiempo, suelen perder, al menos momentáneamente (en tiempos de interés ecológico), capacidad de explorar el espacio de sus nichos virtual normalmente usurpado por sus competidores. Este hecho añadiría un nuevo factor de complejidad en el análisis de resultados experimentales.

Resumiendo, la competencia en sistemas ecológicos ha sido, en lo que va del siglo veinte, un terreno propicio para las controversias. El problema básico radicó en su desenlace final —en la condición de equilibrio resultante—. Planteada la cuestión como una alternativa de “todo o nada”, la exclusión competitiva se convirtió en un principio demasiado rígido. La comprensión del real significado del nicho ecológico y de las restricciones y supuestos que deben cumplirse, para que los sistemas en competencia se comporten como lo prevén los modelos de Lotka-Volterra, han significado un avance considerable en nuestro conocimiento de un tema fundamental para la teoría ecológica.

La literatura sobre estos temas es amplia y su lectura no siempre fácil para quien no esté dispuesto a incursionar por las intimidades de un razonamiento no pocas veces abstracto o decididamente formal. Dentro de los principales trabajos, libros o revisiones sobre el tema están, cronológicamente, los de Crombie (49), Birch (28), Milne (162), De Bach (54), Miller (166), McArthur (138), Grant (83), Stern y Roche (232), Schoener (216, 217), Connell (44), Pianka (186), y Wangersky (245). La presentación del tratamiento matemático del tema puede leerse con provecho en Pielou (187,189) o Poole (191); una versión formal más accesible y no menos rigurosa se halla en Pielou (188).

Dos comentarios finales. En nuestros días hay un acuerdo explícito (166, 186, 245) y generalizado respecto de que las contribuciones más significativas sobre competencia han de provenir, en un futuro próximo, en mayor medida del análisis crítico de resultados obtenidos a partir de buenos experimentos,

que de nuevos aportes al desarrollo de se estructura teórica. Aunque el tiempo demuestre que la predicción fue equivocada, la misma señala, en cambio, con toda precisión y crudeza el área en que nuestros conocimientos sobre competencia se encuentran más postergados.

El otro asunto es que, de *ex profeso*, hemos reservado para la sección próxima la presentación de hechos o discusiones que caen, por la naturaleza de los sistemas estudiados, en el dominio de la ecología vegetal. Al hacerlo creemos no haber perdido generalidad en nuestra presentación anterior, ya que el grueso de la demografía y el análisis teórico de sistemas competitivos fue resultado de estudios matemáticos o de experimentos realizados con animales - los que parecieron ser más dinámicos que las plantas, probablemente por su movilidad-. De todos modos, como se verá más adelante, los sistemas vegetales encierran importantes secretos sobre la organización de la naturaleza, los que a medida que son desentrañados vienen a completar la teoría de la competencia, al menos tal como la conocemos o aplicamos en nuestros días.

### 2.1.2. Competencia en sistemas vegetales.

Para los botánicos y agrónomos la competencia representó siempre un fenómeno mucho más concreto, tangible y práctico que para los zoólogos; por ello su relativa indiferencia a sumarse a la corriente de estudios teóricos que presentamos en la sección anterior. Precisamente, la densidad de siembra en cultivos monofíticos (252), el comportamiento de mezcla de plantas en cultivo (58, 239) y las mermas de rendimiento producidas por las malezas (ver secciones próximas) fueron y son cuestiones bien evidentes, íntimamente ligadas al fenómeno de competencia. A su vez, la importancia económica de estos problemas llevó su tratamiento a un terreno fuertemente empírico, por lo común lejos de las especulaciones teóricas.

No obstante, los trabajos de Clements (38) sobre comunidades vegetales, presentan a la competencia como uno de los "procesos o funciones básicas" sobre los que apoya su teoría sucesional. De esto puede deducirse que la teoría de la competencia no está marginada, sino que, por el contrario, se encuentra en el meollo de la problemática que enfrentan quienes trabajan con sistemas vegetales. De cualquier manera, hay que convenir en que los esfuerzos más significativos enderezados a la formulación matemática del concepto y su comprobación experimental, fueron preocupación casi exclusiva de los zoólogos. Tal es así que, como lo indica Harper (103), hoy en día, cualquier estudio de la biología de las poblaciones vegetales -y por extensión, de sus modalidades de competencia- corre el riesgo de aceptar a pie juntillas, sin una imprescindible crítica previa, la teoría desarrollada para organismos que carecen de las propiedades fundamentales que caracterizan a las plantas.

Desde mediados de la década del cincuenta, sin embargo, se han venido realizando contribuciones importantes en relación a la competencia entre plantas, tanto en un plano teórico como experimental. Los principales trabajos, cuyos resultados reseñaremos a continuación, surgen como el fruto de largos años de actividad de investigadores británicos, holandeses, australia-

nos, japoneses, estadounidenses, etc., que dieron lugar a verdaderas escuelas de demografía vegetal.

John L. Harper, trabajando originalmente en el Departamento de Agricultura de la Universidad de Oxford y a partir de 1961, en el Departamento de Botánica Agrícola del Colegio de la Universidad de Gales del Norte, en Bangor, lideró una de las corrientes científicas más importantes de las vinculadas a la biología de las poblaciones vegetales -prueba de lo cual es su reciente libro "Population Biology of Plants", publicado en 1977 (105)-. El tema de la competencia entre plantas superiores ocupa un lugar prominente en la obra de Harper (37, 97-104, 107-110, 112, 210, 248).

Las ideas fundamentales con que Harper aborda el estudio de la interferencia entre plantas, surgen de la comparación de la naturaleza de los sistemas vegetales y animales, en relación a su comportamiento frente a relaciones de competencia. Las plantas, obligadas a mantener "relaciones laterales" permanentes y debido a su modalidad de crecimiento, responden a la presión competitiva de una forma distinta a la de los animales (101). Concretamente, una planta que crece en condiciones limitantes como consecuencia de estar interferida por plantas próximas, asigna prioridades a los distintos procesos de crecimiento, desarrollo y diferenciación, en el curso de su morfogénesis, determinando una competencia entre sus distintos órganos, lo que en suma le confiere la plasticidad morfológica con que un genotipo reacciona frente a diferentes condiciones de existencia. Esa plasticidad morfológica, constituye una modalidad casi inexplorada por los animales, como alternativa para adecuarse a las exigencias que plantea la vida comunitaria.

Un hecho de gran importancia biológica referido a la plasticidad morfológica de las plantas superiores es que, el peso medio de las semillas es una propiedad altamente "conservativa", lo que en términos de esfuerzo reproductivo (41, 77, 111, 178), hace que las plantas -al menos las de crecimiento indeterminado- tengan mayores posibilidades de modificar el número de semillas que su "capital embrionario" (99, 102).

Por otra parte, Harper (99) reconoce que en las plantas, la posibilidad de una adecuación por plasticidad morfológica, atenúa los riesgos de mortalidad sobre el que tanto énfasis ponen los zoólogos. Por ello, mientras que los modelos de competencia elaborados para sistemas animales ponen al número de individuos en función del tiempo, los de sistemas vegetales vinculan, preferentemente, el tamaño de los individuos con la densidad (101, 129, 256). Además, mientras en poblaciones animales la natalidad, como proceso susceptible de ser regulado por la densidad poblacional, juega un papel relevante como factor de cambio numérico en función del tiempo, por su parte las poblaciones vegetales que se reproducen por semillas, parecen regular el tamaño de sus cohortes sucesivas -especialmente a nivel de plántulas- por el número de "sitios seguros" para germinar que ofrece el suelo (106, 113), lo que representa una situación independiente de la densidad, si bien la producción de semillas suele no serlo.

Dentro de esta serie de comentarios de índole general, fundados en los trabajos de Harper y sus colaboradores, cabe puntualizar un aspecto de orden

metodológico de principal importancia. Las plantas suelen adoptar hábitos de crecimiento y modos de reproducción vegetativa, que hacen difícil decidir, a veces, entre lo que es un individuo independiente o una parte de tal. Esta circunstancia ha conspirado, no pocas veces, contra el tratamiento experimental de la demografía vegetal o el estudio de fenómenos de interacción competitiva a nivel de estos sistemas.

Presentados los principales aspectos generales desarrollados por esta escuela, cabe discutir en particular algunos de sus trabajos más sobresalientes referidos al tema de la competencia, sobre el cual -basados en la hipótesis de Gause- plantearon un programa de investigación que contempló el estudio de especie ecológicamente similares (99).

El primer caso que trataremos fue estudiado por Harper (99) quien, empleando los modelos de Kira y colaboradores (129), que vinculan el peso de las plantas individuales con su densidad, analizó los resultados de sus trabajos sobre *Bromus rigidus* y *B. madritensis*, realizados en Davis, California. Estas dos especies invasoras, de origen europeo, con formas de crecimiento comparables, distribución simpátrica y estrecho parentesco taxonómico, se presentaban como un material apropiado para estudiar sus relaciones competitivas. Harper encontró que cuando ambas especies crecían en plantelos puros, el logaritmo del peso promedio de sus individuos, graficado contra el logaritmo del espacio disponible por planta, describía curvas semejantes para ambas especies, las que se parecían cada vez más a medida que, con el transcurso del tiempo, aumentaba la intensidad de competencia intraespecífica, o cuando ese aumento de competencia se producía como consecuencia de una mayor densidad de siembra. Este hecho contrastaba con los resultados que se obtenían sobre cultivos mixtos, ya que en esos casos las especies conservaban sus diferencias durante todo el ensayo y en cualquier densidad. Esos resultados, según su autor, daban por tierra con la teoría que proponía diferencias crecientes entre especies a medida que aumentaba la densidad del plantel.

Otro resultado interesante de las experiencias con *Bromus* fue logrado mediante la siembra de plantelos mixtos, según diseños de espaciamiento inspirados en los ensayos de distribución hexagonal empleados por Sakai (213). Lo significativo es que la capacidad de *B. rigidus* para eliminar a *B. madritensis* de las mezclas con un arreglo espacial aleatorio, es más una función compleja de cierto grado de agregación, que una función simple -como suponía Sakai- del número relativo de individuos de cada especie distribuidos según un diseño uniformemente ordenado. Esto permite suponer que, una forma de conferirle ventajas adaptativas a especies con baja capacidad competitiva puede estar, entre otras cosas, ligadas ya sea a un diseño particular de siembra o a una estrategia de diseminación de contagio.

Otro de los trabajos clásicos que debemos referir, en el que se pone a prueba el principio de exclusión competitiva, ahora con sistemas vegetales, fue realizado como trabajo de tesis doctoral por Clatworthy (36), quien estudió la interferencia entre individuos de poblaciones puras y en mezclas binarias, con dos especies de género *Lemma*. Clatworthy encuentra que si bien



*L. polyrrhiza* tiene un crecimiento más activo y profuso que *L. gibba* cuando ambas crecen solas, cuando están juntas *L. gibba* elimina a *L. polyrrhiza*, lo que aparentemente consigue gracias a su capacidad de desarrollar un tejido aerénquimático que le permite mantener su posición en la superficie del agua. En relación a este trabajo, Harper (99) se lamenta que el sistema *Lemma* no sea extrapolable al resto de las plantas superiores, considerándolo en cambio como el mejor ejemplo de la aplicación del enfoque de los ecólogos animales al estudio de la competencia en sistemas vegetales. No habría que olvidar aquí que algunos de los experimentos de Gause (79) fueron realizados con levaduras.

Otro ejemplo interesante lo constituye la tesis de Mc-Naughton (144) quien estudió las causas de la mortalidad en diferentes mezclas y poblaciones monofíticas de tres especies de *Papaver*, discriminando entre los efectos atribuibles a la competencia intraespecífica y los debidos a la competencia interespecífica. Las conclusiones a las que arribó su autor fueron que la mortalidad inducida por interferencia competitiva tiene una alta especificidad, a no ser que se establezca entre especies muy similares, como el caso entre *P. dubium* y *P. lecoquii*; en otras situaciones como, por ejemplo, entre *P. rhoeas* y *P. dubium*, cada especie se mostraba muy sensible a un aumento de su propia densidad, en términos de mortalidad, pero en cambio se manifestaba con casi total indiferencia frente a las variaciones de la densidad de la otra especie. Estos resultados fueron interpretados como un mecanismo mediante el cual dos especies pueden coexistir en la naturaleza sin que una lo haga indefectiblemente a expensas de la otra (108).

Como puede verse, tanto la mortalidad como la plasticidad morfológica, son efectos atribuibles a la presión de competencia inter o intraespecífica. Por ello, Harper y Gajic (109) estudiaron las relaciones entre mortalidad y plasticidad en *Agrostema githago*, sembrada a distintas densidades en plantales puros y frente a cultivos de trigo y remolacha azucarera. Estos ensayos fueron realizados en condiciones experimentales controladas, midiéndose el efecto competitivo a través de su impacto sobre el esfuerzo reproductivo y la variación de los componentes numéricos ligados a la producción de semillas de la maleza. La gran variabilidad de *A. githago* cuando crecía en bajas densidades junto a su gran plasticidad morfológica y su baja mortalidad (salvo cuando era sometida a la interferencia que le producían los cultivos), le permiten superar con éxito el riguroso tamiz de la selección natural, dada su capacidad de asegurarse una buena producción de semillas. *A. githago* -planta autógama- difiere sustancialmente de *Papaver rhoeas* -alógama- para la que se observa una importante reducción de sus plantales por procesos de regulación de su mortalidad densidad dependientes (109, 144).

Por último, la tesis de Sagar (207), que como las anteriores fue presentada en la Universidad de Oxford, plantea el estudio de estas mismas cuestiones en condiciones de campo. Sagar, mapeando la distribución de especies del género *Plantago*, en una pastura perenne, por espacio de dos años, pudo estimar la vida media de una planta y relacionar su probabilidad de supervivencia con la distancia que la separaba de la planta congénere más próxima. Su

trabajo permitió demostrar que incluso en una comunidad seminatural, como lo es una pastura después de varios años de su implantación, donde existía una gran complejidad florística, puede verse cómo la mortalidad de las distintas especies del género estaban relacionadas con su densidad. Un trabajo similar pero realizado con una técnica diferente, fue conducido por Antonovics (4) con *Anthoxanthum odoratum*, como trabajo de tesis doctoral presentado a la Universidad de Gales del Norte. A su vez, otros ejemplos de correlación entre cambios en el tamaño de las plantas y su número, en poblaciones experimentales pueden consultarse en White y Harper, 1970 (248).

Los resultados comentados más arriba no agotan, ciertamente, el tema de la competencia en sistemas vegetales, pero permiten formarse una idea bastante aproximada del problema, al menos tal como lo veían en la Universidad de Oxford, unos veinte años atrás. Posteriormente Harper, en su "Presidential Address" a la British Ecological Society, en 1967 (103), publica una revisión magistral titulada "A Darwinian Approach to Plant Ecology", trabajo que resulta imprescindible para comprender el rumbo seguido por la demografía vegetal, incluidos los estudios sobre interferencia, desde aquellos primeros trabajos hasta nuestros días.

Un curso distinto al seguido por los investigadores británicos fue el que tomaron las investigaciones de C. T. de Wit, en Wageningen (Holanda) las de Kira, Yoda y colaboradores, en Osaka (Japón). Estos investigadores estaban particularmente interesados en explorar las relaciones cuantitativas que se establecen entre las plantas y el espacio o los recursos disponibles. Los objetivos de sus estudios eran, para los autores japoneses, encontrar una relación verificable entre el número de plantas y su peso, en cultivo monofíticos (129, 260) y comprender cómo la variabilidad de los individuos en un plantel se vincula con su densidad (116, 131, 212). Para de Wit y sus colaboradores la idea central era encontrar alguna característica capaz de denotar la "capacidad competitiva" de las plantas (255, 256) explicar las relaciones competitivas entre mezclas de especie (66) y desarrollar modelos dinámicos de simulación capaces de describir los procesos de interferencia entre especies, sobre la base de su abundancia relativa (257).

Para sondear la base conceptual y metodológica de los primeros modelos matemáticos desarrollados en Wageningen es recomendable consultar el trabajo de de Wit sobre competencia (255). De Wit funda su análisis de la interferencia entre individuos de dos poblaciones vegetales, en lo que considera una analogía básica entre los fenómenos de competencia y cualquier proceso de intercambio (256), con la intención de llegar a describir cuantitativamente la interacción competitiva de las plantas. Planteos similares habían resultado exitosos en otras disciplinas aplicadas, muy diversas entre sí, como por ejemplo la genética de poblaciones, la cinética enzimática, o la fisiología de la absorción radicular, etc.

Para representar sus resultados de Wit recurre a los diagramas de proporciones ("ratio-diagrams") en los cuales el cociente entre el número de semillas sembradas, de dos especies -mezcladas en distintas proporciones-, era graficado contra el valor de un cociente similar, calculado sobre el número

de semillas cosechadas (lo que hacía sobre un sistema de coordenadas doble-logarítmicas). Más allá del valor de una formulación matemática que tomaba en cuenta, en mayor medida, la importancia de valores relativos frente a los valores absolutos del comportamiento de cada especie, está el hecho de haber concebido experimentos sencillos, que permitieron poner a prueba las predicciones de tales modelos. En este sentido son destacables los trabajos realizados con avena y cebada (17, 255, 256), con *Trifolium repens* y *Lolium perenne* (66, 259), o con distintos tipos de arvejas (17). En esta misma línea se encuentra el trabajo de Marshall y Jain (151) realizado con *Avena barbata* y *A. fatua*.

En su concepción general la formulación teórica de Wit recuerda los modelos de Lotka-Volterra, si bien su desarrollo es algo diferente y la notación empleada ha dificultado seguramente, una comprensión más directa del fenómeno descrito. Los modelos de Wit también dan lugar a soluciones distintas en la condición de equilibrio de cada sistema binario, según el valor que toman ciertos coeficientes, mediante los cuales se compara la dinámica de poblaciones coexistentes. Uno de esos coeficientes, que denominaremos Índice de Reproducción Relativa, se calcula de la siguiente forma:

$$\alpha_{ab} = (a_2/a_1)/(b_2/b_1);$$

donde  $a_1$  y  $b_1$  son el número de semillas de los dos componentes de una mezcla en el momento de la siembra, mientras que  $a_2$  y  $b_2$  corresponde al valor del número de semillas producidas por cada especie, en la cosecha. En estos casos es obvio que si  $\alpha_{ab}=1$ , entonces ambas especies coexistirán indefinidamente; si  $\alpha_{ab} > 1$ , la especie "a" desplazará a la especie "b", siendo válida también la solución inversa. Este coeficiente sin embargo tiene una serie de limitaciones insalvables, tales como la de aplicarse sólo a poblaciones de plantas anuales de ciclo similar, que se reproducen por semillas y que deben ser sembradas experimentalmente para poder conocer la proporción de partida. Para obviar estas dificultades de Wit definió otros índices: i) el Índice de Abundancia Relativa,  $r_a = Ma/Pa$  (donde  $Ma$  es algún valor de importancia de la especie "a" en una mezcla binaria y  $Pa$ , el valor del mismo atributo en un plantel puro, donde "a" crece en las mismas condiciones que en la mezcla, excepción hecha de la falta del otro componente); y ii) el Índice de Abundancia Relativa Total,  $RAT = r_a + r_b$ . Con estos índices define un nuevo coeficiente que llamaremos Índice de Sustitución Relativo, mediante el cual mide la velocidad de reemplazo de una especie por otra, en una mezcla cualquiera. El Índice de Sustitución Relativo se calcula a partir de la siguiente expresión:

$$\rho_{ab} = (r_{a,2}/r_{a,1})/(r_{b,2}/r_{b,1});$$

siendo en esencia similar al  $\alpha_{ab}$ , salvo en el hecho de que se puede emplear con datos de peso seco, número de brotes o macollas, largo de estolones, etc. Además este índice se calcula sobre cualquier intervalo de tiempo, sien-

do independiente de los momentos de siembra y cosecha de las especies intervinientes. Un ejemplo de la aplicación del Índice de Sustitución Relativa podemos hallarlo en el trabajo de van den Bergh (23), donde dicho autor estudia las relaciones competitivas entre *Lolium perenne* y *Alopecurus pratensis*, bajo distintos niveles de fertilización con Na y K, sobre la base de su peso seco.

Volviendo al Índice de Abundancia Relativa Total, RAT, es interesante hacer notar que cuando toma valores próximos a 1, como lo señala de Wit (257), ello es una buena evidencia de que las especies de la mezcla compiten por un mismo nicho y, por lo tanto, tienden a excluirse. En estos casos es muy ilustrativo construir los diagramas de reemplazo propuestos por de Wit ("replacement-diagrams"). Tales diagramas se hacen mediante experimentos consistentes en la combinación de distintas proporciones de una mezcla binaria, desde un 0% hasta un 100% de cada componente, siempre dentro de una misma densidad conjunta, de modo tal que se pueda graficar el rendimiento (u otro valor de importancia cualquiera) de cada componente respecto de su proporción en la mezcla de partida. Si el rendimiento de cada elemento es directamente proporcional a su densidad relativa en la mezcla, se obtienen líneas rectas en el diagrama de reemplazo; caso éste excepcional, ya que por lo común se obtienen curvas antagónicas (de distinta concavidad) para cada población.

De Wit y van den Bergh (258), trabajando con distintas plantas herbáceas encontraron que entre gramíneas el valor de RAT era comúnmente igual a 1, lo que significa en principio, la existencia de un proceso de exclusión que además tiene lugar con una velocidad de sustitución, que es independiente de la proporción relativa de los individuos en la mezcla. Ennik (66) por su parte, comenta resultados en que el sinergismo que se verifica entre individuos de raigrás y trébol blanco, da lugar a valores de RAT > 1. De Wit, Tow y Ennik (259) presentan otros ejemplos, entre los que se destacan los realizados con *Glycine japonica* y *Panicum maximum*, ya que han permitido un posterior desarrollo de los modelos primitivos.

Un hecho en cierta medida curioso, en relación a la aplicación de los modelos de de Wit lo constituye el experimento de Seaton y Antonovics (219), realizado con dos cepas de *Drosophila* ("Wild Type" y "Dumpy"). Cuando ambas cepas, tras varias generaciones creciendo en monocultivo, eran sometidas a un experimento de reemplazo, tendían a excluirse (RAT = 1); bastan dos generaciones en condiciones de cultivo en mezcla, sin embargo, para que ambas cepas diferenciaran sus nichos dentro del sistema experimental (RAT > 1).

Como lo señala de Wit (257), una vez demostrado que el enfoque clásico de Lotka-Volterra es operativo en sistemas vegetales, cabe esperar que se convierta en una herramienta útil para resolver problemas en el campo de la ecología vegetal. Para el futuro se previó la incorporación de un tratamiento estocástico en estos modelos y la posibilidad de tratar mezclas con mayor número de componentes. Este último punto tal vez sea el más crítico, si pretendemos enfrentar el estudio de comunidades polifíticas con una metodo-

logía experimental. Al respecto puede ser esclarecedor el trabajo de Goldsmith (81), relativo al estudio de 13 poblaciones de 8 especies distintas, durante 3 años, a fin de evaluar los coeficientes de interacción competitiva en cada una de las 78 combinaciones binarias resultantes, con miras a entender cómo se "sintetiza" una comunidad vegetal (es notable que una gran proporción de las mezclas binarias de las especies silvestres analizadas por Goldsmith, presentaban una habilidad de combinación ecológica positiva, lo que contrasta con las conclusiones de Trenbath (239) en relación a que el rendimiento de mezclas de especies en cultivo tiende a ser menor que el de sus componentes por separado). Un ejemplo distinto al de Goldsmith, pero también en relación con el estudio de la interacción competitiva en mezclas complejas es el interesante trabajo de Pemadasa (184), sobre la interferencia de tres especies de malezas de suelos agrícolas de Sri Lanka.

En la actualidad, una de las formas con que contamos para evaluar la capacidad competitiva de una especie dentro de una comunidad es la desarrollada por Levins (134) y se basa en el análisis de las proporciones en que aparecen conjuntamente cada par de especies de la comunidad en consideración, dentro de una serie de muestras que representan distintas situaciones. Esto permite calcular un coeficiente de competencia para cada combinación binaria, de la siguiente forma:

$$\xi_{ab} = \sum_{i=1}^j (P_a P_b);$$

donde "i" representa cada una de "j" situaciones analizadas y  $(P_a P_b)$  el producto de las proporciones relativas de cada especie en cada situación, para un par dado. De esta manera se pueden construir matrices de coeficientes de competencia para "n" pares de especies distintas de una comunidad (154). En tales casos es preferible una expresión más general de los coeficientes de competencia, por lo que May (154, 155) propone un coeficiente de competencia que puede ser considerado como la superposición de las integrales de las funciones de utilización de los recursos del ambiente, donde:

$$\xi_{ij} = \int f_i(x) f_j(x) dx;$$

ecuación para la que existe un valor  $K (= f(x))$ , que representa el valor máximo de "x" que puede ser explotado por cada especie, según sea el rango de su función de utilización de ese recurso. Este enfoque está en la base del límite de similitud pero aún no hay trabajos que refieran su aplicación a sistemas vegetales concretos.

En cuanto a las contribuciones de los investigadores japoneses nos restringiremos a presentar sólo dos de sus aportes más originales. En primer lugar presentaremos uno de los estudios más completos sobre las relaciones entre los procesos de autoregulación del número de plantas en una población y su peso (260). Sumariamente, Yoda y colaboradores establecieron que: i) la chance de una semilla para producir una planta, declina con el aumento de

densidad; ii) hay un tamaño máximo para una población de plantas, el que una vez alcanzado es independiente del número de semillas disponibles; iii) la densidad final de poblaciones hiperdensas -sobresaturadas- tiende a un valor convergente, con total independencia de sus diferencias iniciales; iv) el valor de densidad límite o densidad de convergencia disminuye con el aumento de fertilidad del suelo; v) se establece una correlación entre el tamaño de las plantas (su peso) y la densidad asintótica, de manera tal que plantas de cierto tamaño promedio mantienen una densidad de supervivencia parecida a pesar de pertenecer a planteles que puedan diferir en edad, densidad inicial, o nivel de fertilidad del suelo; y vi) la densidad de plantas "p" se relaciona con el peso medio por planta "w" mediante la siguiente fórmula:  $w = C_p^{-3/2}$ ; o si se prefiere, en términos de su peso medio por unidad de área, tendríamos:  $y = wp = C_p^{-1/2}$ .

Estos resultados fueron comprobados para especies de muy diferentes hábitos de crecimiento, por ejemplo: *Pinus densiflora*, *Abies sachalinensis*, *Eriogon canadensis*, *Amaranthus retroflexus*, *Plantago asiatica*, *Papaver* spp., *Sinapis alba*, *Lepidium sativum*, etc. (18). Su mayor valor, sin embargo, radica en que sus autores han sabido incorporar una componente relativa a la plasticidad en términos de una función del peso de las plantas, dependiente de la densidad. De esta manera pudo ponerse de manifiesto que las plantas están sometidas a un riesgo continuo de mortalidad a lo largo de sus vidas ajustando, sin solución de continuidad, el tamaño numérico de sus poblaciones de acuerdo al aumento de su peso, en el transcurso del tiempo.

En segundo lugar cabe comentar ahora los hallazgos de Hozumi, Koyama y Kira (116) y de Koyama y Kira (131). Estos investigadores encontraron que poblaciones que presentaban una distribución normal de las frecuencias de sus pesos individuales en estadios tempranos de crecimiento, experimentaban un sesgo a medida que crecían, el que se hacía más pronunciado con el aumento de la densidad de los planteles. Para estos autores, la distribución lognormal resultante es la consecuencia de la naturaleza exponencial de los procesos de crecimiento, incluso en ausencia de interferencia competitiva. De todos modos, la competencia -al incrementar la variabilidad del ritmo de crecimiento relativo entre las plantas- promueve un mayor sesgo que el esperable con plantas aisladas. Si bien Donald (58) considera poco concluyentes las pruebas relativas a la aparición de sesgos en la distribución de frecuencias de pesos individuales cuando no hay competencia, confirma en cambio los resultados obtenidos en condiciones de interferencia manifiesta. Otros autores han tomado en cuenta estos descubrimientos, subrayando la importancia que tiene reconocer las variaciones que se presentan entre individuos de un mismo plantel (29, 231), e incluso dentro de planteles mixtos (18), destacando que las medias aritméticas y sus varianzas son altamente sospechosas como medidas de comparación de resultados, ya que no es lícito asumir una distribución normal de ningún atributo de crecimiento (103, 177).

Resumiendo lo hasta aquí expuesto, vemos que las plantas reaccionan frente a la competencia intraespecífica, ya sea poniendo en juego mecanismos de plasticidad ecológica -como forma de ajustar sus demandas frente a

una oferta de recursos limitada- o bien, exaltando las diferencias entre los individuos, generando entre ellos una jerarquía de utilización de recursos (103). En mezclas -situación de competencia interespecífica- donde la mayoría de los casos estudiados consisten en sistemas binarios, los análisis realizados comprendieron por lo general los siguientes aspectos: i) los efectos de la densidad en proporciones constantes; ii) los efectos de proporciones en densidades constantes; iii) los efectos del diseño espacial de los componentes; iv) algunos de los procesos fisiológicos asociados al fenómeno de interferencia; y v) el momento de aplicación del efecto competitivo (101).

