

Simulación Dinámica de la Competencia entre Cereales Invernales y Malezas a partir de Atributos de las Especies en Monoculturas.

EMILIO H. SATORRE¹

Resumen. Se presenta un modelo sencillo que simula la marcha de la competencia entre el cultivo y sus malezas a partir de características simples del crecimiento de las especies en monoculturas. Una función logística se utiliza para describir la acumulación de materia seca de cada componente. El crecimiento se simula a partir de ecuaciones diferenciales utilizando intervalos de integración unitarios en tiempo térmico (°C.día; temperatura base de 1 °C). La tasa relativa de crecimiento, peso inicial de semillas de cada componente en el sistema, momento de emergencia y productividad del sitio son variables de entrada al modelo. El ritmo de crecimiento de cada especie en competencia es regulado por la biomasa total del sistema y el nivel de productividad del sitio para cada componente. En cualquier momento del ciclo, es posible estimar la participación de cada especie a la productividad total del sistema cultivo-maleza, bajo un supuesto de relación mutuamente excluyente. Para la validación del modelo se utilizaron resultados de estudios con cuatro especies malezas invierno-primaverales. La predicción de la importancia relativa de las distintas especies malezas y el resultado del balance competitivo resultó altamente satisfactorio ($P < 0.01$) en las 16 condiciones simuladas.

Palabras clave: Competencia, Modelo de simulación, malezas invierno-primaverales.

A simple model is presented which simulates the competition between crop and weeds using attributes of the species in monoculture. A logistic equation is used to describe the time course of dry matter accumulation of each component. Differential equations are used to simulate growth at every thermal unit time (°C.day; base temperature 1 °C). Relative growth rates, initial seed weight of each component, emergence thermal time and site productivity are inputs of the model. Growth rate of each species is regulated by the total accumulated biomass of the system and the maximum level of productivity of each species. In every thermal time it is possible to estimate the share of each species to the total productivity of the crop-weed system, considering a mutual exclusive relationship. The model was validated using results from competition studies with four weeds. The ability of the model to predict the relative importance of each species an the competitive balance was highly significant ($P < 0.01$) for the 16 simulated conditions.

Additional index words: Competition, Simulation model, winter weeds.

INTRODUCCION

Se ha invertido gran esfuerzo en comprender los procesos y factores que controlan la abundancia y persistencia de especies vegetales en comunidades naturales y cultivadas (eg. 1, 14, 8). El proceso de competencia es un importante determinante de la importancia de las malezas de los sistemas cultivados. Sin embargo, en los sistemas cultivo-maleza, el estudio del efecto de las malezas sobre el rendimiento de los cultivos ha recibido atención (16) y pocos trabajos han puesto en evidencia los mecanismos que regulan el éxito competitivo de las malezas (11, 12, 16).

¹ Profesor Asociado, Cátedra de Cerealicultura, Departamento de Producción Vegetal, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

En general, el éxito competitivo del cultivo o una maleza aparece ligado a atributos específicos y poblacionales que les confieren una relativamente mayor y más temprana captura de los recursos en relación a sus competidores. La mayor habilidad de una especie para ocupar y tomar recursos en relación a sus competidores (i.e. la mayor habilidad competitiva) depende de atributos tales como (a) el peso o capital inicial de la especie, (b) la tasa intrínseca de crecimiento, (c) momento relativo de emergencia y (d) caracteres morfológicos altura de planta, tamaño y disposición de hojas y raíces, entre otros (3, 4, 5, 6, 9, 10, 13, 15). Son pocos los trabajos que han intentado reunir el efecto de estos atributos en modelos simples, permitiendo evaluar su importancia relativa y predecir el resultado del balance competitivo en sistemas cultivos malezas (2, 13). En las decisiones ligadas al manejo y control de malezas, es crucial el reconocimiento temprano de las poblaciones problema, por su posible mayor impacto negativo sobre el cultivo. Los modelos de simulación pueden ser valiosos aliados en este diagnóstico, integrando el resultado de varios atributos diferenciales del cultivo y sus malezas.

El objetivo de este trabajo es presentar un modelo sencillo capaz de simular la marcha de la competencia entre el cultivo y sus malezas a partir de características simples del crecimiento de las especies en monoculturas. El comportamiento del modelo es evaluado usando resultados de experimentos de competencia entre cuatro especies malezas de cultivos invierno-primaverales.