Toda esa información en conjunto significó la posibilidad de desarrollar una teoría unificada respecto de los fenómenos de interacción competitiva con la cual, por un lado se pusieron a prueba hipótesis experimentales respecto de la interferencia en sistemas vegetales, y por otro, se amplió el alcance de las formulaciones pertinentes desarrolladas en otros campos, especialmente en relación a la validez del principio de exclusión competitiva.

De lo anterior se desprende una cuestión fundamental: el interés por conocer cómo opera en la naturaleza el balance entre la competencia intra e interespecífica. Aceptando el hecho de que la competencia es tanto más severa cuanto más próximas se encuentran las plantas en el espacio y más parecidos sus respectivos nichos ecológicos, es razonable esperar que la competencia intraespecífica represente, de alguna manera, un fenómeno cualitativamente distinto del de la competencia interespecífica, si no en sus causas al menos en sus consecuencias. Estas diferencias debieran proyectarse tanto en el plano de la historia evolutiva de cada población en particular, como en el de la organización de la matriz comunitaria de los ecosistemas, teatros en los que al decir de Hutchinson (120), se representa la obra de la evolución.

En este sentido Harper (103) comenta que en poblaciones mixtas de especies de amapolas se ha encontrado que la chance que tiene una semilla de producir una planta es inversamente proporcional a su densidad (véase también 108). Las causas de estos resultados no están aclaradas pero el hecho de que ocurran como lo hacen, permite explicar la estabilidad de mezclas que de otra forma se verían sometidas a oscilaciones imprevistas (142, 143, 151). Por su parte Cook (46), estudiando la regulación poblacional de *Escholtzia californica* establece que la competencia intraespecífica está caracterizada principalmente por promover una respuesta plástica, mientras que la interespecífica se expresa fundamentalmente como un factor de mortalidad (18). A otros autores (145) les ha interesado en cambio explorar las relaciones entre dominancia y subordinación de nichos ecológicos, que resultan del balance entre los dos tipos de competencia. Al respecto señalan que el incremento de la competencia intraespecífica en el componente más abundante de una mezcla binaria, produciría sobre sí mismo una fuerte diferenciación genética, mientras que el componente subordinado sería forzado a reducir su variabilidad genética como resultado de tener que tolerar altos niveles de competencia interespecífica. Se presupone que el componente minoritario jugaría un papel secundario dentro de la comunidad quedando relegado a un nicho restringido precisamente definido y mucho menor que su nicho precompetitivo

o nicho fundamental (142). Una forma de ver estos mismos problemas es en relación a la estrategia de las especies. Los dominantes de una comunidad parecen correr con la mayor responsabilidad en cuanto a conferirle estabilidad al sistema vegetacional, ya que de no ser así los elementos subordinados, dueños de una estrategia altamente especializada se verían fácilmente expuestos a desaparecer. El hecho de que sea esperable que los dominantes dispongan de una amplia base genética que les confiere mayores alternativas tácticas, podría ser tomada entonces, como un reaseguro frente a cambios imprevisibles; como un banco de información alternativa, listo para entrar en juego frente a nuevas situaciones de existencia. Lo más significativo de todo esto es que a nivel comunitario no todas las especies disponen de una variabilidad genética similar pero, aquéllas que tienen una base más estrecha estarían en cierta medida "protegidas" por las otras, siempre y cuando se considere un ecosistema estabilizado (122).

Como contrapartida al comentario anterior interesa evaluar la magnitud de los procesos de competencia en comunidades serales. En el curso del progreso sucesional no cabe sino esperar cambios importantes en las relaciones competitivas que se establecen entre los individuos de las distintas especies. En la etapa de invasión cualquier especie habrá de experimentar altos niveles de competencia interespecífica, la que a medida que transcurre el tiempo y operan los procesos de ecesis y agregación se trastocará en una competencia primordialmente intraespecífica. La reacción y estabilización posterior hace prever un regreso a una situación intermedia, con una posible preeminencia de la competencia interespecífica (135, 142, 188).

En relación a estas cuestiones que estamos tratando es interesante destacar las relaciones entre competencia y diversidad a nivel de las comunidades. McIntosh (142) propone al respecto un ejercicio mental muy simple. Si la diversidad se encuentra en un mínimo teórico (sólo una especie) toda la competencia que tiene lugar en esa comunidad será intraespecífica y probablemente estará operando a un nivel máximo. Con la incorporación de nuevas especies se produciría un aumento de la diversidad y consecuentemente una disminución de la competencia intraespecífica acompañada de un aumento de la interespecífica. En comunidades hipotéticas con una máxima diversidad absoluta (un individuo y sólo uno de cada especie), la competencia intraespecífica sería nula mientras que la interespecífica tomaría su valor máximo. Como corolario, si las especies evolucionan bajo la presión de la competencia en la dirección y el sentido de evitarla -es decir, diferenciando sus nichos- la interferencia poblacional expresada como la combinación de ambos tipos de competencia, se hallará en un mínimo en comunidades maduras (148). Lamentablemente no estamos todavía en una posición tan firme como para hacer predicciones sobre esta línea argumental. Werner (246) en un trabajo tan estimulante por las reflexiones críticas de su autora como valioso por sus referencias bibliográficas, estudiando las modalidades de coexistencia y reemplazo de *Dipsacus sylvestris* y *Solidago* spp. en ambientes sucesionales, plantea la imperiosa necesidad de conocer la diferente habilidad competitiva de las poblaciones integrantes de esos sistemas y la frecuencia distributiva



de los recursos en tales ambientes, como única vía de llegar a hacer predicciones razonables sobre la abundancia de cualquier componente en un momento dado.

El impacto del desarrollo conceptual que hemos expuesto se puede ubicar en dos planos diferentes: el teórico y el práctico. Desde un punto de vista académico una comprensión más ajustada del fenómeno competitivo, dio nuevo impulso al estudio de problemas referidos a la organización de las comunidades, la segregación de nichos, la sucesión, etc. (87, 122, 246, 250), mientras que para un enfoque más analítico creó las condiciones metodológicas y aportó las herramientas interpretativas para revisar nuestras ideas sobre variabilidad, adaptación, agresividad, estrategia reproductiva, etc. (13, 102, 135, 214, 215, 228, 229, 230). En cuanto a la proyección práctica de los nuevos métodos y conceptos, a pesar de las grandes dificultades que presenta el estudio de sistemas polifíticos, es en ese área donde se lograron los avances más concretos. En ese terreno Grime (84-86) marca un rumbo interesante al proponer índices de competencia, basados en atributos simples, tales como la altura, la forma de crecimiento, el ritmo potencial de crecimiento relativo y la contribución de materia orgánica al mantillo. Con sus índices de competencia analiza el grado de exclusión competitiva que tiene lugar en comunidades sometidas a distintas combinaciones de disturbio y restricciones ambientales. En pastizales naturales, con el auspicio del International Biological Program, los estudios de interacción competitiva entre especies vegetales, apoyados en las nuevas ideas sobre el fenómeno de interferencia y contando con el auxilio de técnicas de simulación mediante computadoras digitales, se vieron significativamente alentados (8, 9, 32, 195, 236), obteniéndose resultados de gran valor aplicado (véase también 7, 70). En los sistemas agroeconómicos más simples -cultivos- las investigaciones sobre competencia interespecífica estuvieron en cambio fuertemente influenciadas por el vertiginoso desarrollo de la tecnología del control químico (208, 209), o por el interés de comprender el funcionamiento de mezclas simples (58, 239); las investigaciones sobre competencia intraespecífica, por su parte, siguieron dominadas por el interés en conocer la densidad de siembra óptima (252), o fueron incluidas a un nivel especulativo en el diseño de ideotipos (59). Estos temas volverán a ser tratados más adelante debiendo agregarse aquí el interés que ha suscitado el análisis de las respuestas varietales a los efectos de la competencia combinada -inter e intravarietal- en plántulos mixtos de lino oleaginoso y textil (104, 176) o entre ecotipos de *Galinsoga ciliata* (221).

Para redondear nuestra presentación anterior sobre la competencia en sistemas vegetales echaremos mano a las conclusiones a que arriba McIntosh (142), al tratar las vinculaciones entre la teoría de la comunidad, la competencia y la adaptación, lo que hace en una síntesis enriquecedora, donde muestra que el desarrollo de nuevas técnicas de análisis de la vegetación -refiriéndose al análisis de gradientes- han influido en los estudios teóricos y experimentales de competencia y adaptación, al menos tanto como a la inversa. Sin embargo, según McIntosh, a pesar de que el estudio experimental de sistemas simples aporta una adecuada comprensión de los "pro-

cesos elementales" que tienen lugar en las comunidades vegetales, ése no es el camino para resolver problemas como el de la distribución espacial de las especies, la diferenciación de nichos, las relaciones de distribución de dominancia-diversidad, la naturaleza de la organización comunitaria o la sucesión vegetal. Para este autor los problemas comunitarios requieren de la realización de experimentos o modelos matemáticos de nivel comunitario. En esta dirección es mucho lo que falta por hacer.

Al final de la sección anterior prometíamos mostrar cómo los sistemas vegetales encerraban importantes secretos sobre la organización de la naturaleza y cómo, su análisis y comprensión nos habrían de permitir completar nuestra visión integral de la teoría de la competencia, como cuerpo único. De cualquier modo al seleccionar el material con que desarrollamos el tema nos hemos visto obligados a incurrir en numerosas omisiones, especialmente cuando la información provenía del área de la evolución o la genética, pero hay un punto que no queremos pasar por alto. El desarrollo teórico a que ha dado pie la integración creciente de la teoría de la competencia y su aplicación dentro del dominio de la ecología vegetal requiere, aquí también -y en muchos aspectos- de nuevas y mejores evidencias experimentales. Además, sin que signifique contradicción alguna con lo que acabamos de señalar, más adelante veremos cómo se beneficiaría el empirismo puro, si los muchos ensayos que se realizan con su nombre, orientados a medir los efectos de la acción competitiva, fueran tomados como una oportunidad como para indagar algo sobre la naturaleza de sus causas.

### 2.1.3. Factores y mecanismos de competencia

Hasta ahora nos habíamos ocupado de los efectos de la competencia; ha llegado el momento de analizar la naturaleza de sus causas, de indagar de qué modo las plantas compiten, por qué factores lo hacen y bajo qué condiciones. Donald (58) en su extensa revisión sobre el tema, señala que una comprensión integral de la competencia entre las plantas requiere una mayor conocimiento de la respuesta de éstas a su ambiente y, especialmente, de la respuesta a las restricciones ambientales impuestas por la presencia de las plantas vecinas. Este es el asunto que nos ocupa y que habremos de presentar mediante consideraciones de índole general, sin entrar a discutir evidencias particulares.

Si bien se admite que la competencia es uno de los factores que gobiernan el proceso sucesional (38, 39) dando lugar a los reemplazos seriales -efecto de exclusión-, también es cierto que en las comunidades climácicas las plantas responden frente a variaciones de su propia densidad, distintos grados de asociación o proximidad con otras especies, o diferencias de intensidad o concentración de factores del ambiente, mediante adecuaciones morfológicas (efecto plástico), que pueden ponerse fácilmente de manifiesto (188). Esto es muy importante ya que el primer requisito que se plantea para estudiar los factores o mecanismos de la competencia es poder identificarla en la naturaleza, lo que se hace -a través de sus efectos- con cierta facilidad en sistemas vegetales.

De todos modos, otro asunto previo al tratamiento de los factores y mecanismos de la competencia es la caracterización de las propiedades fundamentales del espacio total de nicho que exploran las plantas en su conjunto y de los principales atributos de éstas como sistemas de interacción competitiva. El nicho general al que tienen acceso las plantas superiores está mucho más delimitado que el de los animales, pudiendo considerarse que toda la vegetación ocupa un mismo nivel trófico (104), lo cual hace que -en cuanto al uso de recursos- las distintas poblaciones presentes tengan requerimientos muy parecidos.

Desde un punto de vista físico el espacio de nicho presenta una fuerte discontinuidad, que a nivel de la superficie del suelo limita dos compartimientos funcionalmente distintos: el ambiente edáfico y el aéreo. Dicha interfase configura una superficie o plano crítico, sobre el que se ordenan distintos conjuntos poblacionales según sus propias leyes distributivas (o técnicas de siembra) y su capacidad de interacción. La ocupación efectiva del espacio que sustenta o se proyecta sobre ese plano, reviste para las plantas una importancia ecológica de primer orden, en todo lo atinente a la exploración y explotación de los recursos del ambiente. Unido a lo anterior hay que tomar en cuenta que las plantas son organismos eminentemente sedentarios (103), lo que agrega un factor de "estaticidad" o "anclaje" que determina un sistema coplanar de relaciones competitivas permanentes, donde los organismos más próximos se interfieren con mayor intensidad (100). Esta situación casi no tiene paralelo en sistemas faunísticos donde, a la inversa de lo que ocurre con las plantas, no están impedidas las reacciones de fuga y el espacio de nicho está mucho más diversificado.

A esta altura cabe una digresión respecto de lo anterior. El empleo de representaciones coplanares de los valores de importancia de las especies de una comunidad, o abundancia relativa por unidad de superficie de terreno, han sido empleados profusamente por los fitosociólogos, los que recurren normalmente a medidas tales como área basal, cobertura, índice de presencia, o grados de sociabilidad o agregación (169), como método de estudio cuantitativo de la vegetación. Ahora bien, en ese sentido las representaciones coplanares deben ser objeto de interpretaciones prudentes y objetivas que exigen proceder con el mayor cuidado si no queremos caer en serios errores, al analizar la interacción competitiva que se establece en el seno de las comunidades vegetales. A no ser que estemos frente a ecosistemas espacialmente uniformes -y a veces ni siquiera en esos casos- se corre el riesgo de ignorar variaciones de pequeña escala en la distribución de ciertas propiedades del hábitat, que afectan fuertemente las relaciones de interferencia. A este nivel cobra significación distinguir precisamente entre diversidad  $\alpha$  y  $\beta$  (250), considerar las relaciones que existen entre heterogeneidad espacial, cambio temporal y "tamaño de grano" en la estructuración de los ecosistemas (149, 150) y recordar que el nicho ecológico (118) fue formulado en términos de un hipervolumen  $n$ -dimensional (6).

Presentado el problema abordemos ahora la cuestión de los factores de competencia. En general los factores pueden ser agrupados en dos categorías.

Por un lado la luz, como factor de aprovechamiento instantáneo que requiere del desarrollo de mecanismos de intercepción y por otro, los factores de suministro fijo, con reposición lenta, discontinua, e incluso aperiódica, como el agua o los nutrientes minerales. Estos últimos exigen la exploración del reservorio en forma creciente, la asimilación del recurso y a veces, su acumulación previa a su utilización efectiva dentro del sistema metabólico (123, 124, 170). Otros factores de competencia son el oxígeno, en suelos pesados o anegables, el anhídrido carbónico, en canopeos densos y uniformes, especialmente cuando se dan niveles altos de suministros en los demás factores -la luz en particular- y la densidad de agentes de polinización o el espacio mismo, en otras circunstancias (58, 163).

En cuanto a los mecanismos de competencia parece ser que las plantas, en el curso de su evolución, reconociendo las limitaciones que le imponía su hábito sedentario, se fueron pertrechando de una asombrosa diversidad de atributos que pueden ser considerados como parte de los recursos adaptativos puestos en juego al ejercer su capacidad competitiva. Tal capacidad puede asociarse durante la fase de establecimiento con el momento de emergencia, el peso de las semillas o el ritmo de crecimiento relativo. En fases posteriores tendrá mayor importancia el hábito de crecimiento adoptado por las plantas, mientras que la precocidad suele constituir una característica que confiere ventajas en términos de éxito reproductivo. Finalmente, en comunidades estabilizadas, los órganos que aseguran la perennidad de los individuos y el ajuste fenológico de la población dentro de la asociación vegetal, están fuertemente vinculados con la capacidad competitiva de sus integrantes (163).

Sagar (209) al presentar las características que confieren ventajas competitivas, separa entre las que permiten una más eficaz exploración del medio aéreo de las que posibilitan una mayor explotación de los recursos edáficos; a lo que añade los mecanismos de interacción alelopática (90, 146, 203). Por su parte Baker (13) propone la lista de atributos que debiera tener una "maleza ideal (?)", la que en esencia no difiere de la de Sagar, salvo por incorporar los aspectos reproductivos.

Consideradas en su conjunto todas las características puestas en juego por las plantas, tanto para ejercer como para evitar la competencia, se pueden concebir como diferentes modalidades de partición energética dentro del cuerpo vegetal, tendientes a asegurar la supervivencia del individuo y su población (1, 2, 14, 77, 111, 178, 190). Especies fugitivas, oportunistas, colonizadoras o fugaces (r-estrategas), para el caso especies anuales y precoces, de ambientes abiertos y disturbados, maximizan su esfuerzo reproductivo ya sea produciendo gran número de semillas, con lo que aumenta su capacidad de dispersión y la chance de llegar a ocupar los micrositios activos del suelo que garantizan la posibilidad de germinar, o ya, adquiriendo longevidad -por la acumulación de reservas, la producción de estructuras protectoras o por medio de mecanismos de bloqueo- con lo que pueden permanecer en lugares previamente invadidos, a la espera de condiciones favorables para germinar, crecer y reproducirse. Las especies climácicas o de equilibrio (K-estrategas) hacen mayores inversiones en estructuras de sostén -ramas y troncos-, órga-

nos de almacenamiento -raíces, rizomas, bulbos, tubérculos- o en la producción de estructuras o sustancias de defensa, como ser pelos urticantes, espinas, síntesis de compuestos "secundarios" (125). La producción de estructuras florales vistosas o de sustancias atrayentes es también un renglón de valor competitivo, cuando gracias a ello las plantas se aseguran los "servicios" que les prestan los agentes polinizantes que responden a los estímulos de tales sistemas de reclamo. Por su parte la síntesis y liberación de sustancias alelopáticas, admite ser contabilizada mas como un mecanismo de ataque que de defensa. Una vía indirecta para la adquisición de ventajas competitivas resulta del desarrollo de formas, variedades o ecotipos tolerantes a ambientes muy severos o que presentan restricciones particulares -altas concentraciones de metales pesados, por ejemplo- donde sólo pueden prosperar individuos con un preciso ajuste adaptativo a tales contingencias (5, 34). Restaría indicar que un gran número de ejemplos particulares en relación con la respuesta competitiva, ligada a factores nutricionales, puede hallarse en el simposio de la British Ecological Society referido a los aspectos ecológicos de la nutrición mineral de las plantas (205).

Hasta acá hemos querido presentar a los factores y mecanismos de competencia desde una perspectiva ecológica, analizando no tanto los antecedentes concretos sobre el tema, sino los supuestos generales en que se funda, las peculiaridades de las plantas comparadas con los animales y las consecuencias de adoptar determinados enfoques al encarar el estudio de estos temas.

En lo que sigue volveremos a tratar las notorias diferencias que separan la organización de las comunidades naturales de las de los cultivos monofíticos. Estas diferencias son mayores aún que las apuntadas, si consideramos los factores y mecanismos de competencia en una y otra situación. Los cultivos como sistemas sincrónicos de alta uniformidad genética, sembrados según un arreglo distributivo monótono y espacialmente extensos, soportan una presión de interferencia básicamente similar sobre todos sus integrantes en cualquier punto del sistema, lo que contrasta marcadamente con la situación imperante en comunidades prístinas. De cualquier modo hay que reconocer que no sólo son distintos los procesos de interferencia -en intensidad, duración, distribución, efecto, etc.- sino que también difieren entre sí los objetivos que se persiguen cuando se procura entender su funcionamiento. En cultivos de plántulas puros se ha buscado optimizar la función rendimiento esperando identificar los factores limitantes del sistema y las condiciones del cultivo (densidad, distribución, época de siembra, variedad, etc.), que generando un impacto global y equilibrado sobre el conjunto de los recursos del medio, permiten llegar a cosecha en las condiciones deseadas (68, 165). En estas circunstancias la uniformidad genética del sistema y su sincronización temporal hacen que el conjunto de las plantas del cultivo, pongan en juego mecanismos de competencia similares en procura de los mismos factores, aceptándose la conveniencia de que las plantas destinadas a ser cultivadas en plántulas puros de alta densidad, tengan baja agresividad competitiva (59, 60, 69).

En sistemas polifíticos o comunidades naturales el interrogante central es

cómo establecer para cada par de especies, cuál es el factor de competencia y cuáles los mecanismos puestos en juego dentro del variado espectro de alternativas posibles. Justamente este es el punto donde más ignorantes somos debido a la dificultad intrínseca que reviste el estudio de estas cuestiones, las que a poco que se indaguen parecen ser mas complejas y sutiles de lo que uno está tentado a suponer (12, 250). Al respecto basta con señalar que en la naturaleza no sólo se superponen los efectos de la competencia intra-específica con los de la interespecífica, sino que los fenómenos de interferencia ocurren entre individuos de distinta edad -diferente estado de desarrollo-, tienen lugar interacción de factores limitantes, se presentan efectos de heterogeneidad ambiental, se observa un consumo selectivo por parte de herbívoros, ocurren respuestas funcionales demoradas, etc., etc. Con todo, un notable ejemplo de los efectos producidos a largo plazo, sobre sistemas complejos, debido al manejo de determinados factores del ambiente, lo constituyen las experiencias de "Park Grass" realizadas en Rothamstead (Inglaterra) (235), donde se estudió el efecto de la aplicación de distintas combinaciones de fertilizantes, pH y otros factores, sobre la evolución de la composición florística y el rendimiento de una pastura que incluía más de 60 especies, a partir de 1856.

A pesar de toda la complejidad que hemos señalado, salvo excepciones, para abordar tan formidable problemática hemos adoptado un único enfoque: el analítico. Por lo común se ha optado por simplificar el problema llevándolo a una escala experimental, donde los fisiólogos han puesto a prueba hipótesis puntuales sobre la acción de mecanismos particulares o la respuesta a factores que promueven efectos inmediatos (12, 165, 204). Estos estudios nos han mostrado la intimidad de procesos muy complejos y nos han abierto el camino hacia nuevos descubrimientos, pero ese proceder demanda por un lado un tiempo enorme, mientras que por otra parte, debemos convenir que no siempre resulta lícito extrapolar a condiciones naturales nuestros resultados de laboratorio. Por ejemplo, el reconocimiento de vías metabólicas diferenciadas para la fijación de anhídrido carbónico (114) y su relación con distintos niveles de eficiencia fotosintética y de economía hídrica, ha dado lugar a generalizaciones tal vez algo apresuradas con relación a que la habilidad competitiva de las plantas -en particular de las malezas- estaría estrechamente relacionada con alguna de las características indicada (30, 31). De todas formas, la posibilidad de realizar determinaciones a campo de un número creciente de parámetros fisiológicos (potencial agua, apertura estomática, área foliar, intercambio de carbono, etc.) unido al registro continuo de variables microclimáticas (luz, temperatura, perfil de viento, etc.) y del ambiente edáfico (agua, nutrientes, etc.) mediante métodos no destructivos, autoriza a alentarse cierto optimismo respecto de los progresos que podamos avisorar para el futuro.

## 2.2. Aplicaciones de la Teoría de la Competencia

### 2.2.1 *Competencia entre malezas y cultivos*

Una proyección deseable de toda teoría es que concurra a dar un marco de referencia para abordar el tratamiento de problemas prácticos. De la teoría de la competencia debiéramos extraer entonces, criterios fundamentales para explicar y predecir el curso de los procesos de interferencia que operan entre cultivos y malezas. Pero hay todavía una cuestión previa en relación a la forma como se concibe a estos sistemas de interacción. Al respecto nosotros hemos optado por considerarlos como una "microsucesión" que opera entre los momentos de siembra y cosecha del cultivo, siempre y cuando no se apliquen -en el interín- técnicas culturales que signifiquen disturbios de importancia a nivel de la estructura de la comunidad.

Bunting (35) considera a las malezas como miembros de poblaciones pioneras de una sucesión secundaria. Sin embargo Soriano (226) señala que un agrosistema bajo un régimen cultural continuado se diferencia de un proceso lineal de sucesión -incluso de sucesión secundaria-, por ejemplo cuando consideramos lo que tiene lugar en un campo agrícola abandonado, por tratarse de un fenómeno cíclico, que recibe periódicamente un suministro externo de energía en forma de trabajo. Desde esta perspectiva Soriano establece que un sembradío que se enmalece no inicia un proceso de sucesión secundaria, sino que da continuidad a un proceso más amplio y complejo donde se hallan yuxtapuestos dos subprocesos, uno continuo, de desarrollo y organización creciente que opera a nivel de la comunidad de las malezas y otros discontinuo que, según dicho autor, está constituido por el cultivo, configurando un suceso recurrente. Ambos subprocesos son igualmente dependientes de los subsidios energéticos que en forma de tecnología recibe el sistema.

Ahora bien, las malezas participan del subproceso de desarrollo y organización creciente, gracias a que han "aprendido" a recluirse en un compartimiento funcional -el suelo- poniéndose fuera del alcance de los disturbios culturales, o al menos, adquiriendo mecanismos de ajuste tales como para sortear el impacto de dichas acciones. En el subsistema suelo las malezas forman por lo general comunidades seminales de alto nivel de organización estructural, tanto en el sentido vertical (por ocupar distintas posiciones en el perfil superior del suelo) como horizontal (en relación con el microrrelieve del terreno), e incluso en el sentido fisiológico en razón de que los propágulos producidos bajo distintas condiciones ambientales, o que se han visto sometidos a un tratamiento cultural diferente desde su incorporación del suelo, suelen "memorizar" fisiológicamente tales hechos (51, 52, 196-201). De esta forma la comunidad de las malezas puede ser conceptualizada como un subproceso que integra a su vez dos subsistemas particulares: i) el esporádico, transitorio, o subsistema "de pulso", que es el integrado por el cultivo; y ii) el permanente o estable, del que participa bajo la forma de distintos tipos de propágulos que -como se dijo- son capaces de sortear las rigurosas condiciones de existencia que caracterizan a estos sistemas, haciendo posible la perpetuación de las diferentes poblaciones intervinientes. En el lenguaje de

Margalef (148, 149), el subsistema esporádico representa la fase inmadura y altamente productiva, de la que se vale la fase estable -subsistema seminal- a la hora de incorporar nueva información, ya sea en reemplazo de la que normalmente se pierde o como un nuevo acopio que le permite avanzar en madurez y estabilidad.

En este contexto general empleamos el término "microsucesión" para denotar el subproceso que ocurre a nivel de las malezas cuando integran el subsistema esporádico ocupado por el cultivo, que opera como una alternativa de rejuvenecimiento fisiológico e informacional del subsistema edáfico. Tal microsucesión configura un proceso de transición florística que incluye fenómenos de interferencia y reemplazo de elementos propios de cada fase estacional. Las transiciones florísticas mencionadas, como las que ocurren cuando floras invierno-primaverales son sucedidas por floras primavera-verde, no pueden ser tenidas como fenómenos estacionales independientes entre sí, sin ignorar propiedades fundamentales de estos sistemas, asociadas a la interacción competitiva que tiene lugar entre poblaciones pertenecientes a distintos seres estacionales, a lo largo del curso de la microsucesión. Si consideramos en cambio, a estos procesos, como complejos sucesionales que operan a gran velocidad -dada la estrategia de vida predominante entre sus componentes- y sobre breves períodos de tiempo -normalmente entre dos disturbios culturales sucesivos- el empleo de la idea de microsucesión parece compatible con conceptos que revisten un significado real cuando se los aplica al estudio de estos problemas, como ser: competencia, co-ocurrencia, reemplazo sucesional, etc.

Otra cuestión importante ligada a lo anterior estriba en el hecho de que distintas fechas de siembra, dentro de un mismo período estacional, condicionan el punto de partida de la microsucesión, determinando con ello el tiempo disponible para el desarrollo de la primera sere estacional. De esta manera los integrantes de una sere temprana pueden verse forzados a superponer fases de crecimiento reproductivo y vegetativo y a competir fuertemente con elementos de la etapa siguiente, antes de completar su desarrollo, por el sólo hecho de haberse demorado su establecimiento en el terreno. Creemos que reparar en estas cuestiones, proponiéndoles un marco de referencia que permita su tratamiento integral, puede significar una alternativa enriquecedora a la hora de estudiar la estructura y el funcionamiento de los cultivos enmalecidos como sistemas de competencia.

Fuera del contexto propio de los cultivos enmalecidos, estos problemas han merecido un tratamiento pormenorizado por parte de otros autores, como es el caso de Werner (246, 247), Connell y Slatyer (45), Grime (87), etc. Young y Evans (261), por su parte, analizan las respuestas de las malezas -consideradas como especies pioneras en sucesiones secundarias- frente a las manipulaciones que el hombre hace de los ecosistemas naturales, en términos de cambio genético, alelopatía, restricción de la variabilidad, etc. Palmblad (182), a su vez, tras presentar los resultados de sus estudios de competencia sobre poblaciones experimentales de malezas, especialmente orientados a identificar los factores de regulación del tamaño de sus poblaciones,



reflexiona acerca de la necesidad de conducir estudios de competencia a nivel de la comunidad total, para evaluar la validez de sus propias conclusiones.

Southwood (227, 228) incorpora un examen crítico de las estrategias de vida de las especies a la luz del hábitat que éstas ocupan, considerado este último como un sistema bidimensional espacio-tiempo, donde la "duración de la estabilidad" da cuenta de la heterogeneidad espacial en un momento dado, mientras que el nivel y la constancia de los recursos disponibles son tenidos como una medida de la heterogeneidad temporal de un espacio determinado. En estos términos Southwood toma al hábitat como el templado de las estrategias ecológicas, planteando cuatro opciones básicas de supervivencia, tasa de crecimiento, éxito reproductivo y estabilidad ambiental, las que en el eje del tiempo son: ahora y después; y en el espacio: aquí y en otra parte. Las malezas de los cultivos forman parte de ecosistemas atípicos, no obstante lo cual reconocen las características esenciales de un hábitat ruderal, altamente perturbado y potencialmente productivo, a las que se hallan adaptadas tanto para invadirlo como para persistir en él, manifestando pulsos sucesionales -microsucesiones- toda vez que el período comprendido entre dos disturbios sucesivos dé tiempo y lugar a procesos de reemplazo florístico. La potencia que encierran estas ideas debiera evaluarse a la luz del análisis que hacemos de nuestros resultados.

### 2.2.2. *Análisis de los procesos de interferencia*

En razón de que la idea misma de competencia es interpretada de modos disímiles, tanto los experimentos como el análisis de resultados de sistemas de interferencia, incluso los que se realizan sobre cultivos agrícolas, difieren notablemente entre sí. En lo que sigue procuraremos presentar un panorama actualizado de las principales tendencias dentro de este área, para lo cual nos ha sido de suma utilidad consultar el trabajo de Mead (160), donde el problema total se halla dividido de acuerdo a los criterios que se exponen a continuación:

- i) Número de especies intervinientes. Dentro de este criterio es posible distinguir un rango de situaciones de complejidad creciente desde cultivos monofíticos, pasando por mezclas binarias, hasta llegar a sistemas polifíticos (pastizales, cultivos enmalecidos, etc.).
- ii) Factores investigados. Aquí se destaca en primer lugar -como carácter intrínseco- el arreglo espacial de las plantas que incluye, en sistemas monofíticos, tanto la densidad como el patrón distributivo de los individuos; en mezclas de dos o más especies debemos agregar el factor de proporción con que cada especie (o variedad) se halla presente en el sistema. Como factores de carácter extrínseco se incluyen los nutrientes minerales, el agua, la luz o cualquier otro efecto de competencia distinto al producido como respuesta a la competencia intraespecífica.
- iii) Modalidad de registrar el efecto de interferencia.

Criterio este que enfrenta la determinación de la respuesta promedio de un

número más o menos grande de individuos, con el estudio de cada uno de los individuos de cada población -o de una muestra- por separado.

Como puede apreciarse, los procesos de interferencia entre cultivos y malezas se encuentran en los niveles más altos de complejidad, por tener lugar en sistemas polifíticos e incluir un número grande de factores particulares -y sus interacciones-. Por estas mismas razones veremos que el análisis de estos fenómenos ha seguido una variante simplificadora tendiente a determinar la existencia y/o duración de un momento o período crítico de la acción competitiva, para establecer a su vez, el momento más apropiado para aplicar técnicas de control. De todas maneras la interacción del par "cultivo/malezas" siempre ha sido considerada como un sistema asimétrico, que deja de un lado lo que nos interesa -el rendimiento del cultivo- y del otro lo que nos molesta -normalmente alguna expresión de la cantidad de malezas-.

En cuanto al análisis de los efectos competitivos por factores del ambiente, a nivel de individuos, los mayores esfuerzos estuvieron dirigidos a aislar los procesos de interferencia que tienen lugar por debajo de la superficie del suelo -principalmente por nutrientes- de los que ocurren por encima de ella -normalmente por luz-. Estos trabajos consistieron en el estudio comparado del crecimiento de dos especies distintas las que, o bien no competían, o lo hacían por luz o nutrientes separadamente, o por ambos factores a la vez (57, 58). Este diseño básico fue posteriormente desarrollado por otros autores (10, 218, 224). Snaydon (224) precisamente, empleando surcos alternados según diferentes secuencias de dos especies distintas y particionando de forma perpendicular, paralela o coincidente el espacio aéreo y el espacio edáfico, logra establecer seis situaciones de competencia distintas, para las que puede variar la densidad aérea o subterránea de cada una de las especies de manera independiente. Según el propio Snaydon su técnica conserva la restricción de particionar con independencia sólo entre el espacio aéreo y el edáfico, señalando además que las relaciones de interacción que se establecen están restringidas a efectos colaterales entre plantas vecinas con un componente direccional fijo.

Siguiendo con los estudios sobre plantas individuales, la variación del número -y la proximidad- de plantas vecinas de una misma especie ha sido empleada por Goodall (82) para establecer hasta dónde el aumento de plantas alrededor de otra, ubicada en el centro de un círculo, producía sobre esta última efectos aditivos de competencia. Trabajando con dos especies distintas y haciendo variar entre uno y seis el número de una de ellas, alrededor de la otra ubicada en el centro de una hexágono, Sakai (211, 213) encontró una relación lineal simple entre el número de plantas distintas a la central y el rendimiento de esta última.

Harper (99) desarrollando posteriormente el diseño de Sakai con el fin de estudiar la competencia intra e interespecífica en dos especies afines del género *Bromus*, no pudo encontrar relaciones tan claras y directas, lo que atribuyó al hecho de que el hexágono de Sakai presentaba la restricción de no incluir efectos de interferencia más allá de sus propios límites, situación que obviaba Harper con un diseño que configuraba un grillado continuo que

daba lugar a un entorno hexagonal alrededor de puntos uniformemente distribuidos. Un tratamiento similar al de Harper fue propuesto recientemente por Martin (152) y por Veevers y Boffey (242). De todas maneras Mead (160) ha expresado sus dudas respecto de la utilidad práctica que pueda esperarse de los diseños en "panel" (Beehive designs).

El análisis del efecto de la variación de la densidad sobre cada planta ha seguido dos caminos diferentes. Uno ha sido el de considerar a cada individuo como el centro de un "círculo de influencia" cuyo radio depende del tamaño de la planta y a la densidad -a nivel de cada planta- en términos del número de círculos -además del propio- que la incluyen. Este procedimiento ha dado buenos resultados en sistemas forestales, donde incluso se ha evaluado su capacidad predictiva (175, 179). El otro enfoque consistió en establecer relaciones entre el área de terreno próxima a cada planta (considerada como un polígono determinado por la presencia de plantas vecinas) y el tamaño de ésta (156). Mead (159), comparando ambos métodos, se inclina por el primero en razón de su simplicidad y eficacia. Entre otras cosas estos tratamientos han hecho posible el diseño de experimentos a fin de determinar el efecto de relaciones locales de competencia sobre el crecimiento de plantas individuales en ambientes controlados (160).

En lo referido a la medición de la competencia inter planta dentro de un conjunto de individuos similares como lo es un cultivo, los muchos métodos que han sido elaborados se basaron, ya sea en el estudio de histogramas de frecuencias de algún atributo que describiera el comportamiento de plantas individuales (normalmente su peso) o bien, en las relaciones de tamaño de plantas próximas. Dentro de los primeros se ha empleado el coeficiente de variación, la aparición de sesgo -particularmente el de la distribución lognormal-, o de distribuciones bimodales, como forma de demostrar la existencia de competencia (74, 75, 128, 177, 230). Koch (130) y luego Ford (74) han arribado sin embargo, a la conclusión de que la aparición de distribuciones lognormales no es por sí misma evidencia suficiente para establecer la existencia de competencia.

Los modelos de interacción entre plantas por su parte, han sido desarrollados para sistemas constituidos por planteles dispuestos según un arreglo regular y monótono. Estos estudios encuentran su origen en los primeros trabajos de Kira (129) habiendo sido desarrollados con posterioridad, entre otros por Mead (157, 159). Besag (25) propuso un tratamiento más integral al incorporar el empleo de probabilidades condicionales. Otros modelos basados en argumentos diferentes a los expuestos fueron empleados por Ford (74).

Ante este panorama general que acabamos de describir Mead (158, 160) se declara escéptico respecto de la contribución que han hecho los modelos hasta aquí descriptos como herramienta de análisis, sugiriendo que salvo sobre el registro de valores medios de rendimiento por individuo bajo distintas presiones de competencia, poco es lo que se ha añadido al conocimiento del fenómeno de interferencia a nivel de plantas individuales.

Una situación muy distinta aparece al considerar el fenómeno de competencia a nivel del rendimiento medio de los cultivos y, en especial, su rela-

ción con la densidad. En este terreno se han realizado contribuciones importantes, tanto en el desarrollo de diseños sistemáticos de espaciamiento como de modelos "predictivo-explicativos" de la función de respuesta de los cultivos (rendimiento *versus* densidad). Dentro de este último aspecto Willey y Heath (252) presentan una notable puesta al día de la literatura sobre el tema, que cubre hasta fines de la década pasada, en la que tras presentar cada tipo de modelo discuten la posible interpretación del significado biológico de sus parámetros fundamentales.

Entre los principales modelos propuestos para describir las relaciones entre el rendimiento por unidad de superficie ( $W$ ) o por planta ( $w$ ) y la densidad ( $\rho$ ), se incluyen los siguientes:

- i)  $W = a + b + c \rho^2$ , o modelo cuadrático.
- ii)  $W = a (1 - e^{(b\rho)})$ , o ecuación de Mitscherlich.
- iii)  $1/w = a + b \rho$ , o ecuación recíproca.
- iv)  $1/w = a + b\rho + c\rho^2$ , o recíproca de Holliday.
- v)  $1/wc = a + b\rho$ , o modelo potencial.

Mead (160), quien amplía y actualiza las referencias sobre el tema, considera que los modelos "iv" y "v" proveen un andamiaje adecuado para investigar las relaciones que vinculan el rendimiento con la densidad, tema que reconoce como un aspecto importante del estudio de la competencia y que a su juicio ha alcanzado un nivel de desarrollo aceptable.

En cuanto a los diseños experimentales para estimar la densidad óptima, ajustar una curva o superficie de respuesta, comparar sistemas, etc., el tema ha sido ampliamente revisado por Mead y Pike (161). Estos autores llegan al convencimiento de que no existe un único diseño capaz de optimizar simultáneamente la información experimental resultante cuando se persiguen varios objetivos al mismo tiempo. Sí hay en cambio la posibilidad de elegir entre varios diseños alternativos cuando se ha priorizado un objetivo particular. Entre los más conocidos se encuentran los diseños sistemáticos de espaciamiento o en "rueda de carro" de Nelder (174), los que si bien posibilitan un uso eficiente del material disponible, presentan ciertas desventajas estadísticas, particularmente por la falta de independencia con que se distribuye el error. Este y otros problemas se resuelven en general mediante el empleo de diseños más complejos, como los de interacción espacial (16).

En lo que concierne a mezclas de genotipos cultivados en combinaciones binarias y en planteles puros, su estudio ha merecido un tratamiento formal muy detallado (140, 141, 214, 234, 254), como así también de tipo empírico (81, 95, 139, 147, 237-240, 255, 256, 258). El análisis de la interferencia en estos sistemas estuvo dominado por los conceptos de Índice de Abundancia Relativa Total e Índice de Abundancia Relativa (RAT y  $r$ , respectivamente; tratados con anterioridad). Al respecto McGilchrist y Trenbath (141), criticando el empirismo que prevaleció en el estudio de estas cuestiones proponen un método de análisis para abordarlas de manera más racional. Para Mead (160) el tratamiento de McGilchrist y Trenbath es adecuado sólo cuando están en juego aspectos ligados al estudio de la agresividad o del efecto depresivo de alguno de los componentes de la mezcla mientras que, para otros objetivos, como

puede ser el de seleccionar la mejor mezcla, entiende que el análisis de los autores citados es notoriamente deficiente. Trenbath (239) retoma posteriormente el tema del comportamiento de las mezclas desde un ángulo menos formal, haciendo una revisión muy completa sobre el mismo, donde como conclusión principal establece que el rendimiento de las mezclas está normalmente en el rango del de sus componentes y que los rendimientos "transgresivos" (por encima o por debajo del rendimiento de sus componentes) admiten explicaciones biológicas consistentes. Estos comportamientos "transgresivos", debemos señalarlo, son más propios de sistemas poblacionales que han coevolucionado alcanzando un alto grado de habilidad de combinación ecológica (81) y sólo se dan en mezclas de interés agronómico cuando las especies alcanzan rendimientos similares en condiciones de cultivo monofítico (239), dejando un rango muy estrecho para la aparición de rendimientos "no-transgresivos" de sus mezclas.

Otra área de importancia en el análisis de la interferencia es el de cultivos "mixtos" (intercropping), para el cual los estudios de competencia ofrecen un campo interesante de experimentación biológica y estadística debido, entre otras razones, a las siguientes (160):

- i) El gran número de factores incluidos, que superan el de cada cultivo por separado, debido a la complejidad del diseño especial resultante.
- ii) La ignorancia que tenemos de tales sistemas en relación a sus niveles óptimos de densidad, arreglo espacial, etc. Baste con señalar a fines ilustrativos que la densidad óptima de un componente en cultivo mixto, puede ser superior a su óptimo en cultivo puro.
- iii) Los problemas relativos al análisis e interpretación de los resultados.

Una vez más aprovecharemos para señalar que este es el nivel mínimo de complejidad esperable cuando enfrentamos el estudio de los procesos de interferencia entre un cultivo y la flora espontánea que lo acompaña.

Willey y Osiru (253) y Huxley y Maingu (121) han empleado un índice equivalente al RAT de de Wit (258) que podríamos denominar Índice de Superficie Equivalente (ISE), el que se define como el área relativa de terreno requerido por un cultivo monofítico para producir el rendimiento logrado en el cultivo mixto por la especie considerada, donde el rendimiento del sistema puro está referido al máximo alcanzable. El ISE si bien representa una forma simple de analizar el rendimiento de un sistema compuesto, no alcanza para resolver los muchos problemas que se plantean, entre los que se encuentran los de diseño espacial (121, 241), área donde nuevamente se recurre a los diseños sistemáticos de espaciamiento de Nelder (174) y a las series de reemplazo a densidad constante de de Wit (17, 66, 255-258).

Un aspecto más de particular interés para nosotros, asociado al análisis de la interferencia de cultivos mixtos lo representa la evaluación de genotipos de cada componente. Los estadísticos parecen abrumados por el número de situaciones diferentes que debieran experimentarse (160) en estas circunstancias, las que de todos modos serían mucho menores a las que exigiría un tratamiento experimental exhaustivo del sistema formado por un cultivo y sus malezas. Sin embargo vuelve a aparecer aquí una diferencia notoria en-

tra ambas situaciones. Mientras que, en principio, el material al que se recurre para cultivar en mezclas ha sido objeto de una selección previa independiente, las malezas en cambio han coevolucionado entre sí y en cierto grado -intermitentemente- con el cultivo que invaden, alcanzando un ajuste muy preciso no sólo con el sistema instalado sino también con las labores culturales que lo hacen posible.

Llegamos al momento de evaluar las consecuencias de estos desarrollos teóricos, referidos al análisis de la interferencia entre plantas, sobre los estudios de competencia entre malezas y cultivos. El resultado es bastante desalentador; aunque uno debe reconocer que pueden hacerse ciertas analogías, adaptar métodos, prever resultados, etc., gracias a lo mucho que se ha hecho en áreas complementarias, con todo los estudios de competencia entre cultivos y malezas estuvieron meramente restringidos a la búsqueda de resultados empíricos. Como excepciones a la regla podemos destacar el modelo de simulación del crecimiento de *Setaria* spp. con el que sus autores (180, 181) esperan abordar el estudio de la competencia, o el empleo de modelos matriciales para predecir el tamaño de las poblaciones de malezas (168). Por lo demás los estudios de competencia, como se dijo anteriormente -particularizando para el cultivo de lino- estuvieron en gran medida referidos: al efecto que ejercen sobre el cultivo especies muy agresivas, como *Amaranthus retroflexus*, *Avena fatua*, *Cynodon dactylon* y muchas otras; a las condiciones culturales que minimizan el efecto depresor de las malezas sobre los cultivos; o bien, a la determinación de los estadios de mayor susceptibilidad de los cultivos a la acción competitiva. Al sólo título de ejemplo quisiéramos volver a mencionar el trabajo de Bowden y Friesen (33) como uno de los intentos de estudio analíticos más completos del efecto de una maleza sobre dos cultivos particulares. En el extremo opuesto, como ejemplo de un enfoque altamente generalista, se encuentran los trabajos de Dew (55, 56) en los que desarrolla y emplea un índice de competencia que le permite determinar el grado de interferencia operado por las malezas sobre los cultivos conocidos el rendimiento del cultivo libre de malezas, la composición florística de la flora acompañante y su fitomasa.

Para finalizar digamos que aceptar la gran complejidad de los sistemas reales de competencia entre malezas y cultivos no implica renunciar a su examen atento, a fin de explicar causalmente la naturaleza de los procesos de interferencia determinantes de la pérdida de rendimiento que experimentan los cultivos. Abordar su estudio, sin embargo, presupone tres puntos fundamentales: i) contar con una hipótesis sobre el sistema que reduzca su complejidad intrínseca a un nivel compatible con los métodos experimentales a emplear y los objetivos que se procura alcanzar; ii) adecuar los métodos de análisis e interpretación de resultados de manera de poder realizar un seguimiento prolijo del proceso de interferencia a lo largo de las distintas etapas de desarrollo por las que atraviesa el cultivo, representando su efecto en términos de la reducción de rendimiento que provoca la presión de interferencia; iii) contar con un diseño experimental que permita particionar los efectos propios de la presión de interferencia en un momento dado y la que

se haya ejercido o pueda ejercerse en cualquier otro momento. En este área es donde esperamos hacer nuestra mayor contribución.

### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

Las experiencias consistieron en dos ensayos sucesivos y complementarios, realizados en la Estación Experimental Regional Agropecuaria del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, ubicada a 37° 45' de latitud Sur y 58° 18' de longitud Oeste y 130 m sobre el nivel del mar.

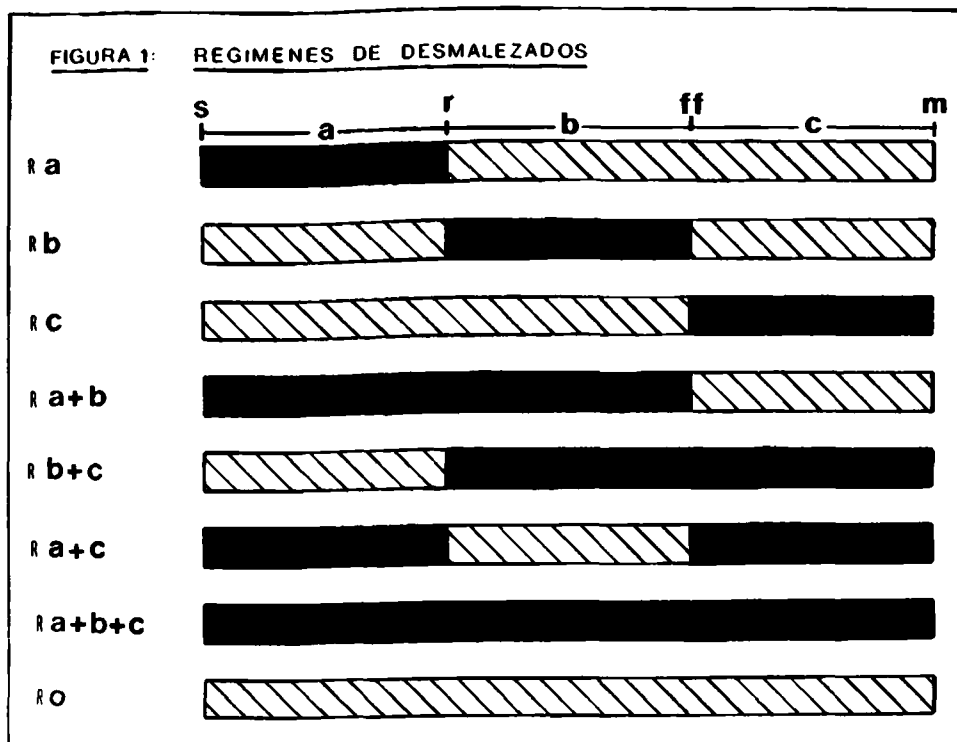
#### 3.1. Ensayo de competencia

El primer ensayo se realizó en 1975/76, empleándose un diseño experimental de parcelas subdivididas (de 1,05 × 5,85 m), totalmente aleatorizados, con 4 repeticiones. Cada subparcela consistió en 8 surcos, espaciados 0,15 m, de 2,92 m de longitud. Las parcelas principales fueron 8 regímenes de desmalezado, mientras que las subparcelas consistieron en 2 épocas de siembra de lino oleaginoso variedad "Tezanos Pinto Taragüí" (5 de julio y 3 de setiembre). La densidad de siembra fue de 800 semillas variables por m<sup>2</sup>. El campo utilizado en este estudio permaneció sin cultivar durante varios años y al dar comienzo a las labores de presiembra (el 1° de abril), se hallaba cubierto por vegetación gramínea espontánea. El suelo de tipo Brunizem, no fue fertilizado.

Los regímenes de desmalezado (figura 1) consistieron en la remoción manual de las malezas, durante distintos períodos de desarrollo del lino, combinados del siguiente modo: R<sub>a</sub>, desde siembra a ramificación; R<sub>b</sub>, desde ramificación a fin de floración; R<sub>c</sub>, desde fin de floración a madurez; R<sub>a</sub> + b, desde siembra a fin de floración; R<sub>b</sub> + c, desde ramificación a madurez; R<sub>a</sub> + c, desde siembra a ramificación y desde fin de floración a madurez; R<sub>a</sub> + b + c, desde siembra a madurez; y R<sub>o</sub>, que no se desmalezó.

Las malezas que crecieron durante uno o más períodos de desarrollo del cultivo fueron arrancadas -al finalizar los mismos-, secadas en estufa y pesadas. Sobre la base de estos datos se calculó el índice de crecimiento relativo medio (193). Durante los períodos que incluyeron remoción de malezas, los desmalezados se efectuaron semanalmente.

En la madurez del lino fueron arrancadas todas las plantas de los 4 surcos centrales de cada subparcela, dejando 0,15 m en cada cabecera como bordura. En las parcelas que llegaron a madurez con malezas, una vez arrancadas fueron secadas y pesadas como se indicó más arriba, mientras que las plantas de lino quedaron hileradas en el terreno, siendo luego pesadas y trilladas. Se determinó el peso de semillas por unidad de superficie y el peso medio de las semillas, calculado en base al peso de 500 semillas. El contenido de humedad de las semillas fue determinado gravimétricamente. El contenido de aceite se determinó mediante la titulación de extracciones con solventes orgánicos. La composición específica de los ácidos grasos y su ponderación relativa se hizo mediante cromatografía en fase gaseosa.



En ambas épocas de siembra se incluyó un estudio cuantitativo de la flora de malezas. Para tal fin se emplearon muestras de 0,88 m<sup>2</sup>, dentro de cada subparcela, correspondiente a los regímenes Rc y Ro. Los datos de los censos que fueron efectuados alrededor del momento de floración del lino, se expresaron como porcentajes del número total de individuos.

Asimismo se dispuso de información meteorológica local, a partir de la cual se calculó la evapotranspiración potencial por el método de Penman-FAO (61).

### 3.2. Ensayo de crecimiento

El segundo ensayo se realizó en 1977/78, sobre un diseño similar al anterior en el que cada subparcela consistió en 7 surcos, espaciados de 0,20 m, de 3 m de longitud. Las parcelas principales consistieron en 8 combinaciones de tratamiento (2 épocas de siembra x 4 determinaciones destructivas) y las subparcelas incluyeron dos niveles de desmalezado. Las épocas de siembra fueron el 21 de julio y el 21 de setiembre, mientras que las determinaciones destructivas se realizaron en momentos próximos a la ramificación, comienzo de floración, fin de floración y madurez amarilla del lino. Los niveles de desmalezado fueron equivalentes a los regímenes Ra + b + c y Ro del ensayo de competencia. La experiencia se realizó nuevamente con lino oleaginoso, variedad "Tezanos Pinto Taragü", sembrado a razón de 800 semillas variables por m<sup>2</sup>, sobre un suelo de tipo Brunizem, destinado durante varios años



a ensayos comparativos de trigo, siendo el cultivo antecesor avena para grano. Con anterioridad a la siembra temprana todo el lote se fertilizó con fosfato diamónico (18-46-0) a razón de 100 kg ha<sup>-1</sup>.

En cada determinación, realizadas el 30 de setiembre, 19 de octubre, 25 de noviembre y 10 de enero (para la siembra temprana) y el 7 y 21 de noviembre, 26 de diciembre y 23 de enero (para la siembra tardía), se cosechó todo el material en pie de una superficie de 2 m<sup>2</sup>, la que incluyó los 5 surcos centrales, dejando 0,50 m de bordura en cada cabecera. En lino se contó el número de plantas por unidad de superficie, procediéndose luego a secar el material en estufa para determinar su peso seco. Las malezas fueron secadas y pesadas por separado. En la madurez comercial y antes de la determinación de fitomasa, las malezas fueron separadas por especie y pesadas por separado (en la determinación botánica del material se contó con el valioso asesoramiento de la Ingeniera Agrónoma Sara I. Alonso y el Licenciado Leopoldo Montes); para el lino, además de la densidad y la fitomasa, se incluyó la determinación de los componentes numéricos del rendimiento (ramas por plantas, cápsulas por planta, semillas por cápsula y hojas por planta), lo que se hizo sobre cada una de 20 plantas tomadas al azar de cada subparcela.

Una vez determinada la fitomasa del conjunto de la parcela y después de pesar las cápsulas enteras, se efectuó la trilla y se obtuvo el dato del rendimiento. El porcentaje de aceite se determinó mediante la valoración de extractos orgánicos y la humedad de las semillas por gravimetría. De cada repetición correspondiente a cada combinación de tratamientos y sobre una muestra de 100 semillas cada vez, se determinó el peso individual de cada semilla. Para este ensayo se volvió a contar con información meteorológica local (los datos que se presentan en la figura 13 fueron gentilmente cedidos por el Ingeniero Agrónomo Norberto Vidal).

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Ensayos de competencia

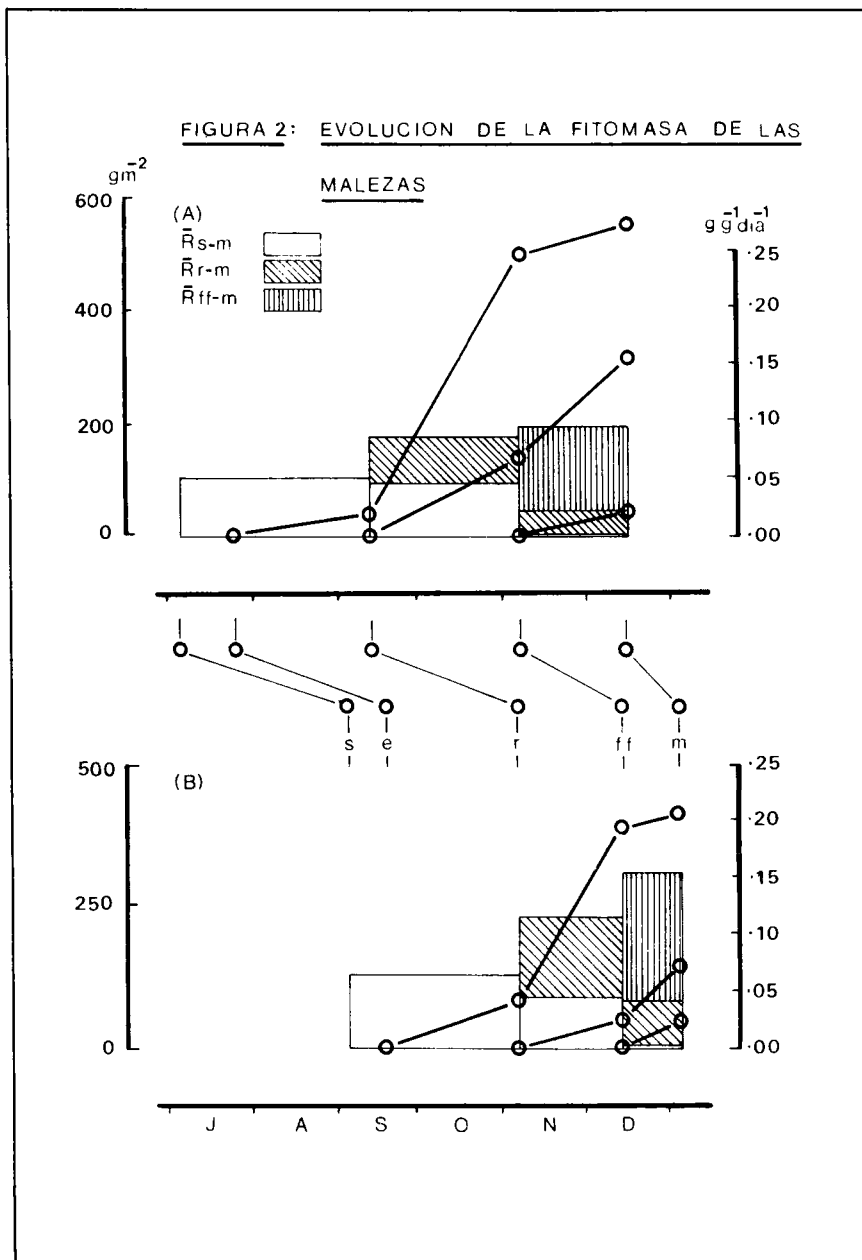
Dentro de este subtítulo se incluyen los resultados correspondientes a las experiencias realizadas en la campaña agrícola 1975/76, mediante las cuales se procuró estudiar el efecto de la interferencia de las malezas sobre el cultivo de lino, a través del análisis de la depresión de su comportamiento debida a la acción competitiva, en relación a la duración y oportunidad en que ésta fue ejercida.

#### 4.1.1. Composición de la flora acompañante

En la tabla I se muestran los resultados de los censos florísticos. Las subparcelas correspondientes a la siembra temprana presentan una composición florística dominada por *Anthemis cotula*, *Ammi majus* y *Polygonum aviculare*, contrastando marcadamente con las de la siembra tardía en las que predominó *Setaria viridis*.

4.1.2. *Crecimiento de las malezas*

La figura 2 muestra la evolución de la fitomasa aérea de las malezas desde siembra a madurez ( $R_0$ ), ramificación a madurez ( $R_a$ ) y desde floración tardía a madurez ( $R_a + b$ ), para ambas épocas de siembra.



**TABLA I**  
Composición de la flora acompañante

Siembra temprana		Siembra tardía	
Especies	%	Especies	%
<i>Anthemis cotula</i>	35,34	<i>Setaria viridis</i>	67,70
<i>Ammi majus</i>	29,33	<i>Ammi majus</i>	10,32
<i>Polygonum aviculare</i>	15,48	<i>Anthemis cotula</i>	2,77
<i>Viola arvensis</i>	4,01	<i>Trifolium repens</i>	2,18
<i>Lolium</i> spp.	2,91	<i>Viola arvensis</i>	1,76
<i>Cardus</i> spp.	1,09	<i>Anagallis arvensis</i>	1,51
Otras especies	11,84	Otras especies	13,28
Indeterminadas	-	Indeterminadas	0,48

La fitomasa acumulada a madurez fue máxima para Ro, alcanzándose los mayores valores en la siembra temprana (figura 2 - A). Para este régimen de desmalezado la fase de mayor velocidad de crecimiento, en ambas épocas de siembra, tuvo lugar entre ramificación y fin de floración, siendo mayor el índice de crecimiento relativo medio de las malezas, en ese período ( $\bar{R}r - ff$ ), en la siembra temprana. El índice de crecimiento relativo medio durante el primer período ( $\bar{R}s - r$ ) en la siembra tardía, en cambio, es mayor que el de la temprana, lo que explica la mayor cantidad de fitomasa de malezas acumulada hasta ramificación en aquella circunstancia.

Las malezas que crecieron a partir de ramificación, a diferencia de las que lo hicieron durante todo el ciclo del cultivo, no alcanzan un "plateau". Tanto en final de floración como en madurez amarilla los valores más altos de fitomasa acumulada se observaron en la siembra temprana.

Por último, los máximos índices de crecimiento relativo medios, correspondieron en ambas siembras a las malezas que crecieron desde final de floración hasta madurez, siendo en este caso mayor la fitomasa de malezas acumulada dentro de dicho período en la siembra tardía (figura 2 - B), donde además, el índice de crecimiento relativo medio ( $\bar{R}ff - m$ ) superó al de la siembra temprana.

#### 4.1.3. Comportamiento del cultivo

En la tabla II se presentan resultados del análisis estadístico de algunas variables seleccionadas, que informan sobre el comportamiento del cultivo. Al proceder al análisis de la varianza el experimento se trató como un diseño factorial completamente aleatorizado y sus resultados fueron utilizados para poner de manifiesto interacción entre los tratamientos principales, efecto que resultó significativo en el rendimiento y el número de semillas. Con la intención de uniformar la presentación de la tabla, en todos los casos se particionó el factorial, realizando un análisis de comparación de medias por cada criterio de clasificación.

TABLA II

Análisis Estadístico del Comportamiento del Cultivo  
(Primera Parte)

Regímenes de Desmalezados	Epocas de Siembra	Fitomasa Aérea g m <sup>-2</sup>	Prueba de F p/Epocas y Coeficiente de Variación	
Ra	1 <sup>a</sup>	613,0 +/- 95,5	N.S.	(15,7)
	2 <sup>a</sup>	496,5 +/- 78,3		
Rb	1 <sup>a</sup>	655,5 +/- 38,1	* *	(11,6)
	2 <sup>a</sup>	460,7 +/- 83,0		
Rc	1 <sup>a</sup>	474,2 +/- 30,6	* *	(8,0)
	2 <sup>a</sup>	362,4 +/- 36,2		
Ra + b	1 <sup>a</sup>	703,6 +/- 87,3	* *	(13,2)
	2 <sup>a</sup>	449,8 +/- 63,2		
Rb + c	1 <sup>a</sup>	730,2 +/- 78,7	* *	(13,9)
	2 <sup>a</sup>	472,4 +/- 87,9		
Ra + c	1 <sup>a</sup>	692,9 +/- 103,3	*	(15,4)
	2 <sup>a</sup>	495,0 +/- 78,3		
Ra + b + c	1 <sup>a</sup>	761,6 +/- 97,2	* *	(11,5)
	2 <sup>a</sup>	557,5 +/- 46,3		
Ro	1 <sup>a</sup>	480,5 +/- 59,9	N.S.	(17,6)
	2 <sup>a</sup>	392,7 +/- 91,0		
Prueba de F p/ Desmalezados y Coeficiente de Variación	1 <sup>a</sup>	*** (12,3)		
	2 <sup>a</sup>	* (15,8)		
Prueba de F p/ Interacción entre Tratamientos Principales	N.S.			

Valores medios +/- 1 Desvío Estándar.

TABLA II

Análisis Estadístico del Comportamiento del Cultivo  
(Segunda Parte)

Regímenes de Desmalezados	Epocas de Siembra	Rendimiento en Semilla $\oplus$ g m <sup>-2</sup>	Prueba de F p/ Epocas y Coeficiente de Variación
Ra	1 <sup>a</sup>	146,4 +/- 19,4	N.S. (15,6)
	2 <sup>a</sup>	112,4 +/- 20,9	
Rb	1 <sup>a</sup>	179,5 +/- 15,4	* * (11,2)
	2 <sup>a</sup>	116,3 +/- 17,6	
Rc	1 <sup>a</sup>	115,1 +/- 15,0	N.S. (18,9)
	2 <sup>a</sup>	84,2 +/- 21,9	
Ra + b	1 <sup>a</sup>	184,9 +/- 21,6	* * (14,8)
	2 <sup>a</sup>	108,7 +/- 21,8	
Rb + c	1 <sup>a</sup>	201,8 +/- 20,8	* * (14,3)
	2 <sup>a</sup>	119,2 +/- 25,0	
Ra + c	1 <sup>a</sup>	171,4 +/- 27,6	* * (15,2)
	2 <sup>a</sup>	104,6 +/- 10,9	
Ra + b + c	1 <sup>a</sup>	208,2 +/- 23,3	* * * (11,5)
	2 <sup>a</sup>	126,3 +/- 5,5	
Ro	1 <sup>a</sup>	106,3 +/- 11,8	N.S. (21,6)
	2 <sup>a</sup>	85,1 +/- 26,7	
Prueba de F p/ Desmalezados y Coeficiente de Variación	1 <sup>a</sup>	* * * (12,3)	
	2 <sup>a</sup>	N.S. (18,6)	
Prueba de F p/ Interacción entre Tratamientos Principales		* *	

$\oplus$  Datos calculados sobre un 8% de humedad.

TABLA II

Análisis Estadístico del Comportamiento del Cultivo  
(Tercera Parte)

Regímenes de Desmalezados	Epocas de Siembra	Número de Semillas m <sup>2</sup>	Prueba de F p/ Epocas y Coeficiente de Variación
Ra	1 <sup>a</sup>	17315 +/- 1877	N.S. (13,1)
	2 <sup>a</sup>	14894 +/- 2335	
Rb	1 <sup>a</sup>	20415 +/- 3111	* * (14,9)
	2 <sup>a</sup>	15525 +/- 2172	
Rc	1 <sup>a</sup>	13127 +/- 1896	N.S. (19,7)
	2 <sup>a</sup>	11104 +/- 2800	
Ra + b	1 <sup>a</sup>	21877 +/- 3386	* * (17,8)
	2 <sup>a</sup>	15360 +/- 3256	
Rb + c	1 <sup>a</sup>	24055 +/- 2660	* * (13,1)
	2 <sup>a</sup>	15834 +/- 2574	
Ra + c	1 <sup>a</sup>	20386 +/- 2873	* * (12,7)
	2 <sup>a</sup>	14390 +/- 1240	
Ra + b + c	1 <sup>a</sup>	24279 +/- 2678	* * * (9,7)
	2 <sup>a</sup>	15857 +/- 601	
Ro	1 <sup>a</sup>	12599 +/- 1666	N.S. (20,4)
	2 <sup>a</sup>	10904 +/- 2943	
Pruebas de F p/ Desmalezados y Coeficiente de Variación	1 <sup>a</sup>	* * * (13,4)	
	2 <sup>a</sup>	* (16,8)	
Prueba de F p/ Interacción entre Tratamientos Principales		*	

Niveles de significación: N.S.: no significativo; \*:  $p \leq 0,05$ ;

TABLA II

**Análisis Estadístico del Comportamiento del Cultivo**  
(Cuarta Parte)

Regímenes de Desmalezados	Epocas de Siembra	Peso Medio por Semilla mg	Prueba de F p/ Epocas y Coeficiente de Variación
Ra	1 <sup>a</sup>	8,44 +/- 0,22	*
	2 <sup>a</sup>	7,53 +/- 0,60	
Rb	1 <sup>a</sup>	8,87 +/- 0,78	*
	2 <sup>a</sup>	7,48 +/- 0,15	
Rc	1 <sup>a</sup>	8,78 +/- 0,19	* * *
	2 <sup>a</sup>	7,57 +/- 0,22	
Ra + b	1 <sup>a</sup>	8,49 +/- 0,45	* *
	2 <sup>a</sup>	7,11 +/- 0,53	
Rb + c	1 <sup>a</sup>	8,40 +/- 0,27	*
	2 <sup>a</sup>	7,48 +/- 0,43	
Ra + c	1 <sup>a</sup>	8,39 +/- 0,26	* * *
	2 <sup>a</sup>	7,26 +/- 0,18	
Ra + b + c	1 <sup>a</sup>	8,57 +/- 0,15	*
	2 <sup>a</sup>	7,98 +/- 0,45	
Ro	1 <sup>a</sup>	8,45 +/- 0,20	*
	2 <sup>a</sup>	7,74 +/- 0,50	
Prueba de F p/ Desmalezados y Coeficiente de Variación	1 <sup>a</sup>	N.S. (4,3)	
	2 <sup>a</sup>	N.S. (5,5)	
Prueba de F p/ Interacción entre Tratamientos Principales		N.S.	

\* \* :  $p \leq 0,01$ ; \* \* \* :  $p \leq 0,001$ . Coeficientes de Variación: entre paréntesis.

Los datos correspondientes al diseño factorial de cada una de las variables fueron sometidos a una prueba de homogeneidad de sus varianzas (prueba de Bartlett), encontrándose en todos los casos que la varianza residual fue debida al azar ( $\chi^2 < 0,95$ ).

Para ambas épocas de siembra se hallaron diferencias significativas, debidas al efecto de interferencia, en fitomasa aérea y número de semillas, siendo estos valores máximos, para la siembra temprana. El rendimiento sólo mostró diferencias significativas entre los regímenes de desmalezado, cuando fueron aplicados dentro de la siembra temprana. El peso medio de las semillas no registró diferencias debidas al tratamiento de desmalezado. Los valores medios de cada una de las variables analizadas —para cada nivel de tratamiento— fueron superiores en la siembra temprana.

Es interesante destacar que la variabilidad de los datos resultó —en todos los casos— mayor en la siembra tardía, siendo mínima —para ambas épocas de siembra— en el régimen Ra + b + c y máxima en el régimen Ro.

Las variables incluídas en la tabla II y el índice de cosecha, fueron sometidas a análisis de correlación (tabla III). La fitomasa del lino, el rendimiento y el número de semillas, correlacionaron significativamente entre sí dentro de cada época de siembra y en ambas épocas en conjunto. El índice de cosecha correlacionó significativamente con las anteriores en la siembra temprana y en ambas épocas en conjunto, pero no en la segunda, manifestando —dentro de esta última— estabilidad frente a los distintos regímenes de desmalezado. El peso medio de las semillas sólo correlacionó en el análisis conjunto, poniendo de relieve una diferencia consistente entre las dos épocas de siembra.

Con la intención de explicar la variación del rendimiento observada, a través de la variación de algunos de sus componentes y trabajando con los promedios de los datos, se propusieron modelos de regresión lineal que fueron evaluados estadísticamente. De esta manera el rendimiento en semilla quedó explicado en función del número de semillas y el peso medio de las semillas mediante un modelo, que da cuenta de virtualmente toda su variación ( $R^2 = 0,99$ ), siendo  $r = 0,98$  y  $0,66$ , para cada una de las variables señaladas —y en ese orden—

#### 4.1.4. *Contenido y composición del aceite*

El contenido de aceite de las semillas permaneció invariable dentro de cada época de siembra, siendo significativamente ( $P \leq 0,05$ ) mayor en la siembra temprana (37,0%) que en la tardía (36,5%); los valores consignados están referidos al peso de las semillas con un 6,57% y 6,68% de humedad en cada caso.

La composición porcentual de los distintos ácidos grasos (calculada sobre valores promedio del conjunto de las combinaciones de tratamientos) resultó como sigue: ácido mirístico (C 14:0) = 0,22%; ácido palmítico (C 16:0) = 6,54%; ácido esteárico (C 18:0) = 6,30%; ácido oleico (C 18:1) = 19,66%; ácido linoleico (C 18:2) = 11,89%; y ácido linolénico (C 18:3) = 55,45%. Realizado el análisis de la varianza, previa constatación de su homogeneidad, los ácidos saturados



TABLA III  
Análisis de Correlación

	Siembra Temprana			
	RS	NS	IC	PMS
FL	0,98 **	0,99 **	0,81 *	- 0,27
RS		1,00 ***	0,91 **	- 0,12
NS			0,88 **	- 0,21
IC			0,25	
	Siembra Tardía			
	RS	NS	IC	PMS
FL	0,89 **	0,82 *	- 0,05	0,17
RS		0,97 **	0,42	0,07
NS			0,48	- 0,19
IC				- 0,21
	Ambas Epocas de Siembra			
	RS	NS	IC	PMS
FL	0,98 ***	0,96 ***	0,66 **	RS
RS		0,98 ***	0,84 ***	0,66 **
NS			0,83 ***	0,51 *
IC				0,51 *

FL: fitomasa aérea del lino; RS: rendimiento en semilla; NS: número de semillas por m<sup>2</sup>; IC: índice de cosecha (= RS/FL); PMS: peso medio de las semillas.

\* :  $p \leq 0,05$ ; \*\* :  $p \leq 0,01$ ; \*\*\* :  $p \leq 0,001$

de cadena más larga (palmitico y esteárico) mostraron encontrarse en mayor proporción en el aceite de las semillas obtenidas de la siembra tardía (6,69% y 6,54%, respectivamente) que de la siembra temprana (6,40% y 6,07%, respectivamente), mientras que el ácido linoleico manifestó una tendencia opuesta, pasando de 12,57% en la siembra temprana a 11,22% en la tardía. Todas las diferencias apuntadas fueron estadísticamente significativas ( $p \leq 0,05$ ). Con el mismo nivel de significación, por el contrario, los ácidos mirístico, oleico y linolénico, no acusaron diferencia alguna entre épocas de siembra. Esta constancia en las proporciones relativas de algunos componentes se hizo extensiva al conjunto de los ácidos de cadena larga (C 18:n) y al conjunto de los ácidos insaturados (con una o más dobles ligaduras). Ninguna de las especies químicas analizadas ni los grupos de cadenas largas o insaturadas mostraron diferencias debidas a efectos asociables a los distintos regimenes de desmalezado, no incluyendo tampoco interacción entre los tratamientos principales.

El rendimiento en aceite, por su parte, correlacionó fuertemente ( $p \leq 0,01$ ) con el rendimiento en semilla, tanto en la siembra temprana ( $r = 1,00$ ), en la tardía ( $r = 0,73$ ), o en ambas épocas conjuntamente ( $r = 0,93$ ). Procediendo como con el rendimiento en semilla, se logró ajustar un modelo lineal que explica más del 99% de la variación del rendimiento en aceite cuando es puesto en función del número de semillas ( $r = 0,97$ ), el peso medio de las semillas ( $r = 0,55$ ) y el contenido porcentual de aceite ( $r = 0,34$ ). En ambas oportunidades –para el rendimiento en semilla y en aceite– los modelos superaron los niveles de significación establecidos ( $p \leq 0,05$ ) para las pruebas de Snedecor y Student.

#### 4.1.5. *Análisis de la interferencia*

Con la intención de analizar los efectos depresivos ligados a la duración y oportunidad de la interferencia de las malezas, sobre algunos parámetros del cultivo, se comparó la reducción relativa de los mismos en ambas épocas de siembra. A tal fin, la magnitud de la reducción de esos parámetros debida al efecto de interferencia en Ro, respecto a los valores correspondientes a esos parámetros en  $Ra + b + c$ , fue considerada como el 100% (figura 3).

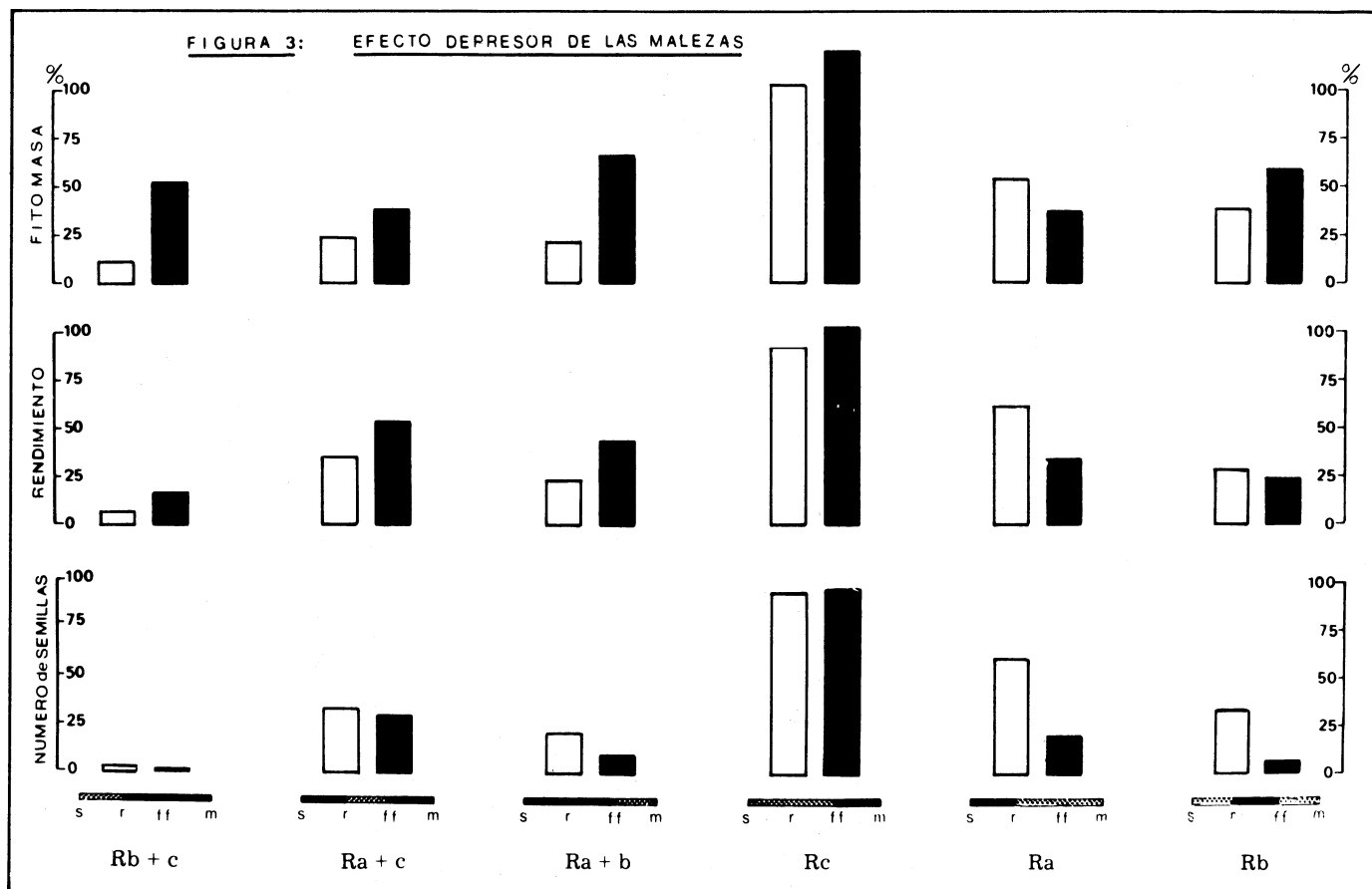
Cuando la interferencia se produjo entre la siembra y la ramificación, el efecto depresivo resultó más marcado en la segunda época de siembra, salvo en el número de semillas. La fitomasa aérea del cultivo es la variable más afectada, llegándose a establecer más de un 50% de la pérdida total de materia seca por unidad de superficie, lo que destaca la importancia de la acción competitiva en este período, como factor que afecta el crecimiento vegetativo del cultivo.

Al desplazarse la acción de interferencia al período siguiente (b) se hace notoria una mayor reducción en el rendimiento y en el número de semillas. La magnitud del crecimiento vegetativo del lino, estimada a través de su fitomasa aérea, acusa un efecto de interferencia diferente en cada época; mientras que la reducción relativa de fitomasa aérea aumenta en la siembra temprana respecto del período anterior, en la siembra tardía –por el contrario– disminuye.

En el período “c”, durante el cual se completa el desarrollo de órganos reproductivos, se observa que en la siembra temprana el rendimiento en semilla resultó menos afectado que cuando el cultivo estuvo interferido en el período anterior. En la siembra tardía, la relación entre las pérdidas relativas de fitomasa y rendimiento se mantienen como en Ra, e inversamente a Rb.

La interferencia durante el período “a + b” maximiza las pérdidas relativas en todos los parámetros analizados, reduciéndose las diferencias entre épocas de siembra. En esta situación, las pérdidas registradas en cada variable superan a las que resultan de sumar las pérdidas relativas de cada uno de los períodos “a” y “b”, por separado.

En el período “b + c” se destaca el hecho de que las pérdidas relativas producidas en rendimiento y fitomasa son similares. Las reducciones de los parámetros correspondientes al cultivo sembrado en primera época, son ma-



En blanco: primera época de siembra. En negro: segunda época de siembra

yores que el de la siembra tardía, pudiendo apreciarse que ahora las pérdidas son sustancialmente menores que las que resultan de sumar los efectos depresivos causados separadamente por la interferencia aplicada en los períodos "b" y "c".

El análisis de los efectos de la interferencia durante el período "a + c", arroja resultados parecidos al de la situación anterior, en cuanto a la relación entre ambas épocas de siembra, salvo en cuanto a fitomasa aérea.

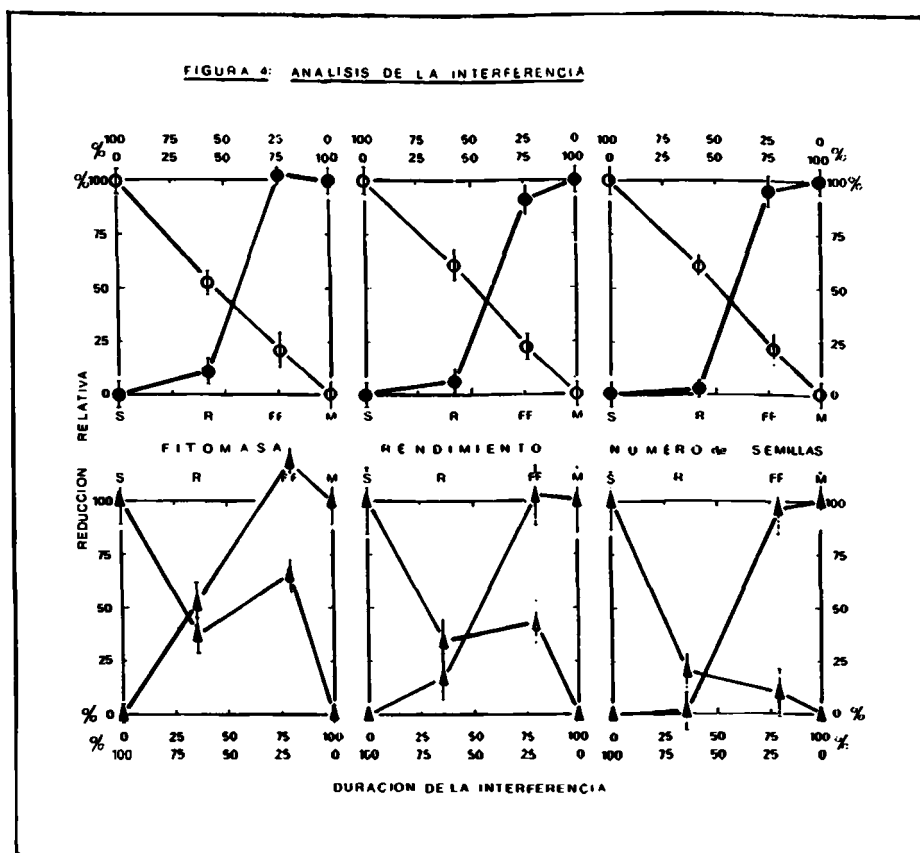
En la figura 4 se presenta un análisis gráfico del fenómeno de interferencia, considerando la variación porcentual de la reducción de algunas variables del cultivo como función de la duración relativa de los distintos períodos de interferencia, dispuestos en series temporales "progresivas" y "regresivas". Se considera "serie progresiva" al conjunto de períodos de interferencia de duración creciente a partir del momento de la siembra; y "serie regresiva" al conjunto de períodos de interferencia de duración creciente a partir de la madurez.

El conjunto de los parámetros con que se describe la variación relativa del comportamiento del cultivo de lino frente a las series referidas muestra, en líneas generales, una tendencia similar dentro de cada época de siembra. En la siembra temprana, el efecto de interferencia de la serie progresiva queda representado, en forma aproximada, por una curva sigmoidea, la que muestra un efecto mínimo de interferencia en el período que va desde la siembra hasta la ramificación; un período de máxima susceptibilidad entre ramificación y fin de floración; y una última fase, en la que los niveles de reducción relativa alcanzados al finalizar la fase anterior no se modifican mayormente.

La serie regresiva, por su parte, muestra un efecto prácticamente lineal sobre la reducción de las distintas variables incluidas en el análisis.

En la siembra tardía los efectos de interferencia se manifiestan desde el comienzo mismo del ciclo del cultivo, manteniendo una tasa aproximadamente lineal de la reducción de los distintos parámetros, excepto el número de semillas, que sigue una tendencia análoga a la vista en la siembra temprana. En principio, esto puede relacionarse con una mayor susceptibilidad del cultivo, desde siembra hasta ramificación, en la serie progresiva. La serie regresiva de la siembra tardía es marcadamente diferente al de la siembra temprana. Después de una notoria caída en los niveles de reducción relativa de los distintos parámetros entre siembra y ramificación, se observa una profunda alteración en la tendencia del efecto de interferencia, en el sentido de atenuar la variación del número de semillas, revirtiendo incluso su tendencia en las otras variables, particularmente en fitomasa.

Un elemento resultante de la superposición de las series progresiva y regresiva lo constituye su punto de intersección. Este punto representa el momento en el cual se igualan los efectos depresivos de la interferencia sobre ambas series. En la siembra tardía puede verse que la intersección tiene lugar de manera anticipada y/o a niveles menores de depresión relativa que si la comparamos con la primera época de siembra. Este efecto hay que atribuirlo a la aparente "protección" que le significa al cultivo incluir la inter-

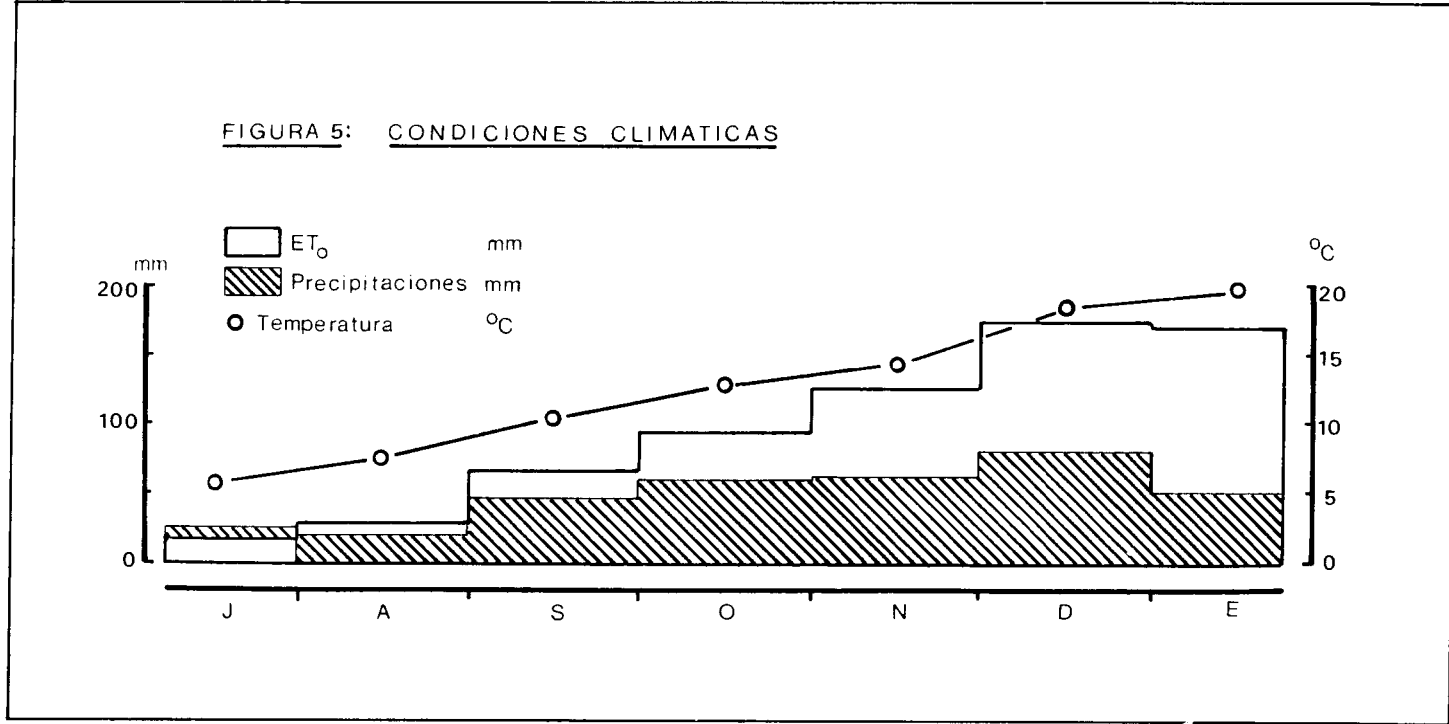


En círculos: siembra temprana. En triángulos: siembra tardía. Símbolos oscuros: serie progresiva. Símbolos claros: serie regresiva. Barras verticales = 1 Desvío Estandar.

ferencia de las malezas en el período ramificación-floración, en la serie regresiva. Aquí es importante subrayar que la recuperación que se manifiesta durante el período "b", en la serie regresiva, ocurre por lo común a la derecha del punto de intersección, dejando a éste -por consecuencia- próximo a un mínimo local de depresión en esta serie.

#### 4.1.6. Condiciones climáticas

En la figura 5 se presenta esquemáticamente la evolución del balance hídrico y de la temperatura, sobre la base de promedios mensuales, desde julio de 1975 hasta enero de 1976. A pesar de un sostenido incremento en el registro de las precipitaciones desde agosto hasta diciembre -salvo en julio- es notorio un balance hídrico negativo que se acentúa hacia el verano, acompañado por un aumento de la temperatura ambiente.

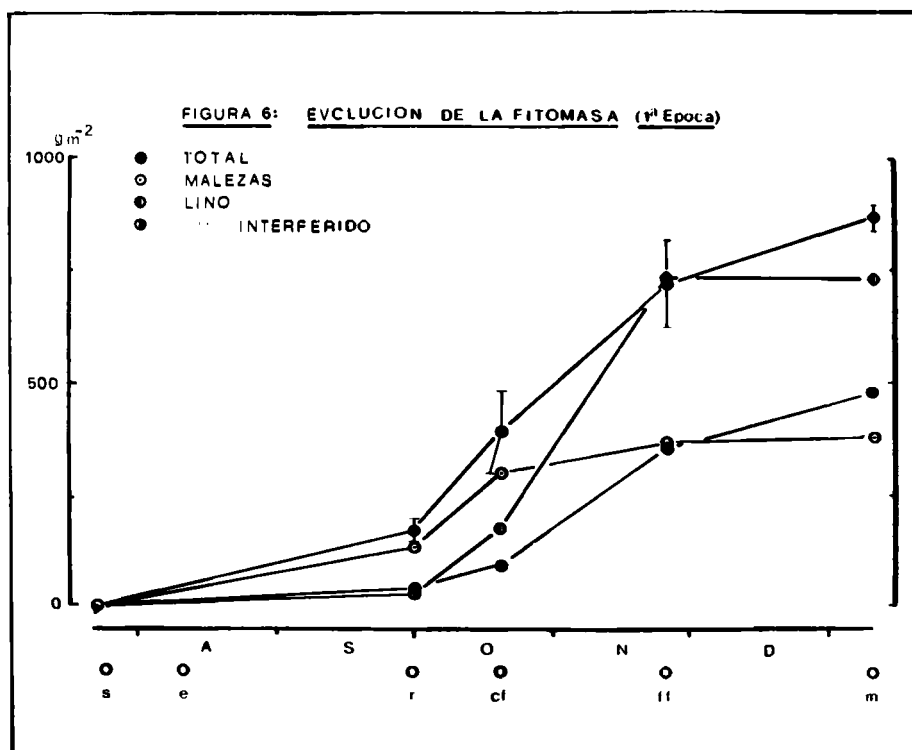


## 4.2.- Ensayo de crecimiento

Bajo este subtítulo trataremos los resultados obtenidos en las experiencias efectuadas en 1977/78, orientadas al estudio de la evolución de la fitomasa de las malezas y del lino -simultáneamente- a lo largo del ciclo del cultivo, a fin de analizar su crecimiento.

### 4.2.1. Evolución de la fitomasa aérea

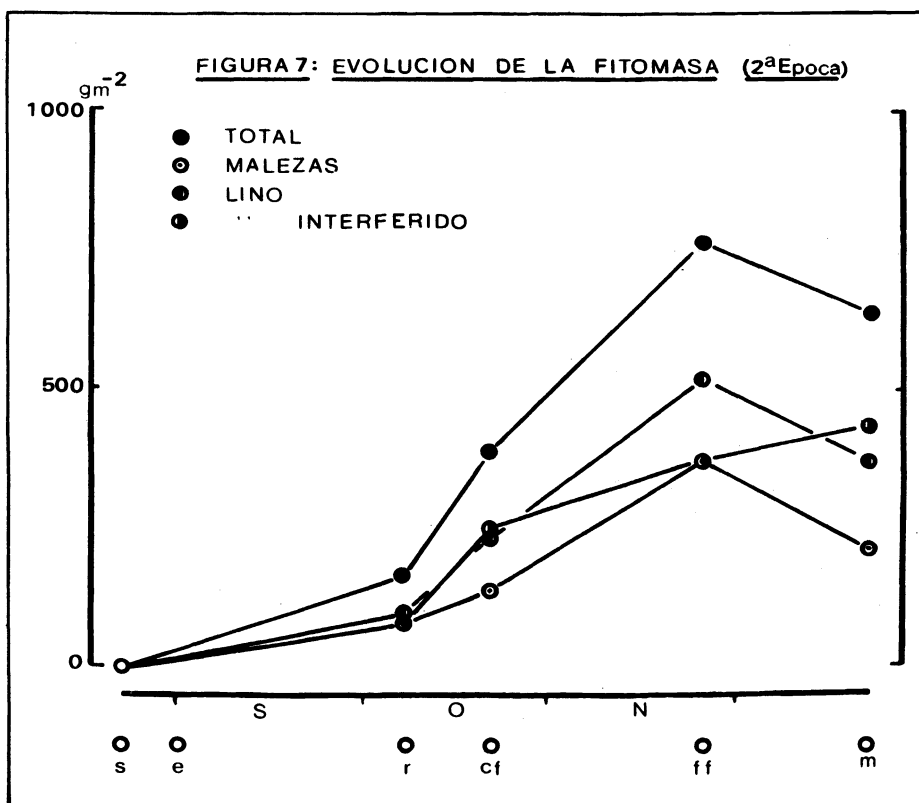
En las figuras 6 y 7 se presentan las curvas de fitomasa aérea -en términos de materia seca por unidad de superficie- del lino, creciendo en plantales puros e interferidos por malezas, como así también las curvas de fitomasa aérea de malezas y de fitomasa aérea total de las parcelas enmalecidas.



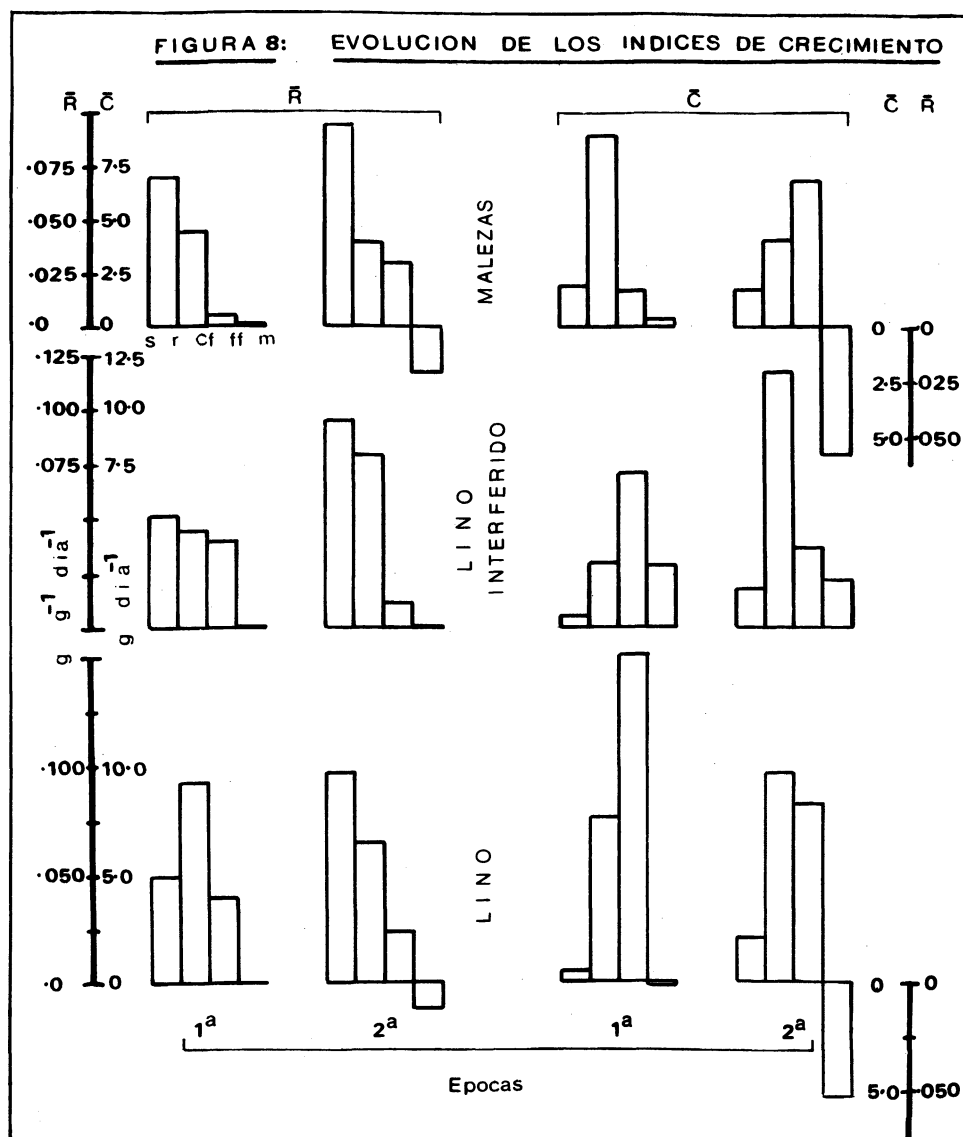
En la siembra temprana (figura 6), la curva de fitomasa total se caracterizó por un rápido crecimiento inicial, superando los 850 g m<sup>-2</sup> de materia seca al final del ciclo del cultivo, sin haber alcanzado un "plateau" manifiesto. Para la fitomasa de lino no interferido, en cambio, su curva se estabilizó apenas por encima de los 700 g m<sup>-2</sup>, teniendo un desarrollo inicial más lento. La curva de fitomasa de lino interferido por malezas difiere notablemente de la anterior a partir del momento de ramificación y, si bien continúa creciendo hasta la madurez, su fitomasa aérea a cosecha es menor del 60 % de la que se logra en plantales puros. La fitomasa de malezas, que al principio

crece rápidamente representando más del 75 % de la fitomasa total en ramificación, llega al final del ciclo del cultivo con menos de 400 gm<sup>-2</sup>, lo que está por debajo del 50 % de la fitomasa total.

En la siembra tardía (figura 7) la situación general presenta diferencias importantes comparada con el caso anterior. En primer lugar, salvo para la fitomasa del lino que crece bajo la presión de interferencia de las malezas, todas las demás curvas presentan una caída importante durante el final de la fase reproductiva del cultivo. El crecimiento inicial del lino -en planteles puros o interferidos- y el de las malezas es similar, notándose que las principales diferencias entre las curvas de lino con y sin malezas se presentan a partir del comienzo de la floración. Al final de la floración la fitomasa de lino de planteles puros alcanza un máximo desde el cual se produce una pérdida del 30 % en materia seca, hasta llegar a la cosecha. En el mismo período las malezas ven reducida su fitomasa aérea en un 45 %, siendo las responsables de las mermas que tienen lugar en términos de fitomasa total. En esta situación el lino contribuyó con un 67,7 % de la fitomasa total en el momento de la cosecha. Comparando ambas épocas entre sí, la siembra temprana llegó al momento de la cosecha del lino con una mayor cantidad de fitomasa en los distintos componentes analizados.





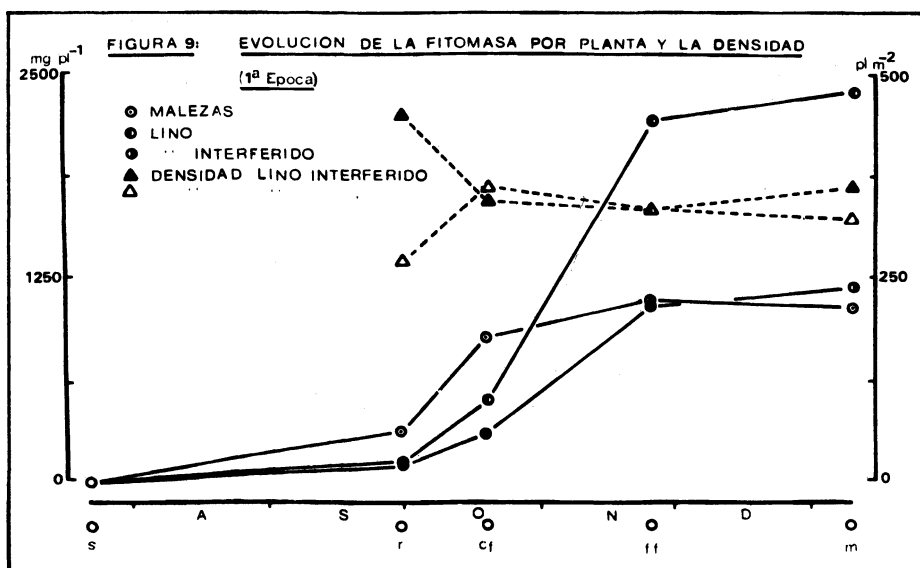


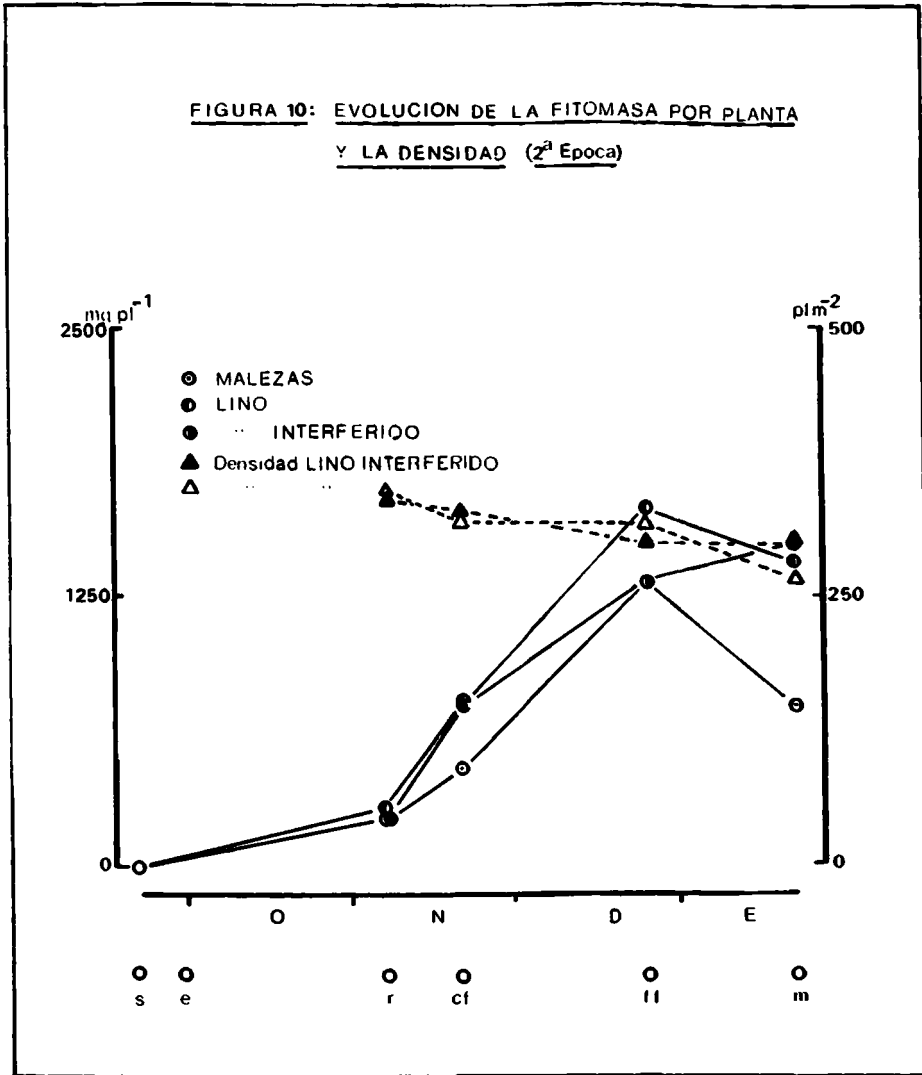
En la figura 8 se comparan los valores del ritmo de crecimiento medio ( $\bar{C}$ ) y ritmo de crecimiento relativo medio ( $\bar{R}$ ) para la fitomasa de las malezas y del lino de plantales puros e interferidos, en ambas épocas de siembra. Del análisis de la figura se desprenden los siguientes hechos. Los  $\bar{R}$  iniciales ( $\bar{R}_{s-r}$ ) de la siembra temprana son en todos los casos menores que los de la siembra tardía. El  $\bar{R}$  para el período que va desde la ramificación hasta el comienzo de la floración, para la fitomasa del lino puro, es el único para el cual se observa valores más altos en la siembra temprana que en la tardía.

Mientras tanto, para el lapso que comprende la floración (cf-ff) el  $\bar{R}$  para la fitomasa de malezas es el único que supera en la siembra tardía los valores alcanzados en la primera época de siembra. Los valores de  $\bar{R}$  para el último período (desde fin de floración a madurez) muestran la magnitud de las mermas producidas después del final de floración, en la siembra tardía, en las curvas de fitomasa de malezas y de lino no interferido.

Los valores de  $\bar{C}$ , por corresponder a medidas de crecimiento absolutas (193) quedan más influenciadas por la longitud del período considerado, por lo que la comparación de este índice entre las dos épocas de siembra resulta menos confiable que las que se hacen sobre el  $\bar{R}$ . Sin embargo, dentro de la siembra temprana se destaca que el  $\bar{C}$  más alto para las malezas se anticipa a los de lino; en la siembra tardía sucede justamente lo contrario. Los valores de  $\bar{C}_{ff-m}$  para el lino interferido son -en ambas épocas de siembra- mayores que los correspondientes al lino puro o a las malezas.

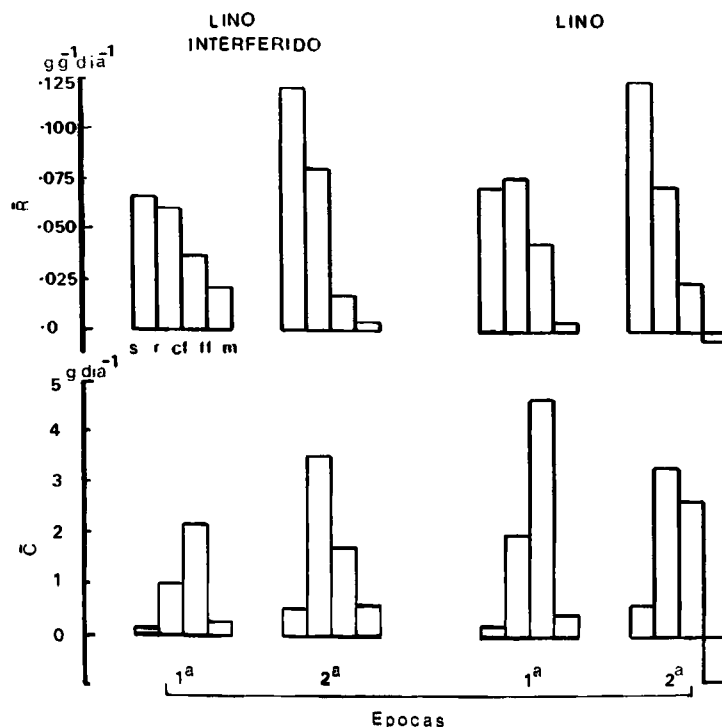
En las figuras 9 y 10 se presentan curvas equivalentes a las analizadas en las figuras 6 y 7, pero esta vez expresadas en términos de fitomasa aérea por planta de lino. Obviamente la densidad del cultivo en cada parcela pasa de esta forma a ser un factor de la mayor importancia. En la siembra temprana (figura 9) y para la primera determinación -correspondiente aproximadamente al momento de ramificación- se observa una diferencia significativa ( $p \leq 0,05$ ) en el número de plantas por unidad de superficie, a favor del plantel interferido. Esta determinación también difiere estadísticamente del resto de las determinaciones correspondientes a su mismo régimen de desmalezado (Ro). A partir del comienzo de la floración (cf), no obstante, la densidad se mantuvo para ambas épocas de siembra, dentro de un rango de valores que no difirieron estadísticamente entre sí. En la siembra tardía no se registraron diferencias significativas de densidad en ningún caso.





En cuanto a la evolución de la fitomasa aérea lo más interesante resulta de comparar los valores de fitomasa de lino de plantales interferidos con los del lino libre de malezas, durante el desarrollo del cultivo sembrado tardíamente (figura 10). En el momento de la cosecha el peso seco por planta de lino interfeirido superó al correspondientes valor del lino de plantales puros, a pesar que el cultivo interfeirido llegó a la madurez con una densidad levemente superior a la del cultivo libre de malezas. Por último, en la figura 11 se analizan complementariamente los valores de  $\bar{C}$  y  $\bar{R}$  para el lino -libre o interfeirido-, encontrándose que los mismos no difieren sustancialmente de los vistos en la figura 8.

**FIGURA 11: EVOLUCION DE LOS INDICES DE CRECIMIENTO POR PLANTA**



#### 4.2.2. Comportamiento del lino en la cosecha

##### 4.2.2.1. Análisis del rendimiento

El análisis factorial de la varianza (según los dos criterios de clasificación: épocas de siembra y regímenes de desmalezado) de las principales variables que describen el comportamiento del cultivo en el momento de la cosecha, se presentan en la tabla IV. En la misma la fitomasa del lino, el rendimiento en semilla, el número de ramas por planta o el número de semillas por m<sup>2</sup>, acusan -a través de la interacción- efectos confundidos entre los tratamientos principales (los que se hallan particionados en la tabla V).

TABLA IV

Cuadro Estadístico del Comportamiento del Lino (Factorial)

	Epoca de Siembra			Desmalezado			Inter- acción	CV%	$\chi^2$
	1 <sup>a</sup>	2 <sup>a</sup>	F	Ra+b+c	Ro	F	F		
Fitomasa lino	605,6	395,2	* *	546,1	454,7	* *	* *	11,24	0,95
Densidad	344,0	278,6	*	290,9	331,7			17,13	0,95
Rendimiento ●	205,2	111,7	* *	174,9	142,0	* *	* *	13,03	0,95
Ramas/Planta	1,06	1,40	* *	1,22	1,25		*	11,22	0,95
Cápsulas/Planta	13,81	15,29		16,57	12,52			25,75	0,95
Semillas/Cápsula	53,49	41,54	* *	48,27	46,75			13,52	0,99
Peso Medio Semilla	8,18	6,96	* *	7,50	7,64			3,11	0,95
Nº Semillas m <sup>-2</sup>	25169	16022	* *	22709	18481	*	* *	14,38	N.H.
% Aceite	40,49	39,87	*	40,23	40,13			1,35	0,99
Hojas/Planta	138,5	140,8		151,1	128,1			21,38	0,95
Indice Cosecha	34,1	28,1	*	31,1	31,2			17,90	0,95

$\chi^2$ : prueba de hipótesis para homogeneidad (Bartlett); N.H.: varianzas no homogéneas; \* :  $p \leq 0,05$ ; \* \* :  $p \leq 0,01$ ; el resto: no significativo.

● Calculado sobre la base de un 8% de humedad.

Del resto de las variables se desprende que las diferencias de densidad no afectaron ni el número de cápsulas ni hojas por planta; el número de semillas por planta, su peso medio y su contenido porcentual de aceite, en cambio, resultaron superiores en la primera época de siembra, al igual que el índice de cosecha. El número de cápsulas por planta y el número de hojas por planta fueron las únicas variables cuyos coeficientes de variación (CV) superaron el 20 %, mientras que el número de semillas m<sup>-2</sup> fue el único caso de varianzas no homogéneas. El contenido porcentual de aceite y el peso medio de las semillas se caracterizaron por sus bajos coeficientes de variación.

El resultado de la partición del factorial (tabla V) confirma la existencia de diferencias significativas entre épocas de siembra, a nivel de la fitomasa del lino, el rendimiento, el número de ramas por planta y el número de semillas por unidad de superficie. Por otra parte -para esas mismas variables- en tanto los regímenes de desmalezado ensayados producen efectos significativos dentro de la siembra temprana, en la tardía en cambio, no ocurre lo mismo. Esto último es consistente con lo encontrado en las variables que no presentaban efectos de interacción (tabla IV). Por fin, es interesante señalar que las plantas sembradas en la última fecha son las que ramifican más profusamente.

TABLA V

Cuadro Estadístico del Comportamiento del Lino (Partición)

	Epo- ca de Siem- bra	F Entre Epo- cas	Desmalezados		
			Ra+b+c	Ro	F
Fitomasa Lino	1 <sup>a</sup>	* *	727,9	483,3	* *
	2 <sup>a</sup>		364,3	426,0	
Rendimiento ●	1 <sup>a</sup>	* *	245,0	165,3	* *
	2 <sup>a</sup>		104,8	118,7	
Ramas/Planta	1 <sup>a</sup>	* *	1,13	1,00	* *
	2 <sup>a</sup>		1,31	1,49	
N° Semillas m <sup>-2</sup>	1 <sup>a</sup>	* *	30313	20024	* *
	2 <sup>a</sup>		15106	16937	

\* \* :  $p \leq 0,01$ 

● Calculado sobre la base de un 8% de humedad.

TABLA VI

## Análisis de Correlación del Rendimiento en Semillas

	1 <sup>a</sup> Epoca	2 <sup>a</sup> Epoca	Ra+b+c	Ro	Factorial
Densidad	- 0,42	0,58	0,61	0,64	0,41
Fitomasa Lino	0,94 **	0,66	0,95 **	0,77 *	0,94 **
Fitomasa Malezas	- 0,99 **	0,29	0,00	0,97 **	- 0,14
Peso cápsulas	0,98 **	0,81 *	0,99 **	0,73 *	0,97 **
Ramas/Planta	0,56	- 0,42	- 0,70 *	- 0,94 **	- 0,60 *
Cápsulas/Planta	0,65	- 0,54	- 0,01	- 0,66	0,05
Semillas/Cápsula	0,31	0,92 **	0,76 *	0,87 **	0,76 **
Peso Medio Semilla	- 0,53	0,31	0,94 **	0,91 **	0,73 **
Hojas/Planta	0,71 *	- 0,82 *	0,08	- 0,67	0,08
Nº Semillas m <sup>2</sup>	1,00 **	0,99 **	0,99 **	0,93 **	0,99 **
% Aceite	- 0,14	- 0,16	0,51	0,37	0,39
Fitomasa Total	- 0,76 *	0,47	0,95 **	0,99 **	0,59 *
Rendimiento Aceite	1,00 **	1,00 **	1,00 **	1,00 **	1,00 **
Indice Cosecha: IC	- 0,12	0,85 **	0,67	0,86 **	0,66 **
IC General	0,95 **	0,46	0,67	0,21	0,59 *
IC Aceite	- 0,12	0,83 **	0,68	0,87 **	0,67 **
IC General Aceite	0,94 **	0,44	0,68	0,48	0,60 *

\*:  $p \leq 0,05$ ; \*\*:  $\leq 0,01$ . Denominación de las variables: IC General=Rendimiento en Semilla/Fitomasa total; IC Aceite=Rendimiento en Aceite/Fitomasa lino; IC General Aceite=Rendimiento en Aceite/Fitomasa total.

La tabla VI muestra un extracto de una serie de matrices que resultaron de correlacionar entre sí un conjunto de variables seleccionadas y agrupadas según diferentes criterios. De ese conjunto se han analizado en particular los niveles de correlación entre el rendimiento en semilla y el rendimiento en aceite con el resto de las variables. Asimismo, la tabla se ha dispuesto de forma tal, que resulte facilitada la comparación entre los distintos niveles de correlación que se establecen entre dos variables, cuando se modifica el agrupamiento de los datos, según las diferentes alternativas que permite el diseño experimental. Un detalle de interés resulta del hecho que entre el rendimiento en semilla y en aceite hay una correlación total, según todos los criterios de agrupamiento ensayados, por lo que salvo en detalles menores -a nivel de la segunda cifra decimal- sus valores de "r" fueron idénticos (de hecho son idénticos en todos los casos, en cuanto a la significación estadística de la correlación). Esto nos ahorra la tabla correspondiente y su análisis particular.

Ante lo extenso que resultaría comentar en todos sus detalles la información contenida en la tabla VI, nos detendremos sólo en algunos puntos de importancia. A nivel del factorial en su conjunto (incluyendo los datos de todas las combinaciones de tratamientos: épocas x desmalezados) el rendimiento en semilla correlacionó significativamente con todas las variables salvo con la densidad, la fitomasa de las malezas, el número de cápsulas y de hojas por planta y el contenido de aceite. De estas últimas, la densidad, el número de cápsulas por planta y el contenido de aceite, tampoco correlacionaron con el rendimiento en las otras corridas, sin embargo la fitomasa de maleza lo hace en la correspondiente a la siembra temprana y el número de hojas por planta, en ambas. Los "r" más altos corresponden al número de semillas por m<sup>2</sup>, excepción hecha del rendimiento en aceite (comentada más arriba), aunque se nota una caída en Ro. El peso de las cápsulas también correlacionó fuertemente, haciéndolo con mayor significación dentro de la siembra temprana o cuando se mantuvo al cultivo libre de malezas. Otras concomitancias de interés pueden inspeccionarse en la tabla VI.

De igual manera como se procedió en el ensayo de competencia, en este también se trató de ajustar modelos de regresión lineal múltiples para explicar la variación del rendimiento en semilla y aceite. El rendimiento en semilla, puesto en función del número de semillas ( $r = 0,986$ ) y del peso medio de las semillas ( $r = 0,734$ ), alcanzó un alto coeficiente de determinación ( $R^2 = 0,986$ ). El rendimiento en aceite, en cambio, quedó explicado en términos del peso medio de las semillas y el contenido de aceite. El modelo correspondiente tuvo un coeficiente de determinación próximo a 1 ( $R^2 = 0,999$ ) y sus "r" fueron 0,992 y 0,567, para el peso medio de las semillas y el contenido de aceite respectivamente. Antes de correr este último modelo fue rechazado otro que incluía como tercera variable independiente al número de semillas, el cual, a pesar de tener un alto coeficiente de correlación para esta variable ( $r = 0,619$ ), no alcanzaba el nivel exigido en la prueba de "T" de Student. Estos hechos se explican en parte por la fuerte autocorrelación que se verificó entre las variables independientes del modelo.

#### 4.2.2.2. Análisis de la variabilidad de los componentes del rendimiento.

En esta sección se incluye un análisis de la variación entre plantas de algunos componentes del rendimiento; más concretamente del peso medio de las semillas, el número de semillas por planta y el número de cápsulas por planta.

En la tabla VII se presentan los datos de peso medio de semillas (promedios de 100 determinaciones) obtenidos en el momento de la cosecha, para cada una de las repeticiones de las distintas combinaciones de tratamientos, incluyéndose conjuntamente el desvío estándar (DE), el coeficiente de variación (CV) y el nivel de significación de la prueba de distribución de chi-cuadrada, con la que medimos el nivel de confianza con que rechazamos la hipótesis de normalidad. Las distribuciones de frecuencias de los pesos medios de las semillas de la siembra temprana resultaron normales cuando el lino creció interferido por malezas (Ro). El régimen Ra + b + c, en cambio,



parece incluir distribuciones sesgadas. En la siembra tardía la aparición de sesgos es esporádica y no responde de manera clara a los tratamientos principales.

TABLA VII

Parámetros Estadísticos y Prueba de Normalidad del Peso Medio de las Semillas (PMS)

	Desmalezado	Repetición	PMS mg	DE	CV	$\chi^2$
1 <sup>a</sup>	Ro	1	7,91	0,95	11,40	
1 <sup>a</sup>	Ro	2	7,98	1,27	20,21	
1 <sup>a</sup>	Ro	3	7,83	1,15	16,89	
1 <sup>a</sup>	Ro	4	7,97	0,83	8,44	
1 <sup>a</sup>	Ra + b + c	1	8,37	1,04	12,92	
1 <sup>a</sup>	Ra + b + c	2	8,38	1,24	18,34	* *
1 <sup>a</sup>	Ra + b + c	3	7,14	0,98	13,45	* *
1 <sup>a</sup>	Ra + b + c	4	8,43	1,26	18,83	* *
2 <sup>a</sup>	Ro	1	7,15	0,98	13,43	
2 <sup>a</sup>	Ro	2	6,52	1,31	26,32	* *
2 <sup>a</sup>	Ro	3	7,22	1,00	13,85	
2 <sup>a</sup>	Ro	4	6,95	1,18	20,03	
2 <sup>a</sup>	Ra + b + c	1	6,90	1,17	19,84	
2 <sup>a</sup>	Ra + b + c	2	7,70	1,12	16,29	
2 <sup>a</sup>	Ra + b + c	3	7,44	1,21	19,68	
2 <sup>a</sup>	Ra + b + c	4	7,17	1,32	24,30	* *

Agrupando los datos por época de siembra o por régimen de desmalezado (800 observaciones en cada caso) y por régimen de desmalezado dentro de cada época de siembra (400 observaciones), en todas las situaciones las distribuciones de frecuencias del peso medio de las semillas se apartaron de la normal ( $\chi^2 > 0,995$ ). La tabla VIII, donde se presentan las distribuciones de frecuencias del número de semillas o de cápsulas por planta, contrasta con lo anterior. Las distribuciones de frecuencias permanecen normales, en ambas épocas de siembra, para el régimen que no incluyó desmalezados (Ro). En esos casos los desvíos son menores que en Ra + b + c, pero hay que destacar que los CV son en todas las situaciones inusualmente altos (> 100%); sobre valores que resultan de promediar 80 determinaciones).

TABLA VIII

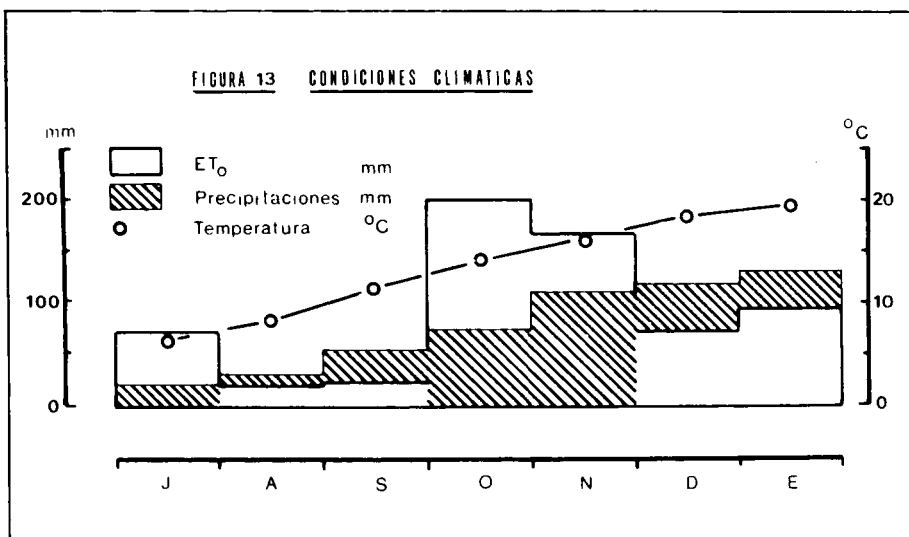
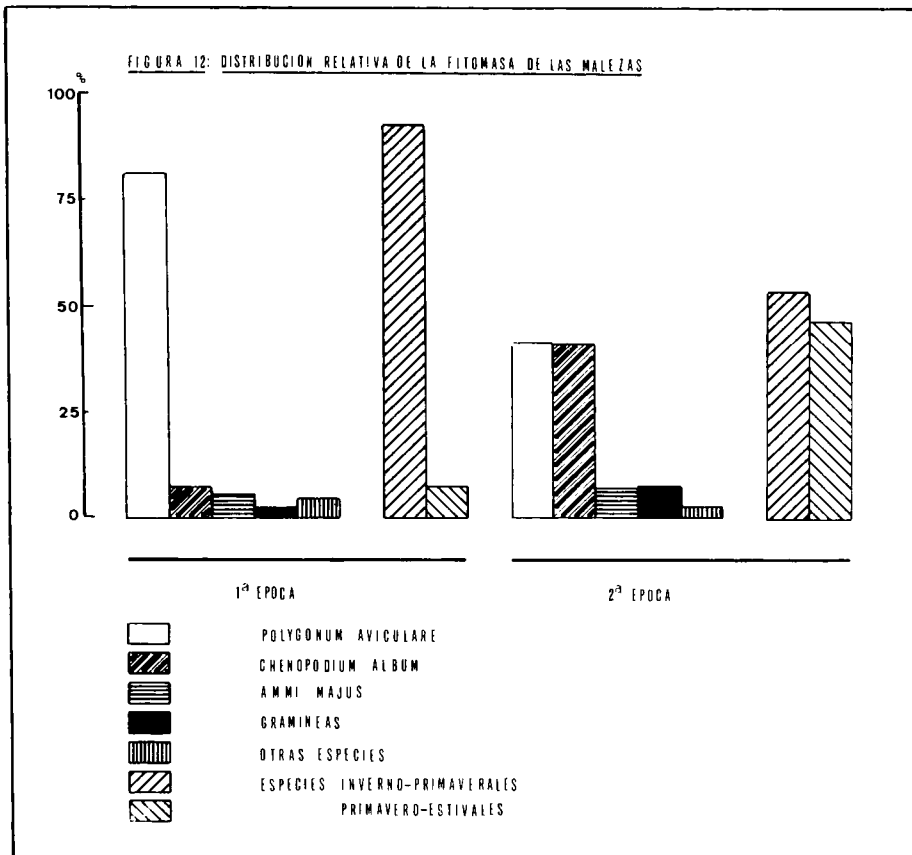
Parámetros Estadísticos y Prueba de Normalidad para el número de semillas y cápsulas por planta

Epoca	Desmalezado	Semillas/ planta	DE	$\chi^2$	Cápsulas/ planta	DE	$\chi^2$
1 <sup>a</sup>	Ro	48,06	19,43		9,69	2,66	
1 <sup>a</sup>	Ra + b + c	105,67	58,49	* *	16,42	7,48	* *
2 <sup>a</sup>	Ro	61,92	23,36		14,04	4,62	
2 <sup>a</sup>	Ra + b + c	64,72	31,40	* *	15,65	6,81	*

#### 4.2.3. Comportamiento de las malezas en la cosecha

La fitomasa aérea de las malezas (figuras 6 y 7) difirió significativamente entre épocas de siembra ( $386,9 \text{ gm}^{-2} \pm 15,7$ , en la siembra temprana y  $203,4 \text{ gm}^{-2} \pm 26,7$ , en la siembra tardía). Sin embargo reviste mayor interés comparar la distribución de los valores de importancia sobre la base de materia seca de las distintas especies integrantes de la flora acompañante. La figura 12 muestra sustanciales diferencias en este aspecto. En la primera época de siembra *Polygonum aviculare* da cuenta del 80,94 % de la fitomasa de malezas, seguido por *Chenopodium album* (7,26%) y *Ammi majus* (5,56%). Del resto de las malezas (6,24%) sólo el 1,62% corresponde a gramíneas, de las que a su vez, menos del 2% son especies con metabolismo C4. En segunda época la dominancia está más repartida. *Polygonum aviculare* y *Chenopodium album* representan el 41,69% y 41,10% respectivamente. *Ammi majus* mantiene valores porcentuales similares a los de la primera época de siembra (6,93%), mientras que las gramíneas constituyen la mayor parte del 10,28% restante (el 7,56%). *Digitaria sanguinalis*, *Setaria verticillata*, *S. geniculata*, etc., entre otras especies C4, representan ahora más del 90% de las gramíneas.

El conjunto de las especies invierno-primaverales —dentro de las que incluimos a *Polygonum aviculare*, *P. convolvulus*, *Ammi majus*, *Matricaria chamomilla*, *Sonchus oleraceus*, *Viola arvensis*, *Sinapis arvensis*, *Spergula media*, *Agropyron repens*, *Brassica campestris*, etc. son el 92,7% y el 53,4% del total de la fitomasa de malezas en la siembra temprana y tardía respectivamente. Por su parte, *Setaria viridis*, *S. geniculata*, *S. verticillata*, *Digitaria sanguinalis*, *Portulaca oleracea*, etc. especies fundamentalmente primavero-estivales, pasan del 7,8% al 46,6% de la fitomasa aérea de las malezas, al pasar de la siembra temprana a la tardía.



#### 4.2.4. Condiciones climáticas

En la figura 13 se presenta una caracterización de las condiciones climáticas prevalecientes durante este ensayo. En esta oportunidad, la marcha del balance hídrico mejoró sensiblemente al entrar en la primavera, luego de soportar un prolongado período desfavorable. Volviendo a presentarse un período con balance hídrico negativo a partir de diciembre.

### 5. DISCUSION

#### 5.1. Evaluación conjunta de los ensayos de competencia y crecimiento

Las tablas IX y X resumen aspectos salientes de los ensayos de competencia (sección 4.1) y crecimiento (sección 4.2), a partir de cuyo análisis se puede intentar una valoración crítica de los resultados obtenidos.

En ambos ensayos el lino condujo el conjunto de los procesos de producción de una manera tal que los rendimientos que alcanzó, en la cosecha, quedaron fuertemente influenciados por la época de siembra (tablas II, V, IX y X). Además, mientras que la fitomasa total en las parcelas continuamente enmalecidas (Ro) fue significativamente superior en la siembra temprana -en los dos ensayos-, los índices de cosecha general (rendimiento de lino/fitomasa total) resultaron prácticamente iguales. Para la misma situación, el porcentaje de fitomasa de lino respecto de la fitomasa total permaneció constante en el ensayo de competencia, mientras que en el de crecimiento, fue superior en la siembra tardía debido particularmente a la fuerte caída que experimenta la fitomasa de malezas y, consecuentemente, la fitomasa total (figura 7). A su vez, el lino que creció libre de malezas logró producir una cantidad de fitomasa que representó el 74,6% y el 68,4%, en la siembra temprana y tardía respectivamente, de la fitomasa total producida en los tratamientos continuamente enmalecidos del ensayo de competencia. Esos mismos porcentajes para el ensayo de crecimiento resultaron ser el 83,6% y el 57,9% en cada caso. En los dos ensayos si bien el rendimiento en semilla fue superior en primera época de siembra, para ambos regímenes de desmalezado, la diferencia relativa entre épocas de siembra (tablas IX y X) fue, en Ro, aproximadamente la mitad de la hallada en Ra + b + c.

TABLA IX  
Resumen del Comportamiento del Ensayo de Competencia

	Épocas de Siembra y Diferencia Relativas					
	Ra + b + c			Ro		
	1 <sup>a</sup>	2 <sup>a</sup>	%	1 <sup>a</sup>	2 <sup>a</sup>	%
Fitomasa total	761,6	557,5	26,7	1020,0	803,2	21,2
% Fitomasa de Lino	100,0	100,0	0,0	48,14	48,84	1,5
Índice de Cosecha General	27,44	22,38	16,8	10,48	10,58	1,0
Índice de Cosecha	27,44	22,38	16,8	22,35	21,33	5,6
Rendimiento en Semilla	208,2	126,3	39,3	106,3	85,1	19,9

**TABLA X**  
**Resumen del Comportamiento del Ensayo de Crecimiento**

	Épocas de Siembra y Diferencias Relativas					
	Ra + b + c			Ro		
	1 <sup>a</sup>	2 <sup>a</sup>	%	1 <sup>a</sup>	2 <sup>a</sup>	%
Fitomasa Total	727,9	364,3	49,9	870,2	629,5	27,66
% Fitomasa de Lino	100,0	100,0	0,0	55,54	67,68	17,94
Índice de Cosecha General	33,92	28,35	16,4	19,00	18,86	0,01
Índice de Cosecha	33,92	28,35	16,4	34,29	27,95	18,49
Rendimiento en Semilla	245,0	104,8	57,2	165,3	118,7	28,22

Finalmente, en la medida que en el ensayo de competencia el lino creció libre de la interferencia de las malezas, el índice de cosecha resultó significativamente afectado por la época de siembra ( $p \leq 0,05$ ). En Ro por el contrario, no se presentaron diferencias de tal magnitud y los valores de índice de cosecha obtenidos no se apartan significativamente del menor de los hallados en Ra + b + c. En el ensayo de crecimiento, sin embargo, el índice de cosecha respondió de la misma manera a la fecha de siembra bajo los dos regímenes de desmalezado. Lo anterior es un claro indicio de que en lino, el mecanismo de partición de asimilatos -evaluado mediante el índice de cosecha- es susceptible de ser afectado por la época de siembra, comportamiento este que puede, bajo ciertas circunstancias, quedar totalmente enmascarado cuando operan sobre el cultivo procesos de interferencia.

De alguna manera las principales diferencias entre los dos ensayos pueden explicarse comparando las curvas de fitomasa de malezas de las figuras 6 y 7, con las de la figura 2. En tanto que en el ensayo de crecimiento se observa una fuerte reducción de la fitomasa de malezas al final del ciclo del cultivo tardío, acompañada por un crecimiento sostenido de la fitomasa de lino interferido, en el ensayo de competencia no tuvo lugar una disminución equivalente de la fitomasa de las malezas, ya sea porque la flora invierno-primaveral continuó creciendo activamente hasta la cosecha del lino, o bien, porque habiéndose operado una transición florística hacia una flora primavero-estival, esta última encontró condiciones propicias para un rápido crecimiento inicial. En cualquier circunstancia, el mayor crecimiento de las malezas respecto del cultivo representa una demanda acentuada de recursos, lo que se traduce en una mayor presión de interferencia sobre el lino. Una evidencia en este sentido la aporta la figura 8 al ilustrar cómo cuando los índices de crecimiento de las malezas e inclusive los del lino puro se hacen nulos o negativos, en el período que va desde el fin de la floración hasta la madurez, los correspondientes a la curva de fitomasa de lino interferido se mantienen por encima de cero.

En definitiva, diferencias en las condiciones climáticas (4.1.6 y 4.2.4.), en la composición de la flora acompañante, en la historia cultural del suelo, u otras —asociadas o no con la época de siembra— pueden ser consideradas como factores desencadenantes de las variaciones encontradas. No obstante lo cual, en líneas generales para nuestros fines, ambos ensayos resultan perfectamente comparables, más aún si tenemos en cuenta que las diferencias puestas de manifiesto a nivel de los efectos de la competencia se corresponden con diferencias a nivel de las causas que las promueven.

## 5.2. Hipótesis Estructural del Sistema de Competencia

Ya en la introducción (sección 1.1) planteábamos la necesidad de contar con una “hipótesis estructural” para abordar el estudio del funcionamiento de sistemas tan complejos como el representado por un cultivo enmalecido. Ahora nos ocuparemos específicamente de esa cuestión.

La información analizada en la sección 5.1 nos muestra que al variar la fecha de siembra del cultivo, las diferencias cuali-cuantitativas que acusa la composición florística de las malezas (tabla I y figura 12) se hallan asociadas a un efecto de interferencia sobre el lino que difiere en cada caso. Estos hechos nos enfrentan a un sistema de competencia dinámico, en el que la interacción entre las variaciones en el comportamiento del lino y/o en la estructura de la flora acompañante, promueven aparentemente, diferencias en la forma en que se ejerce la acción de interferencia de las malezas sobre el cultivo. De allí que el sistema de competencia con que se ha trabajado puede ser concebido, en términos estructurales, como la asociación entre un “elemento susceptible”, pasible de ser interferido —el lino— y un “elemento agresor” —las malezas— con capacidad de interferencia. Sobre esta “estructura hipotética” cabe esperar que cualquier variación que ocurra en el comportamiento del lino se traduzca en una alteración a nivel del sistema de interferencia, sólo en la medida en que afecte su susceptibilidad a ser interferido, es decir, su respuesta a la presión de interferencia. A su vez, todo cambio cuali-cuantitativo en los valores de importancia en las especies de la flora acompañante que modifique la agresividad del conjunto —el nivel de demandas de recursos, fundamentalmente— puede ser tenido como un factor de variación a nivel de los distintos procesos de interferencia que operan en el sistema.

### 5.2.1. *Comportamiento del elemento susceptible*

Un indicio de que la susceptibilidad del lino varía, al menos cualitativamente, cuando varían las condiciones del cultivo, lo da el hecho de que dentro del ensayo de competencia en la siembra temprana, el efecto depresor provocado por la presencia de malezas se encuentra asociado a una sensible reducción del índice de cosecha (tabla X). Esto señala que la acción de interferencia alteró la partición de materia seca entre las estructuras vegetativas

y reproductivas del cultivo. La depresión que acusa el índice de cosecha estuvo dada fundamentalmente por una fuerte reducción del número de semillas por unidad de superficie (tabla II y figuras 3 y 4), efecto que no se manifestó con la misma magnitud en la siembra tardía. Este mismo atributo —el índice de cosecha— permanece constante en ambas épocas de siembra, para cada nivel de desmalezado, dentro del ensayo de crecimiento (tabla X), lo que constituye un contraejemplo de lo anterior por mostrar, en este caso, una susceptibilidad cualitativamente invariante. En términos cuantitativos la variación de la susceptibilidad del lino se pone claramente de manifiesto cuando, por ejemplo, la fitomasa aérea del cultivo enmalecido es menor a la del cultivo puro (tablas II, IX y X).

Fuera de lo anterior, el hecho de que en el ensayo de competencia y para ambas épocas de siembra, el cultivo haya logrado establecer un mismo porcentaje de la fitomasa aérea total en Ro (tabla IX), muestra que la proporción relativa de los elementos del sistema de interferencia permaneció estable. Nuevamente el ensayo de crecimiento ofrece un contraejemplo para la misma situación ya que el porcentaje de fitomasa de lino en la siembra tardía fue mayor que en la temprana (tabla X). En este caso la relación entre los elementos del sistema de interferencia sería inestable. Nuevamente la explicación a estas diferencias en el comportamiento de los dos ensayos habría que buscarlas en sus relaciones con las condiciones climáticas; edáficas, culturales, etc. En principio nosotros carecemos de una interpretación fundada en relación a estos hechos.

Este contrapunto entre los dos componentes de la variación de la susceptibilidad del lino —la variación cualitativa y la variación cuantitativa— a la acción de la interferencia de las malezas y las diferencias en las proporciones de los elementos del sistema de competencia, están seguramente en la base de cualquier explicación que se intente sobre por qué los mismos regímenes de desmalezado, promueven efectos de interferencia significativos en una época de siembra y no en otra, o bien, en ambas épocas cuando se los mide sobre algunos caracteres y no sobre otros (tablas II, IV y V).

Un último comentario sobre este punto en relación al ensayo de crecimiento. Dentro de la siembra tardía es notable que tanto el cultivo interferido como el no interferido llegan a cosecha con valores similares de fitomasa aérea, rendimiento, índice de cosecha, número de semillas, etc. (tablas IV y X). Lo interesante sin embargo radica en que difieren en el curso de su desarrollo en forma manifiesta, a partir del comienzo de la floración. El cultivo interferido se ve raleado comparado con el que crece libre de malezas al experimentar el efecto depresivo que le ocasionan las malezas, mientras se halla produciendo flores. Sin embargo, a partir del fin de la floración, mientras la fitomasa del lino interferido continúa aumentando a un ritmo lento pero sostenido hasta la madurez amarilla, el cultivo libre de malezas experimenta una pérdida de materia seca que lo lleva a niveles equivalentes a los del lino interferido, en términos de rendimiento biológico, rendimiento económico e índice de cosecha (60). No haber discriminado entre las dos curvas de crecimiento, que a la postre desembocan en un mismo punto final, hubiese significado ignorar el modo a través del cual operó la interferencia

sobre el cultivo y, a su vez, cómo este último logró compensar los efectos depresivos atribuibles a la acción competitiva.

### 5.2.2. *Comportamiento del elemento agresor*

En lo que concierne a la flora acompañante, su agresividad dentro de cada período de desarrollo del cultivo, puede relacionarse con i) su fitomasa aérea al comienzo del período en el que se ejercerá la acción de las malezas sobre el cultivo; ii) la duración del período durante el cual el cultivo se halla enmalecido; iii) el ritmo de crecimiento de las malezas; y iv) la naturaleza de los mecanismos competitivos puestos en juego. Todo esto está indudablemente vinculado con la estructura de la comunidad de las malezas y las condiciones ambientales imperantes en cada momento.

Obviamente la cantidad de malezas que llega al comienzo de un período de interferencia depende de la historia previa del sistema, en tanto que la duración de dicho período dependerá de lo que hagamos con posterioridad, y cuándo, para evitar la competencia. De aquí que entre los factores que regulan la agresividad de las malezas, los que gobiernan su ritmo de crecimiento y la estrategia competitiva, revisten el mayor interés.

En este orden de cosas la figura 3 muestra que el comportamiento relativo del cultivo de lino estuvo más afectado en la siembra tardía que en la temprana -salvo en el número de semillas- cuando fue sometido a interferencia dentro de un único período de desarrollo. En estos casos ( $R_a + b$ ,  $R_b + c$  y  $R_a + c$ ), para los que la fitomasa de las malezas al comienzo del período de interferencia se encuentra en un mismo nivel de partida, los ritmos de crecimiento relativo medios de las malezas fueron mayores en la siembra tardía (figura 2). Estos resultados -para el ensayo de competencia- sugieren que la mayor agresividad de las malezas establecidas en cada período de interferencia en la segunda época de siembra, debe relacionarse con una flora mejor adaptada a las condiciones ambientales imperantes. Una situación similar se presenta en el ensayo de crecimiento salvo en el último período de desarrollo del lino -desde fin de floración en adelante-, donde diferentes expresiones del ritmo de crecimiento de las malezas ( $\bar{R}$  y  $\bar{C}$ ) las muestran en franca declinación (figura 8).

En cuanto a la estrategia competitiva es esperable que la agresividad de las malezas se exprese con diferencias de grado (cuantitativas) y de calidad (cualitativas) en la medida que la superposición de requerimientos -superposición de nichos- tenga lugar sobre distintas fases de desarrollo del lino. Para el caso, cuando en la siembra tardía el cultivo se ve interferido durante el período comprendido entre fin de floración y madurez ( $R_a + b$  figuras 3 y 4), a pesar de su menor duración relativa respecto del de la siembra temprana, se produce una importante reducción de la fitomasa del lino, tanto en términos absolutos como relativos. Esto indica una superposición de los procesos de crecimiento reproductivo y vegetativo hacia el final del ciclo de cultivo, los que aparecen compitiendo intensamente entre sí por el destino de los fotosintatos, lo que junto a la menor duración del período de "llenado de



las semillas", condiciona un menor peso medio de éstas (tabla II). Lo anterior es un argumento más en apoyo de la hipótesis enunciada, sobre la variación de la susceptibilidad del lino en términos cualitativos, pero está indudablemente asociado a una agresividad también cualitativamente distinta de las malezas.

Como se dijo más arriba, las diferencias cualitativas o cuantitativas en el modo de expresarse la agresividad de las malezas, están necesariamente relacionadas con la estructura de la comunidad y con la evolución de las condiciones ambientales bajo las que se desarrolla. En este sentido la tabla I y la figura 12 nos revelan, ya sea en términos de abundancia numérica o de fitomasa aérea, que la distribución de los valores de importancia de las especies que integran la flora acompañante experimenta cambios notorios, en ambos ensayos, al desplazarse la época de siembra. Los distintos puntos de partida -distintas fechas de siembra- condicionan un proceso microsucesional que permite el establecimiento de comunidades diferentes. En la siembra temprana se logra el establecimiento de una comunidad dominada por elementos invierno-primaverales, mientras que en la segunda época de siembra en cambio, disminuye el predominio de esos elementos y aumenta la variedad o riqueza florística, de forma tal que arribamos a la cosecha del lino con una comunidad de malezas que es el resultado de una mezcla o transición entre dos floras estacionales sucesivas: la invierno-primaveral y la primavera-vero-estival. Si como lo señala Whittaker (250) una sucesión es una ecoclina en el tiempo, entonces parece razonable encontrar "ecotonos" sucesionales o transiciones florísticas, inclusive a nivel de las microsucesiones que nos ocupan. El grado de reemplazo florístico que tiene lugar durante la transición está regulado por la duración del período sobre el que prevalecen condiciones climáticas favorables para el desarrollo de la flora invierno-primaveral y del nivel de recursos disponibles. Esto a su vez condicionará el momento a partir del cual se instalará en el terreno la flora estacional de reemplazo y su ritmo de crecimiento inicial. Este último puede estar vinculado al nivel de recursos remanentes en la medida que algún factor, de regeneración lenta, se torne en limitante del crecimiento de las malezas.

Como consecuencia de lo expuesto es esperable que el elemento interferido -el lino- independientemente de las variaciones que pueda experimentar por sí en cuanto a su susceptibilidad, se encontrará creciendo frente a un elemento agresor que le superpondrá distintos niveles de demanda por recursos del medio, generando de esa manera un efecto de interferencia diferente que dependerá de los factores que controlan, en cada momento, el ritmo de crecimiento de las malezas o el grado de transición florística.

### 5.3. Análisis Causal de la Interferencia

#### 5.3.1. Efectos sobre el rendimiento en semillas y sus componentes

En las secciones 4.1.3. y 4.2.2.1. se vio que el rendimiento en semilla admite ser representado mediante modelos lineales cuyas variables independientes son el número de semillas por unidad de superficie y el peso medio de las

semillas. Esta última, dentro de cada época de siembra y en los dos ensayos, resultó ser una propiedad altamente "conservativa" (102) por lo que su participación como variable independiente en los modelos de regresión, da cuenta de la variación de rendimiento que se produce frente a las distintas épocas de siembra. La constancia en el peso medio de las semillas no es un hecho nuevo en plantas con crecimiento determinado (78, 112) pero nosotros no hemos encontrado antecedentes en la literatura que refieran su estabilidad frente a distintos regímenes de desmalezado. Este resultado refuerza la importancia del número de semillas en la determinación del rendimiento (tablas III y VI), frente a las variaciones que experimenta este último como respuesta a distintas presiones de interferencia, especialmente dentro de la primera época de siembra. En la siembra tardía, sin embargo, las variaciones en el número de semillas no alcanzaron para producir diferencias significativas en el rendimiento del lino dentro del ensayo de competencia (tablas II y III), en tanto que para el ensayo de crecimiento, ninguna de las dos variables registra diferencias significativas debidas a los regímenes de desmalezado (tabla V).

En cuanto al resto de los componentes del rendimiento, los mismos han recibido un tratamiento más pormenorizado dentro del ensayo de crecimiento, por lo que la discusión que hacemos a continuación está referida a los datos presentados en la sección 4.2. En principio debemos recordar que en la siembra temprana el cultivo logró establecer -en la cosecha- un plantel significativamente más denso que en la siembra tardía (tabla IV). Este hecho, salvo la anomalía comentada en 4.2.1. en relación a la determinación de la densidad en el momento de ramificación en la primera época (figura 9), es consistente con una mayor densidad a favor de la siembra temprana a lo largo de todo el ciclo del cultivo. Al no registrarse diferencias importantes en la tendencia de las curvas de supervivencia en los plantes de ambas épocas de siembra (figura 9 y 10) las diferencias en densidad serían atribuibles a un comportamiento distinto durante las etapas de germinación y establecimiento. Como consecuencia de una menor densidad (92) y mayores niveles de radiación incidente, temperatura y fotoperíodo más largo (67, 164, 165, 167), las plantas provenientes de las parcelas de siembra tardía ramificaron más profusamente que las provenientes de parcelas de siembra temprana. A pesar de esto último el número de cápsulas por planta permaneció constante (tablas IV y V). De esta manera el mayor número de plantas por unidad de superficie junto al mayor número de semillas por cápsulas (tabla IV) son los responsables del mayor número de semillas por unidad de área de terreno en la segunda época de siembra (tabla V). En cambio, dentro de la siembra temprana, las diferencias a favor de  $Ra + b + c$  en el número de semillas por unidad de superficie resultan de un efecto aditivo entre la densidad, el número de cápsulas por planta y el número de semillas por cápsula, ya que ninguna de estas variables difieren significativamente entre ambos regímenes de desmalezado (tablas IV y V). De todas formas para la primera época de siembra hay que reconocer que el cultivo interferido ramificó significativamente menos que el que creció libre de malezas, lo que si no se tradujo en diferencias significativas en el número de cápsulas por planta fue, en gran

medida, debido a los altos coeficientes de variación de este último atributo (tablas IV y V).

Dentro del análisis de la interferencia y a nivel de los efectos que ésta promueve sobre el rendimiento, hemos incluido la determinación del número de hojas por planta en razón de que Bazzaz y Harper (18) encontraron que en lino este parámetro correlacionaba más fuertemente que el área foliar, con el número de semillas por planta. En nuestro caso -siempre dentro del ensayo de crecimiento- este atributo correlacionó significativamente con el rendimiento en semilla dentro de la siembra temprana y en forma negativa dentro de la tardía (tabla VI). Es impotente hacer notar que el cambio de signo de la correlación entre el número de hojas por planta y el rendimiento que se registra al pasar de una a otra época de siembra, tiene lugar aún cuando el número de hojas por planta no difirió significativamente entre ninguna combinación de tratamientos (tabla IV). De lo anterior se pueden desprender dos consecuencias inmediatas. En primer término, en relación con el coeficiente de correlación negativo encontrado en la segunda época de siembra, el mismo sería indicativo de un proceso de competencia interna entre crecimiento vegetativo y reproductivo, propios de plantas que encaran su etapa de "llenado" de los órganos de cosecha -cuando como en nuestro caso son de origen reproductivo- sin haber completado su desarrollo vegetativo. En segundo lugar, el hecho de que para la siembra temprana la fitomasa de lino por planta en el cultivo interferido sea menor que la de los planteles libres de maleza (figura 9), a pesar de tener el mismo número de hojas por planta, sería consecuencia -en mayor medida de un ritmo de asimilación neta reducido por efecto de un clima lumínico empobrecido dentro del canopeo del cultivo, o de un menor área foliar por planta resultante de una mayor superficie promedio de los limbos foliares y no, en cambio, de una limitación en el proceso de diferenciación de yemas foliares.

En otro orden de cosas y ahora en relación con el ensayo de competencia, ya vimos (en 5.2.2.) cómo, salvo en el número de semillas por unidad de superficie, el efecto depresivo ocasionado por la interferencia de las malezas durante un único período de desarrollo del cultivo, era proporcionalmente mayor en la siembra tardía que en la temprana (figura 3). Ahora bien, cuando la interferencia sobre el cultivo abarca más de un período de su desarrollo, la presencia de una flora acompañante decadente -la invierno-primaveral, durante el período "b" en la siembra tardía (figuras 3 y 4)- puede representar una protección para el cultivo, contra el establecimiento de una flora de reemplazo mejor adaptada y consecuentemente más agresiva (figura 4). Por lo tanto, el cuadro de comparación anterior cambia radicalmente al analizarse el efecto depresivo ocasionado por la interferencia de las malezas, a lo largo de más de un período de desarrollo del lino -consecutivos o no-. En tales casos (Ra, Rb, Rc) vemos que, en ambas épocas se genera una reducción relativa similar en el comportamiento del cultivo al disponer la acción competitiva desde la siembra y hasta el fin de la floración, o bien, las pérdidas relativas correspondientes a la siembra temprana son mayores que en la tardía (figura 3).

En términos absolutos, finalmente, en ambos ensayos la depresión causada por la presencia de malezas durante todo el ciclo del cultivo (Ro), es más acentuada cuando las condiciones ambientales son más propicias para el desarrollo del mismo, vale decir, dentro de la primera época de siembra. Esto debe interpretarse como el resultado de una fuerte modificación en el comportamiento del sistema de interferencia al variar las condiciones ambientales imperantes (figura 5 y 13) durante el desarrollo del cultivo. Tales variaciones pueden provocar cambios en la susceptibilidad del lino y/o en la agresividad de las malezas. Como veremos más adelante (5.4.) ambos tipo de cambio configuran alternativas de explicación plausibles, al interpretar el fenómeno analizado.

### 5.3.2. *Efectos sobre el contenido y composición del aceite*

De un modo similar a lo registrado por Alessi y Power (3), en nuestro caso observamos que las diferencias en el contenido porcentual de aceite que podían atribuirse, dentro de cada época de siembra y en ambos ensayos, a los efectos de la interferencia, no resultaron significativos. De esta manera el porcentaje de aceite y el peso medio de las semillas resultaron ser las propiedades más conservativas dentro del conjunto de los componentes del rendimiento analizados. Sin embargo las diferencias en el contenido de aceite entre épocas de siembra son notorias, lo que justifica su inclusión como parámetro que explica parte de la variación que registra el rendimiento en aceite (4.1.4. y 4.2.2.1.).

Ahora bien, frente al hecho de no haberse registrado variaciones en el contenido de aceite de las semillas, en respuesta a los diferentes regímenes de desmalezado pero sí entre épocas de siembra, creímos de interés analizar si habían tenido lugar variaciones a nivel de la composición relativa de las distintas especies de ácidos grasos. En otros trabajos ha sido referido que el índice de yodo podía aumentar al disminuir la densidad de los cultivos (3), o decrecer -al igual que el contenido de aceite- al aumentar la fertilidad del suelo (63). En este aspecto nuestros resultados no muestran diferencias debidas a la distinta presión de interferencia de las malezas, encontrándose solamente una variación en la proporción de algunos de los componentes, promovida como respuesta al desplazamiento de la época de siembra del cultivo. Tales variaciones consistieron en un aumento en la participación porcentual de ácidos saturados -palmítico y esteárico- y una disminución en la del linoleico, al pasar de la siembra temprana a la tardía. Estos cambios son atribuibles a mecanismos enzimáticos regulados por la temperatura, que actúan a nivel de la elongación y la desaturación. Por lo general los organismos que habitan en zonas frías o que crecen durante períodos fríos, son más ricos en ácidos grasos insaturados (Barasi y Moreno, comunicaciones personales; investigadores pertenecientes respectivamente al Centro de Investigaciones de Tecnología Pesquera y al Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero).

### 5.3.3. Efectos sobre la Variación entre Plantas

Los trabajos de Hozumi, Koyama y Kira (116), Koyama y Kira (131) y Obeid Machin y Harper (177), como así también la revisión de Black (29), advierten sobre los riesgos de suponer satisfecha la condición de normalidad en la distribución de las frecuencias de cualquier atributo, empleado para describir algún fenómeno biológico (véase también 15 y 40). Además, esos mismos trabajos demuestran que los sesgos que aparecen en las distribuciones normales, capaces de transformarlas en lognormales o hiperlognormales (177), son concretamente el resultado de la competencia intraespecífica que se manifiesta en planteles monofíticos. Simultáneamente, como se adelantó en 2.2.2., Mead (160) refiere que algunos autores han empleado el coeficiente de variación como prueba de la existencia de competencia.

Ya en nuestro primer ensayo (4.1.3.) notamos que los coeficientes de variación de distintos parámetros del cultivo, eran mayores en los regímenes enmalecidos que en los continuamente enmalezados; como así también, eran menores en la siembra temprana comparados con los de la tardía. No obstante un estudio específico de la cuestión recién se incluyó en el segundo ensayo, tratando de comprobar en qué medida se observaban distribuciones no-normales. Como se vio en 4.2.2.2, incluso a nivel de algunas repeticiones, pudo encontrarse que las distribuciones de frecuencias del peso individual de las semillas se apartaba de la normalidad (tabla VII), situación que se reiteraba en todos los casos al agrupar los datos según los tratamientos principales. Además, al considerar el número de cápsulas o el de semillas por planta, vemos que las distribuciones no normales aparecen ligadas al régimen  $Ra + b + c$  en ambas épocas de siembra (tabla VIII). En este caso es interesante señalar que a pesar de los altos valores en el coeficiente de variación, el desvío de la normalidad está asociado a planteles que experimentan solamente competencia intraespecífica.

Las relaciones entre la aparición de sesgos y los valores de los coeficientes de variación quedan pendientes de mayores evidencias. De cualquier manera debemos recordar que tales concomitancias tienen sustento estadístico y no exclusivamente biológico (74, 130).

Los resultados discutidos en esta sección confirman el adelanto que hicieramos en el sentido de que suponer satisfecha la condición de normalidad es -al menos- una presunción infundada. Por último, si lo que se persigue es conocer en su intimidad el efecto del balance entre la competencia intra- e interespecífica sobre los cultivos enmalecidos, debe necesariamente incluirse el estudio de la variación de los caracteres que empleamos para evaluar el efecto de la acción competitiva.

### 5.4. Consideraciones Finales

Antes de enumerar las conclusiones hemos creído oportuno volver sobre nuestros pasos para evaluar los alcances y perspectivas que resultan de adoptar la hipótesis estructural que hemos propuesto, como forma de concebir la organización de sistemas de competencia constituidos por cultivos y malezas

y, a su vez, reconocer un proceso de naturaleza sucesional en el curso del desarrollo de la comunidad integrada por la flora acompañante.

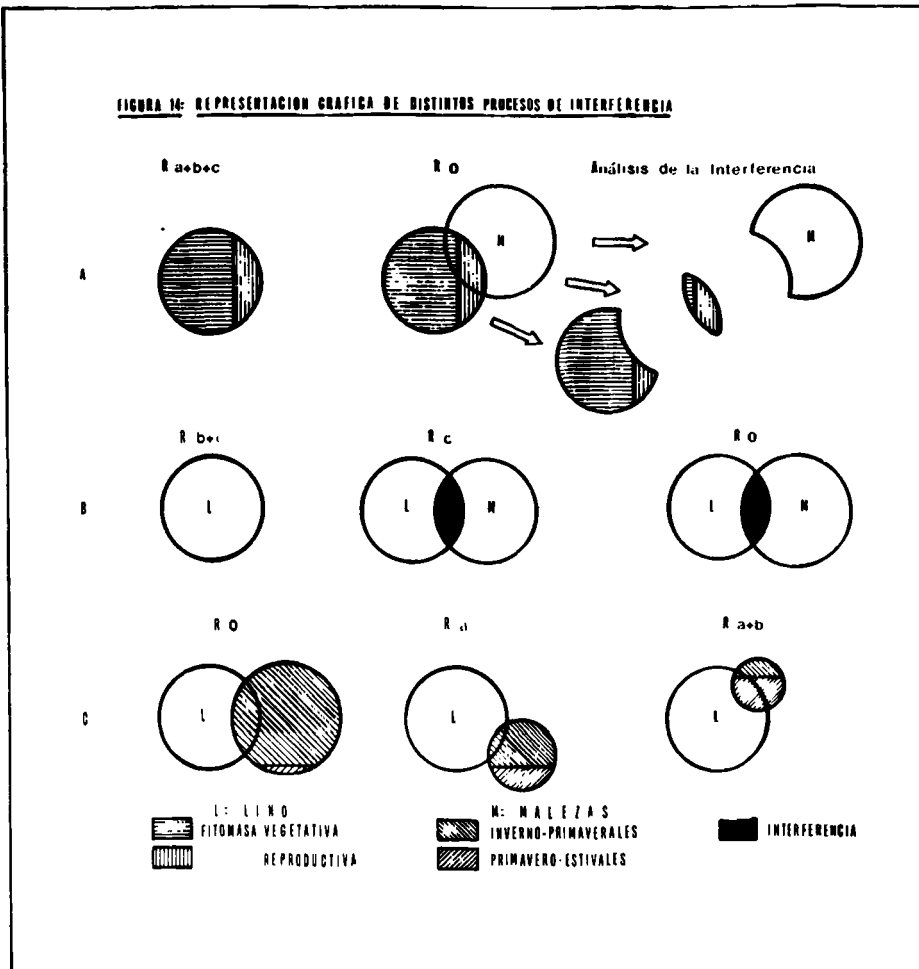
En nuestra hipótesis el sistema de competencia queda representado por la interacción que se establece entre los elementos del par "susceptible/agresor". En ese sistema la depresión que experimenta el cultivo por efecto de la competencia de las malezas, es una medida del grado de superposición de sus respectivos hipervolúmenes de nicho. Además, cualquier expresión que resulte proporcional al nivel de demanda por recursos (fitomasa, por ejemplo), puede ser considerada como una alternativa para dimensionar el nicho realizado por cada elemento del par de interacción. Si estas ideas configuran un marco de referencia apropiado nos debieran permitir elaborar interpretaciones causales sobre los fenómenos que hemos estado considerando. Lo que sigue, en tal sentido, puede ser tomado como una prueba de hipótesis.

En un primer ejemplo, si quisiéramos explicar el modo con que opera la acción de interferencia en la primera época de siembra del ensayo de competencia, cuando el cultivo se encuentra enmalecido durante todo su ciclo (Ro), podríamos recurrir a una representación esquemática como la que aparece en la figura 14 - A.

Como se recordará (sección 5.1. y tabla IX), las malezas provocaron una disminución de aproximadamente el 36% de la fitomasa aérea del lino y una reducción de 5 puntos en el índice de cosecha, con lo que el rendimiento en semilla pasaba de 208,2 a 106,3 gm<sup>-2</sup>. En Ra + b + c el lino tiene una fitomasa de 761,6 gm<sup>-2</sup> y un índice de cosecha de 27,44%. En Ro la fitomasa del lino es 491,0 gm<sup>-2</sup> -aproximadamente igual a la de las malezas- y un índice de cosecha de 22,35%, lo que explica que en el rendimiento se observe una merma cercana al 100%. Los diagramas empleados en la figura 14 - A muestra cómo puede representarse un efecto semejante cuando la presión de interferencia determina un impacto más notorio sobre los órganos de cosecha que sobre el resto del cultivo.

Otro caso que puede ser evaluado a la luz de estas ideas está relacionado con el análisis de interferencia que presentamos en la figura 4. Para ese ensayo, en la siembra temprana, el curso del proceso de interferencia sobre la fitomasa de lino -en la serie progresiva- está esquematizado en la figura 14 - B. En este ejemplo, períodos crecientes de interferencia provocados por una flora eminentemente invierno-primaveral, actuando sobre el cultivo desde la siembra hasta la floración (Rc), termina por generar un efecto depresivo similar al que produce el régimen continuamente enmalecido Ro. Al comienzo -durante las primeras etapas del crecimiento del cultivo- la susceptibilidad se manifiesta directamente proporcional a la duración del período de interferencia, lo que ocurre mientras se produce una demanda significativamente creciente por recursos por parte del elemento agresor (aumento de la fitomasa de las malezas). Al final del ciclo del cultivo, su susceptibilidad permanece cuantitativamente invariante, por lo que la intersección con que representamos la magnitud de la interferencia o grado de superposición de nichos, en Ro, no difiere sustancialmente de la que tiene lugar en Rc. En la serie regresiva de la siembra tardía, en cambio, el curso del proceso de interferencia plantea, para su interpretación, la necesidad de recurrir a una

FIGURA 14: REPRESENTACION GRAFICA DE DISTINTOS PROCESOS DE INTERFERENCIA



representación del fenómeno como la que aparece en los diagramas de la figura 14 - C. En esta serie la mayor presión de interferencia también se produjo en Ro, como es obvio, al estar el cultivo interferido durante todo su ciclo. En Ra se produce la menor presión de interferencia a pesar de haberse acumulado una mayor cantidad de fitomasa de malezas que en Ra + b, al final del período de interferencia (figura 2). La explicación de esto radica en que, por un lado está teniendo lugar una fuerte competencia entre elementos de la flora acompañante correspondientes a estaciones diferentes. Esta pérdida de agresividad debida a la competencia interna entre distintas poblaciones de malezas es manifiesta debido a que la flora inverno-primaveral se estableció tardíamente, muy cerca del momento en que tuvo lugar la transición florística. Por otra parte, en Ra + b, a pesar de la pequeña fitomasa aérea producida, el cultivo manifiesta un mayor efecto de interferencia que en Ra porque la flora correspondiente incluye más elementos primavera-estivales, los que ante la falta de cobertura de especies inverno-primaverales y

bajo las condiciones ambientales prevalecientes, logran un efectivo establecimiento y un rápido crecimiento inicial. De esta forma la microsucesión asiste a un reemplazo florístico el que, particularmente en Ra, ocurre como resultado de una fuerte competencia entre elementos propios de dos estaciones sucesivas, con lo que el cultivo, que en ese momento se encuentra en plena ramificación y elongación caulinar, se ve liberado de una parte importante de la presión de interferencia. Sólo una flora perfectamente adaptada a las condiciones climáticas imperantes al final del ciclo del cultivo (figura 5), como la que se establece dentro del régimen Ra + b, podrá generar un impacto notorio de interferencia sobre el lino, lo que parece estar asociado a una mayor eficiencia en la economía del agua del elemento agresor, propia de una flora que incluye plantas con metabolismo C 4.

Seguramente el desarrollo futuro de estas ideas debiera orientarse hacia la exploración de las posibles alternativas que se ofrecen para la formulación cuantitativa de las mismas, o en el sentido de evaluar su capacidad predictiva. Aquí nosotros sólo las empleamos como una herramienta de análisis aplicada al estudio del proceso de interferencia entre malezas y cultivo.

## 6. CONCLUSIONES

Habiéndose concebido al sistema de competencia formado por el cultivo de lino y sus malezas como la interacción entre un elemento susceptible -pasible de ser interferido- y un elemento agresor -con capacidad para interferir- hemos particionado las conclusiones en: i) las referidas al comportamiento del proceso de interferencia; ii) las referidas al comportamiento del cultivo; iii) las referidas al comportamiento de las malezas; y iv) las referidas al alcance y perspectivas del enfoque adoptado en este trabajo para el estudio de la competencia entre malezas y cultivos.

### 6.1. Comportamiento del Proceso de Interferencia

- 1ª El cultivo de lino, como elemento susceptible de ser interferido, tiene un comportamiento variable que depende en gran medida de la época en que se lo siembre. Desde el punto de vista agronómico las variaciones que experimenta en su susceptibilidad quedan convenientemente agrupadas en dos componentes distintos: i) una susceptibilidad cuantitativa, que se mide en términos del impacto absoluto del efecto de la competencia sobre la fitomasa del cultivo; y ii) una susceptibilidad cualitativa, que se expresa a través de una alteración en el porcentaje de materia seca destinada a la producción de semillas -u otro órgano de cosecha- debida al efecto de interferencia.
- 2ª Las malezas, como integrantes del elemento agresor, manifiestan una distinta capacidad de interferir según alguna combinación de las circuns-



tancias que se mencionan: i) el período sobre el que se aplica la presión de interferencia; ii) la duración del período de interferencia; iii) el ritmo de utilización de recursos; iv) la fitomasa inicial al comienzo del período de interferencia; y v) la composición específica de la comunidad. Todas estas características dependen fuertemente de la época de siembra y de la evolución de las condiciones ambientales.

- 3<sup>a</sup> El proceso de interferencia, como resultado de la interacción de un elemento susceptible y un elemento agresor capaces de manifestar -independientemente- variaciones cuali- y/o cuantitativas en su comportamiento, da lugar a efectos confundidos, toda vez que no se discrimine entre variaciones atribuibles a la susceptibilidad del cultivo y las variaciones atribuibles a la agresividad de las malezas.

## 6.2. Comportamiento del Cultivo

- 4<sup>a</sup> El crecimiento del lino sufrió importantes modificaciones como resultado de la acción de interferencia y de la época de siembra. Cuando en siembras tardías se minimizó el efecto de interferencia sobre la fitomasa total o distintos atributos vinculados al rendimiento, se ha comprobado que eso es -en mayor medida- el resultado de un crecimiento compensatorio que tiene lugar cuando disminuye la presión de interferencia, y no, una falta de superposición de los respectivos nichos ecológicos entre el cultivo y las malezas.
- 5<sup>a</sup> El rendimiento del cultivo, tanto en semilla como en aceite, ha experimentado una fuerte dependencia de la acción de interferencia cuando el lino fue sembrado en una época propicia, permaneciendo en un nivel aproximadamente constante, frente a los mismos tratamientos de desmalezado, cuando se lo sembró en épocas menos favorables.
- 6<sup>a</sup> El peso medio de las semillas y su porcentaje de aceite resultaron ser atributos altamente conservativos dentro de cada época de siembra, en los dos ensayos realizados, por lo que la sensibilidad a la acción de interferencia de las malezas de los componentes del rendimiento que afectan el número de semillas, juega un papel primordial como determinante del rendimiento.
- 7<sup>a</sup> El análisis de la variabilidad entre plantas mostró efectos atribuibles a la acción de competencia inter- e intraespecífica, a través de los valores del coeficiente de variación y la aparición de sesgos, que alteraron la normalidad de la distribución de frecuencias de algunos atributos de importancia. Estos hechos advierten sobre la conveniencia de incluir este tipo de análisis cuando se procura establecer no sólo la magnitud del efecto de interferencia, sino también sus causas. Por lo demás, al no satisfacerse la condición de normalidad en el comportamiento de algunas variables, se hace necesario adecuar la presentación de los datos antes de proceder a su análisis estadístico.

### 6.3. Comportamiento de las Malezas

- 8<sup>a</sup> La estructura cualitativa y cuantitativa de la flora acompañante se vió profundamente alterada por la época de siembra, al variar las condiciones ambientales que regulan el proceso de establecimiento.
- 9<sup>a</sup> La modalidad de crecimiento de las malezas reflejó tanto las diferencias en composición específica, como el avance fenológico y proporción relativa de las distintas poblaciones y la evolución de las condiciones ambientales. Por lo general el ritmo de crecimiento inicial -al comienzo de cada período de interferencia- parece depender fuertemente de la temperatura -y/o de la radiación incidente- con cierta independencia de las condiciones de balance hídrico prevalecientes. Esto último hace suponer que hay poblaciones específicas con distinta eficiencia en cuanto a la economía del agua, lo que seguramente se relaciona con la presencia de plantas que experimentaron un proceso de selección a las condiciones de stress predominantes, en particular con metabolismo C 4, de aparición preponderante el final del ciclo de cultivo.
- 10<sup>a</sup> Durante el curso de su desarrollo las malezas configuraron una microsucesión que logró establecer -entre la siembra y la cosecha del lino- una flora espontánea bastante compleja. Cuando se procedió a realizar siembras tempranas la microsucesión dió lugar al establecimiento de una flora fundamentalmente invierno-primaveral. En fechas de siembra tardías tuvo lugar una transición florística donde los elementos propios de la fase invierno-primaveral fueron cediendo en su importancia relativa frente a las correspondientes a una fase primavera-estival. Este reemplazo dentro del proceso microsucesional afecta notoriamente el curso de la acción de interferencia y de las malezas sobre el cultivo.

### 6.4. Alcances y Perspectivas

- 11<sup>a</sup> El enfoque empleado en este trabajo permitió realizar un análisis minucioso de la competencia, dentro del sistema polifítico integrado por el cultivo y sus malezas espontáneas, posibilitando la elaboración de explicaciones causales del conjunto de los fenómenos considerados.
- 12<sup>a</sup> El desarrollo futuro de la modalidad de estudio adoptada debiera incluir, entre otros aspectos: i) la determinación de la evolución del elemento agresor -las malezas- sin la presencia del elemento interferido; ii) la discriminación por especie en la curva de crecimiento de las malezas y la determinación de su esfuerzo reproductivo; iii) la caracterización ambiental a nivel microclimático; iv) el seguimiento de la evolución de los principales recursos edáficos -nutrientes y agua-; y v) la inclusión del compartimiento raíces -por separado- en la determinación de la fitomasa de las malezas y del cultivo. Con estos elementos y las bases teóricas expuestas se estaría en mejores condiciones para formular un modelo cuantitativo de la interferencia y probar su capacidad predictiva frente a situaciones concretas.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores dejan constancia de su agradecimiento a los Doctores Jorge Casal y Carlos Oliva, del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) por haber realizado los análisis para determinar el contenido porcentual de aceite de las semillas de lino y su composición específica en ácidos grasos; al Licenciado Héctor Manuel Fernández y a la Computadora Científica Lucía Dai Pra, también ambos del INTA, por su colaboración en el procesamiento estadístico de la información; y al Ingeniero Agrónomo Alberto Soriano, Profesor de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de Buenos Aires, por el calificado aporte que significó su asesoramiento y sus comentarios críticos sobre el manuscrito.

En un plano de reconocimiento institucional los autores subrayan el clima estimulante encontrado entre el personal de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Mar del Plata y de la Estación Experimental Agropecuaria Balcarce del INTA, cuyas respectivas autoridades hicieron posible la realización de este trabajo.

## BIBLIOGRAFÍA

1. ABRAHAMSON, W.G. 1975. *Amer. Nat.*, 93: 471-478.
2. ABRAHAMSON, W.G. y GADGIL, M.D. 1973. *Amer. Nat.*, 107: 651-661.
3. ALESSI, J. y POWER J.F. 1970. *Agron. J.*, 62: 635-637.
4. ANTONOVICS, J. 1966. Evolution in adjacent populations. Ph. D. thesis, University of Wales.
5. ANTONOVICS, J.; BRADSHAW, A.D. y TURNER, R.G. 1971. *Adv. Ecol. Res.*, 7: 1-85.
6. ARES, J. 1970. *Ciencia e Investigación*, 26: 290-296.
7. — 1972. *J. Ecol.*, 60: 325-331.
8. — 1973a. US/IBP. Grassland Biome. Repr. N° 80, Colorado State Univ., Fort Collins.
9. — 1973b. US/IBP. Grassland Biome. Repr. N° 81, Colorado State Univ., Fort Collins.
10. ASPINALL, D. 1960. *An Appl. Biol.*, 48: 637-654.
11. AYALA, F.J. 1969. *Nature*, 224: 1076-1079.
12. BANNISTER, P. 1976. Introduction to Physiological Plant Ecology. Blackwell, Oxford.
13. BAKER, H.G. 1965. En: H.G. Baker y G.L. Stebbins (eds.). The genetics of colonizing species, pp. 147-169. Academic Press, New York.
14. — 1972. *Ecol.*, 53: 997-1010.
15. BARTLETT, M.S. 1947. *Biometrics*, 3: 39-52.
16. — 1978. *J. Roy. Statist. Soc., Ser. B*, 40: 147-174.

17. BAUEMER, K. y de WIT C.T. 1968. *Neth. J. Agr. Sci.*, 16: 103-122.
18. BAZZAZ, F.A. y HARPER, J.L. 1976. *J. Appl. Ecol.*, 13: 211-216.
19. — 1977. *New Phytol.*, 78: 193-208.
20. BEAUCHAMP, R.S.A. y ULLIYETT, P. 1932. *J. Ecol.*, 20: 200-208.
21. BELL, A.R. y NALEWAJA, J.D. 1968a. *Weed Sci.*, 16: 501-504.
22. — 1968b, *Weed Sci.*, 16: 509-512.
23. BERGH, J.P. van den, 1968. Versl. Landbouwk, Onderz. Wageningen 714, pp. 71.
24. BERGH, J.P. van den y de WIT, C.T. 1960. *Meded. Inst. Biol. Scheik, Onderz. Landb. Gewass.*, 121: 155-165.
25. BESAG, J. 1974. *J. Roy. Statist. Soc.*, Ser. B, 36: 192-225.
26. BIRCH, L.C. 1953a. *Ecol.*, 34: 712-726.
27. — 1953b. *Evolution*, 7: 136-144.
28. — 1957. *Amer. Nat.*, 91: 5-18.
29. BLACK, J.N. 1966. En: F. L. Milthorpe y J.D. Ivins (eds.). *The Growth of Cereals and Grasses*, pp. 167-178. Butterworths, London.
30. BLACK, C.C. 1971. *Adv. Ecol. Res.*, 7: 87-109.
31. BLACK, C.C.; CHEN, T.M. y BROWN, R.H. 1969. *Weed Sci.*, 17: 338-343.
32. BLEDSOE, L.J. y VAN DYNE, G.M. 1971. En: B.C. Patten (ed.). *Systems Analysis and Simulation in Ecology*, vol. I, pp. 480-511. Academic. Press, New York.
33. BOWDEN, B.A. y FRIESEN, G. 1967. *Weed Res.*, 7: 349-359.
34. BRADSHAW, A.D. 1969. En: I.H. Rorison (ed.). *Ecological Aspects in the Mineral Nutrition of Plants*, pp. 415-427. Blackwell, Oxford.
35. BUNTING, A.H. 1960. En: J.L. Harper (ed.). *The Biology of Weeds*, pp. 11-26. Blackwell, Oxford.
36. CLATWORTHY, J.N. 1960. *Studies on the Nature of Competition between closely related species*. Ph. D. thesis. Univ. of Oxford.
37. CLATWORTHY, J.N. y HARPER, J.L. 1962. *J. Exp. Bot.*, 13: 307-324.
38. CLEMENTS, F.E. 1916. *Carnegie Inst. Washington Publ.*, 242, pp. 1-512.
39. CLEMENTS, F.E.; WEAVER, J.E. y HANSON, H. 1929. *Plant Competition*. Carnegie Inst. Washington Publ., 398.
40. COCHRAN, W.G. 1947. *Biometrics*, 3: 22-38.
41. CODY, M.L. 1966. *Evolution*, 20: 174-184.
42. COLINVEAUX, P. 1973. *Introduction to Ecology*. Wiley, New York.
43. CONNELL, J.H. 1961. *Ecol.*, 42: 710-723.
44. — 1975. En: M.L. Cody y J.M. Diamond (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*, pp. 460-490. Harvard Univ. Press Cambridge.
45. CONNELL, J.H. y SLATYER, R.O. 1977. *Amer. Nat.*, 111: 1119-1144.
46. COOK, S.A. 1965. *J. Ecol.*, 53: 759-769.
47. COOK, S.A. y JOHNSON, M.P. 1968. *Evolution*, 22: 496-516.
48. CREED, R. 1971. *Ecological Genetics and Evolution*. Blackwell, Oxford.
49. CROMBIE, A.C. 1947. *J. An. Ecol.*, 16: 44-73.
50. CROWELL, K.L. 1962. *Ecol.*, 43: 75-88.

51. CHANCELOR, R.J. 1964. Proc. Viih. Brit. Weed Control Conf., pp. 599-606.
52. — 1965. Rep. A. R. C. Weed Res. Org. for 1960-64, pp. 15-19.
53. CHRISTIANSEN, F.B. y FENCHEL, T.M. 1977. Theories of Populations in Biological Communities. Srpinge-Verlag, Berling.
54. DeBACH, P. 1966. *Ann. Rev. Ent.*, 11: 183-212.
55. DEW, D.A. 1972. *Can. J. Plant Sci.*, 52: 921-927.
56. DEW, D.A. y KEYS, C.A. 1976. *Can. J. Plant Sci.*, 56: 1005-1006.
57. DONALD, C.M. 1958. *Aust. J. Agric. Res.*, 9: 421-435.
58. — 1963. *Adv. Agron.*, 15: 1-118.
59. — 1968. *Euphytica*, 17: 385-403.
60. DONALD, C.M. y HAMBLIN, J. 1976. *Adv. Agron.*, 28: 361-405.
61. DOORENBOS, J. y PRUITT, W.O. 1977. Irrigation and Drainage Paper N° 24. FAO/Roma.
62. DUNHAM, R.S. 1954. En: J. O. Culbertson (ed.). *Adv. Agron.* 6: 144-178.
63. DYBING, C.D. 1964. *Crop. Sci.*, 4: 491-494.
64. ELTON, C.S. 1927. *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson, London.
65. EMLEN, J.M. 1973. *Ecology: An Evolutionary Approach*. Addison-Wesley, London.
66. ENNIK, G.C. 1969. En: J. Lowe (ed.). *White Clover Research. Occ. Symp. N° 6*, Brit. Gras. Soc.
67. EVANS, L.T. 1973. En: R.O. Slatyer (ed.). *Plant Responses to Climatic Factors*. Unesco, Paris.
68. — 1975a. (ed.) *Crop Physiology. Case Histories*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
69. — 1975b. En: L. T. Evans (ed.). *Crop Physiology. Case Histories*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
70. EVANS, R.A. y YOUNG, J.A. 1972. En: V. B. Younger y C. M. McKell (eds.). *The Biology and Utilization of Grasses*, pp. 230-246. Academic Press, New York.
71. FENCHEL, T. 1975. *Oecol.*, 20: 19-32.
72. FICK, G.F.; LOOMIS, R.S. y WILLIAMS, W.A. 1975. En: L. T. Evans (ed.). *Crop Physiology. Case Histories*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
73. FORD, E.B. 1974. *Ecological Genetics*. Methuen, London.
74. FORD, E.D., 1975. *J. Ecol.*, 63: 311-337.
75. FORD, E.D. y NEWBOULD, P.J. 1970. *J. Ecol.*, 58: 275-296.
76. FRIESEN, G. 1967. Proc. vith. Int. Cong. Plt. Protection. Viena.
77. GADGIL, M. y SOLBRIG, O.T. 1972. *Amer. Nat.*, 106: 14-31.
78. GALLAGHER, J. N.; BISCOE, P.V. y SCOTT, R.K. 1975. *J. Appl. Ecol.*, 12: 319-336.
79. GAUSE, G.F. 1934. *The Struggle for Existence*. Baltimore.
80. GODOY, E.F. 1959. En: *La maleza en la Región Pampeana* (Publ. ap.) INTA-Pergamino, Buenos Aires.
81. GOLDSMITH, F.B. 1978. *J. Ecol.*, 66: 921-931.
82. GOODALL, D.W. 1960. *Bull. Res. Counc. Israel*, 8: 181-194.
83. GRANT, P.R. 1972. *An. Rev. Ecol. Syst.*, 3: 79-106.

84. GRIME, J.P. 1973a. *Nature*, 242: 344-347.
85. — 1973b. *Nature*, 244: 310-311.
86. — 1974. *Nature*, 250: 26-31.
87. — 1977. *Amer. Nat.*, 111: 1169-1194.
88. GRINELL, J. 1917. *Auk*, 21: 364-382.
89. GRUENHAGEN, R.D. y NALEWAJA, J.D. 1969. *Weed Sci.* 17: 380-384.
90. GRÜMER, G. 1961. En: F. L. Milthorpe (ed.) *Symp. Soc. Exp. Biol.*, xv, pp. 219-228.
91. GRÜMER, G. y BEYER, H. 1960. En: J. L. Harper (ed.). *The Biology of Weeds*, pp. 153-157. Blackwell, Oxford.
92. GUBBELS, G.H. 1978. *Can. J. Plant Sci.*, 58: 303-309.
93. HAIRSTON, N.G. 1951. *Ecol.*, 32: 266-274.
94. HAIRSTON, N.G.; ALLAN, J.D.; COLWELL, R.K.; FUTUYMA, D.J.; HOWELL, J.; LULIN, M.D.; MATHIAS, J. y VANDERMEER, J.H. 1968. *Ecol.*, 49: 1019-1101.
95. HAIZEL, K.A. 1972a. *J. Appl. Ecol.*, 9: 589-600.
96. — 1972b. *J. Appl. Ecol.*, 9: 601-608.
97. HARPER, J.L., 1956. *Proc. 3rd. Brit. Weed Control Conf.*, vol. I, pp. 179-188.
98. — 1957. *Proc. Int. Conf. Plant Pt.*, Hamburg, 4th., 415-420.
99. — 1961. En: F. L. Milthorpe (ed.) *Symp. Soc. Exp. Biol.*, xv, pp. 1-39.
100. — 1964a. *J. Ecol.* (suppl.) 52: 149-158.
101. — 1964b. *Proc. xi. Int. Congr. Genet. The Hague, The Netherlands, Sept. 1963. In Genetics Today*.
102. — 1965. En: H. G. Baker y G. L. Stebbins (eds.). *The Genetics of Colonizing Species*, pp. 243-268. Academic Press, New York.
103. — 1967. *J. Ecol.*, 55(2): 247-270.
104. — 1968. En: R. C. Lewontin (ed.). *Population Biology and Evolution*, 1968. Syracuse Univ. Press.
105. — 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. New York.
106. HARPER, J.L. y BENTON, R.A. 1966. *J. Ecol.*, 54: 151-166.
107. HARPER, J.L. y CLATWORTHY, 1963. *J. Exp. Bot.*, 14: 172-190.
108. HARPER, J.L.; CLATWORTHY, J.N.; McNAUGHTON, I.H. y SAGAR, G.R. 1961. *Evolution*, 15: 209-227.
109. HARPER, J.L. y GAJIC, 1961. *Weed Res.*, 1: 91-104.
110. HARPER, J.L. y McNAUGHTON, I.H. 1962. *New Phytol.* 61: 175-188.
111. HARPER, J.L. y OGDEN, J. 1970. *J. Ecol.*, 58: 681-698.
112. HARPER, J.L. y WHITE, J. 1974. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 419-463.
113. HARPER, J.L.; WILLIAMS y SAGAR, G.R. 1965. *J. Ecol.*, 53: 273-286.
114. HATCH, M.D. y SLACK, C.R. 1970. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 21: 141-162.
115. HESLOP-HARRISON, J., 196. En: P. F. Wareing y J. P. Cooper (eds.). *Potential Crop Production*, pp. 291-325. Henemann.
116. HOZUMI, K; KOYAMA, H. y KIRA, T. 1955. *J. Inst. Pol. Osaka City Univ.*, Ser. D. 6: 121-130.
117. HUEY, R. B.; PIANKA, E.R. y EGAN, M.E. 1974. *Ecol.* 55: 304-316.

118. HUTCHINSON, G.E. 1957. Cold Sprig Harbor Symp. Quant. Biol., 22: 415-427.
119. — 1959. Amer. Nat.; 93: 145-159.
120. — 1965. The Ecological Theater and the Evolutionary Play. Newhaven and London.
121. HUXLEY, P.A. y MAINGU, Z. 1978. *Exp. Agric.*, 14: 49-56.
122. JAIN, S.K. 1972. En: Younger y McKell (eds.). The Biology and Utilization of Grasses, pp. 212-229. Academic Press, New York.
123. JEFFREY, D.W. 1964. *Aust. J. Biol. Sci.*, 17: 845-854.
124. — 1969. *Aust. J. Bot.*, 16: 603-613.
125. JONES, D.P. 1974. *Outl. Agric.*, 8: 141-147.
126. KHAN, M.A.; ANTONOVICS, J. y BRADSHAW, A.D. 1976. *J. Agric. Res.*, 27: 649-659.
127. KHAN, M.A. y BRADSHAW, A.D. 1976. *J. Agric. Res.*, 27: 519-531.
128. KIRA, T.; OGAWA, H. y HOZUMI, N. 1954. *J. Inst. Pol. Osaka City Univ.* D.5: 1-17.
129. KIRA, T.; OGAWA, H. y SAKAZAKI, N. 1953. *J. Inst. Pol. Osaka City Univ.*, D. 4: 1-16.
130. KOCH, A.L. 1969. *J. Theor. Biol.*, 23: 251-268.
131. KOYAMA, H. y KIRA, T. 1956. *J. Inst. Pol. Osaka City Univ.*, D. 7: 73-94.
132. LAWLOR, L.R. y MAYNARD-SMITH, J. 1976. *Amer. Nat.*, 110: 79-99.
133. LESLIE, P.H.; PARK, T. y MERTZ, D.B. 1968. *J. An. Ecol.*, 37: 9-23.
134. LEVINS, R. 1968. Evolution in Changing Environments. Princeton Univ. Press, Princeton.
135. LEWONTIN, R.C., 1965. En: H. G. Baker y G. L. Stebbins (eds.). The Genetics of Colonizing Species, pp. 77-94, New York.
136. LOTKA, A. 1925. Elements of Physical Biology. Williams and Wilkins, Baltimore.
137. McARTHUR, R. 1960. *Amer. Nat.*, 94: 25-36.
138. — 1972. Geographical Ecology. Harper and Row, New York.
139. MACK, R.N. y HARPER, J.J. 1977. *J. Ecol.*, 65: 345-363.
140. Mc GILCHRIST, C.A. 1965. *Biometrics*, 21: 975-985.
141. Mc GILCHRIST, C.A. y TRENBATH, B.R. 1971. *Biometrics*, 27: 659-671.
142. McINTOSH, R.P. 1970. *Quart. Rev. Biol.*, 45: 259-280.
143. Mc KELL, C.M.; DUNCAN, C. y MULLER, C.H. 1969. *Ecol.* 50: 653-658.
144. McNAUGHTON, I.H. 1960. The comparative biology os closely relates species living in the same area with special reference to the genus *Papaver*. Ph. D. thesis, Univ. of Oxford.
145. McNAUGHTON, S.J. y WOLF, L.L. 1970. *Science*, 167: 131-139.
146. Mc PHERSON, J.K. y MULLER C.H. 1969. *Ecol. Monog.*, 39: 177-198.
147. MAHMOUS, A. y GRIME, J.P. 1976. *New Phytol.*, 77: 431-435.
148. MARGALEF, R. 1963. *Amer. Nat.*, 97: 357-374.
149. — 1968. Perspectives in Ecological Theory. University of Chicago Press, Chicago.
150. — 1974. Ecología. Omega, Barcelona.
151. MARSHALL, D.R. y JAIN, S.K. 1969. *J. Ecol.*, 57: 251-270.
152. MARTIN, F.B. 1973. *Biometrics*, 25: 397-402.
153. MARTIN, P. y RADEMACHER, B. 1969. En: J. L. Harper (ed.). The Biology of Weeds, pp. 143-152. Blackwell, Oxford.

154. MAY, R.M. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press., Princeton.
155. — 1976. (ed.). *Theoretical Ecology. Principles and Aplicacions*. Blackwell, Oxford.
156. MEAD, R. 1966. *Ann. Bot.*, 30: 301-309.
157. — 1967. *Biometrics*, 23: 189-205.
158. — 1968. *J. Ecol.*, 56: 35-45.
159. — 1971. En: *Statistical Ecology*, vol 2: 13-32. Pens. St. Univ. Press, Pennsylvania.
160. — 1979. *Biometrics*, 35: 41-54.
161. MEAD, R. y PIKE, D.J. 1975. *Biometrics*, 31: 803-851
162. MILNE, A. 1961. En: F. L. Milthorpe (ed.) *Symp. Exp. Soc. Biol.* xv. Cambridge Univ. Press, London.
163. MILTHORPE, F.L. 1961. En: F. L. Milthorpe (ed.) *Symp. Soc. Exp. Biol.*, xv, 330-355. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
164. — 1963. En: J. P. Ivins y F. L. Milthorpe (eds.). *The Growth of the Potatoes*. Butterworths, London.
165. MILTHORPE, F.L. y MOORBY, J. 1974. *An Introduction to Crop Physiology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
166. MILLER, R.S. 1967. *Adv. Ecol. Res.*, 4: 1-74.
167. MOORBY, J. y MILTHORPE, F.L. 1975. En: L. T. Evans (ed.). *Crop Physiology. Case Histories*.
168. MORTIMER, A. M.; PUTWAIM, P.D. y McMAHOW, D.J. 1978. *Proc. Brit. Crop. Prot. Conf.*, London, 467-474.
169. MÜLLER-DOMBOIS, D. y ELLENBERG, H. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Wiley, New York.
170. NASSERY, H. 1970. *New Phytol.*, 69: 197-203.
171. NEILL, W.E. 1972. *Effects of size selective predation on community structure in laboratory aquatic ecosystems*. Ph. D. thesis, Un. of Texas, Austin.
172. — 1974. *Amer. Nat.*, 108: 399-408.
173. — 1975. *Ecol.*, 56: 809-826.
174. NELDER, J.A. 1962. *Biometrics*, 18: 283-307.
175. NISHIZAWA, M. 1963. *Manag. Report N° 14*. Forest R. Inst., New Zeland.
176. OBEID, M. 1965. *Experimental Models in the Study of Plant Competition*. Ph. D. thesis, University of Wales.
177. OBEID, M.; MACHIN, D. y HARPER, L.L. 1967. *Crop. Sci.*, 7: 471-473.
178. OGDEN, J. 1974. *J. Ecol.*, 62: 291-324.
179. OPIE, J.E. 1968. *Forest Sci.*, 14: 314-323.
180. ORWICK, P.L. 1978. *Diss. Abst. Int.*, B (1978) 39 (2) 483-484.
181. ORWICK, P.L.; SCHREIBER, M.M. y HOLT, D.A. 1978. *Abst. 1978 Meet. Weed Sci. Soc. Amer. Purdue Univ., West Laf., Indiana*.
182. PALMBLAD, I.C. 1968. *Ecol.*, 49: 26-34.
183. PARK, T.; LESLIE, P.H. y MERTZ, D.B. 1964. *Physiol. Zool.*, 37: 97-162.
184. PEMADASA, M.A. 1976. *J. Ecol.*, 899-913.



185. PIANKA, E.R. 1974. *Evolutionary Ecology*. Harper and Row, New York.
186. — 1976. En: R. M. May (ed.). *Theoretical Ecology. Principles and Applications*, pp. 114-141. Blackwell, Oxford.
187. PIELOU, E.C. 1969. *An Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley, New York.
188. — 1974. *Population and Community Ecology. Principles and Methods*. Gordon and Breach, New York.
189. — 1977. *Mathematical Ecology*. Wiley, New York.
190. PITELKA, L.F. 1977. *Ecol.*, 58: 1055-1065.
191. POOLE, R. 1974. *An Introduction to Quantitative Ecology*. McGraw-Hill, New York.
192. PRESTON, F.W. 1948. *Ecol.*, 29: 254-283.
193. RADFORD, P.J. 1967. *Crop. Sci.*, 7: 171-175.
194. RAMELLA, R. 1944. En: *Enciclopedia Agropecuaria Argentina. Sudamericana, Buenos Aires*.
195. RISSER, P.G. 1969. *Bot. Rev.*, 35: 151-284.
196. ROBERTS, H.A. 1962. *J. Ecol.*, 50: 803-813.
197. — 1968. *Weed Res.*, 8: 253.
198. ROBERTS, H.A. y FEAST, P.M. 1970. *Expl. Hort.*, 21: 36-44.
199. — 1972. *Weed Res.* 12: 316-324.
200. — 1973a. *Weed Res.*, 13: 298-303.
201. — 1973b. *J. Appl. Ecol.* 10: 133-143.
202. ROBINSON, R.G. 1949. *Agr. J.*, 41: 483-484.
203. ROBINSON, R.K. 1972. *J. Ecol.*, 60: 219-224.
204. RORISON, I.H. 1969. En: I. H. Rorison (ed.). *Ecological Aspects of Mineral Nutrition of Plants*, pp. 155-175. Blackwell, Oxford.
205. — 1969. (ed.). *Ecological Aspects of Mineral Nutritons of Plants*. Blackwell, Oxford.
206. ROSBACO, A.M. de, 1969. *Dinámica Rural* N° 9, Buenos Aires.
207. SAGAR, G.R. 1959. *The Biology of Some Sympatric Species of Grassland*. Ph. D. thesis, Univ. of Oxford.
208. — 1968a. *Neth. J. Agric. Sci.*, 16: 155-164.
209. — 1968b. *Proc. 9th. Brit. Weed Control Conf.* 1968.
210. SAGAR, G.R. y HARPER, J.L. 1961. *Weed Res.*, 1: 163-176.
211. SAKAI, K. 1955. *Cold Spring Harbour Symp. Quant. Biol.*, 20: 137-157.
212. — 1956. *Rep. Nat. Inst. Genetics, Japan*, 6: 79-80.
213. — 1957. *J. Genet.*, 55: 227-234.
214. — 1961. En: F. L. Milthorpe (ed.). *Symp. Soc. Exp. Biol.*, xv: 245-263.
215. — 1965. En: H. G. Baker y G. L. Stebbins (eds.). *The Genetics of Colonizing Species*, pp. 215-240. Academic Press, New York.
216. SCHOENER, T.W. 1974. *Science*, 185: 27-39.
217. — 1976. En: D. W. Tinkle y W.W. Milstead (eds.). *Biology of Reptilia*. Academic Press, New York.
218. SCHREIBER, M.M. 1967. *Weeds* 15: 1-4.
219. SEATON, A.J.P. y ANTONOVICS, J. 1967. *Heredity*, 22: 19-33.

220. SHELFORD, V.E. 1911. *J. Morphol.*, 22: 551-618.
221. SHONTZ, N.N. y SHONTZ, J.P. 1972. *J. Ecol.*, 60: 89-92.
222. SKELLAM, J.G. 1951. *Biometrika*, 38: 196-218.
223. SLOBODKIN, L.B. 1962. *Growth and Regulation of Animal Population*. Holt, Rinehartand Winston, New York.
224. SNAYDON, R.W. 1979. *J. Appl. Ecol.*, 16: 281-286.
225. SORIANO, A. 1965. *Ciencia e Investigación*, 21: 259-263.
226. SORIANO, A. *et al.* 1977. *Ecología Vegetal*. Apunte Impreso Fac. Agron. Univ. Buenos Aires.
227. SOUTHWOOD, T.R.E., 1976. *Bionomic Strategies and Population Parameters*. En: R. M. May (ed.). *Theoretical Ecology. Principles and Applications*. Blackwell Scientific Publications. London.
228. — 1977. *J. An. Ecol.*, 46: 337-365.
229. STEBBINS, G.L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, New York.
230. — 1965. En: H. G. Baker y G. L. Stebbins (eds.). *The Genetics of Colonizing Species*, pp. 173-195. Academic Press, New York.
231. Stern, W.R. 1965. *Aust. J. Agric. Res.*, 16: 541-555.
232. STERN, K. y ROCHE, L. 1974. *Genetics of Forest Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin.
233. STEWARD, F.M. y LEVIN, B.R. 1973. *Amer. Nat.*, 107: 171-198.
234. THOMAS, V.J., 1970. *J. Appl. Ecol.*, 7: 487-496.
235. THURSTON, J. M. 1969. En: I. H. Rorison (ed.). *Ecological Aspects of Mineral Nutritios of Plants*, pp. 3-10. Blackwell, London.
236. TORSSEL, B.W.R. 1975. US/IBP. Tech. Rep. N° 276. Grass. Biome. Col. State Univ. Fort Collins.
237. TRENBATH, B.R. y HARPER, J.L. 1973. *J. Appl. Ecol.*, 10: 379-400.
238. TRENBATH, B.R. 1974a. *J. Appl. Ecol.*, 11: 111-125.
239. — 1974b. *Adv. Agron.*, 26: 177-210.
240. — 1975. *J. Appl. Ecol.*, 12: 189-200.
241. VAHUA, T.A.T. y MILLER, D.A. 1978. *Agr. J.*, 70: 287-291.
242. VEEVERS, A. y BOFFEY, T.B. 1975. *Biometrics*, 31: 963-967.
243. VOLTERRA, V. 1926a. *Nature*, 118: 558-560.
244. — 1926b. *Mem. Acad. Lincei*, 2: 31-113.
245. WANGERSKY, P.J. 1978. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 9: 189-218.
246. WERNER, P.A. 1976. *Syst. Bot.*, 1: 246-268.
247. WERNER, P.A. y PLATT, W.J. 1976. *Amer. Nat.*, 110: 959-971.
248. WHITE, J. y HARPER, J.L. 1970. *J. Ecol.*, 58: 467-485.
249. WHITTAKER, R.H. 1965. *Science*, 147: 250-260.
250. — 1975. *Communities and Ecosystems* 2nd. Edit. Mac Millan. New York.
251. WILBUR, H.M. 1972. *Ecol.*, 53: 3-21.
252. WILLEY, R.W. y HEATH, S.B. 1969. *Adv. Agron.*, 21: 281-321.
253. WILLEY, R.W. y OSIRU, D.S.O. 1972. *J. Agric. Sci.*, 79: 519-529.

- 254. WILLIAMS, E.J. 1962. *Aust. J. Biol. Sci.*, 15: 509-525.
- 255. WIT, C.T. de, 1960. *Verst. Landbouck., Onderz. Ned.*, 66, 8.
- 256. — 1961. En: F. L. Milthorpe (ed.). *Symp. Soc. Expl. Biol.*, xv, pp. 314-329.
- 257. — 1970. *Proc. Adv. Stud. Inst. Dyn. Numb. Popul.* (Oosterbeek, 1970), 269-281.
- 258. WIT, C.T. de y van den BERGH, J.P. 1965. *Neth. J. Agric. Sci.*, 13: 212- 221.
- 259. WIT, C.T. de; TOW, P.G. y ENNIK, G.C. 1966. *Agric. Res. Rep. N° 687*, Wageningen, 30.
- 260. YODA, K.; KIRA, T.; OGAWA, H. y HOZUMI, K. 1963. *J. Biol. Osaka City Univ.*, 14: 107-129.
- 261. YOUNG, J. A. y EVANS, R.A. 1976. *Weed Science*, 24: 186-190.