SIMULACION MATEMATICA DE LA COMPETENCIA

El modelo simula la competencia entre dos poblaciones específicas a partir de características simples de su crecimiento en monoculturas, utilizando como intervalo de integración de los cambios simulados el tiempo térmico (Unidades Térmicas Acumuladas (UTA); Temperatura base de 1 °C), calculado a partir de la temperatura máxima y mínima del aire. La relación entre la biomasa aérea en monoculturas de cada especie y las UTAs es descripta por una función logística:

$$y = A / (1 + b e^{-c \cdot UTA}) \tag{1}$$

donde y es el rendimiento de materia seca por unidad de área, A es el máximo rendimiento alcanzable en ese ambiente y UTA es el tiempo térmico acumulado (C.día), b y c son parámetros de la ecuación. El parámetro "c" es un estimador de la tasa relativa de crecimiento (ej. g/g. C.día) de la población.

Para simular el crecimiento de las especies, en el modelo la ecuación es diferenciada y la tasa relativa de crecimiento "c" de cada especie es incluida como variable de entrada:

$$y / UTA_n = c \cdot y_{n-1} ((A - y_{n-1}) / A) \tag{2}$$

donde y / UTA_n es la tasa de crecimiento de materia seca de un componente entre n-1 y n unidades térmicas acumuladas; A y c fueron definidos en la ecuación [1]. En esta ecuación, la tasa de crecimiento de la especie aumenta con la biomasa acumulada y disminuye a medida que esta se aproxima a la máxima capacidad de carga del ambiente, A.

La tasa de crecimiento de 2 especies en plena competencia (i.e. relación mutuamente excluyente) es regulada por la biomasa acumulada combinada de cada especie:

$$y_1 / UTA_n = c_1 \cdot y_{1n-1} ((A_1 - ((y_{1n-1} / A_1 + y_{2n-1} / A_2) A_1)) / A_1) \tag{3}$$

donde los subfijos 1 y 2 reflejan variables y parámetros de los componentes específicos 1 y 2 en competencia. De este modo, los recursos capturados por un componente son transformados en materia seca y no pueden ser utilizados por el otro componente de la mezcla.

Sobre la base de las relaciones [1, 2 y 3] un modelo matemático de ecuaciones diferenciales fue escrito en lenguaje "Basic". El modelo integra por períodos definidos la tasa de crecimiento de dos poblaciones en ambientes variables, calculando el balance de partición de recursos entre ellas. Las variables de entrada al modelo describen características del comportamiento de las especies en monoculturas, y son: (i) El parámetro "A" de cada componente; es un estimador del potencial de producción de materia seca de cada especie que

depende del ambiente y especies consideradas. (ii) El parámetro “c”, tasa de crecimiento relativa de cada población. (iii) El tiempo térmico (UTAs) a emergencia; permite considerar diferencias relativas en la velocidad de establecimiento de las poblaciones. (iv) El “capital inicial” o biomasa de plántulas a la emergencia, expresado en unidades de peso por unidad de área, estimado a partir de la densidad de plantas y el peso de las semillas.

Los aspectos diferenciales de este modelo respecto a otros semejantes citados en la literatura (ej, 2) son: (i) el cálculo de la tasa de crecimiento de cada componente toma en cuenta una posible distinta habilidad de cada especie para transformar los recursos del ambiente en materia seca [ecuación 3]; es decir, que las poblaciones capturando los mismos recursos puedan alcanzar diferentes valores de “A” (máxima producción de materia seca para el ambiente considerado). En especies que compiten plenamente, esto se traduciría en un diferente rendimiento de cada especie a muy altas densidades; (ii) la competencia entre especies (o poblaciones) que tienen distintos períodos de emergencia y distintas abundancia relativa inicial puede ser simulada; y (iii) los parámetros iniciales pueden ser modificados en cualquier momento de la corrida del modelo, permitiendo simular el efecto de factores de regulación (antrópicos y no antrópicos) sobre la dinámica del proceso de competencia entre cultivo y maleza por recursos de reposición inmediata (luz).

VALIDACION DEL MODELO

Resultados experimentales: Para la validación del modelo se utilizaron resultados de estudios llevados a cabo en colaboración con el Dr. César Fernández-Quintanilla (1990; Proyecto PID-CONICET 3-041300/88) en la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires.

Varios estudios de crecimiento de cuatro especies malezas en monoculturas y mezclas fueron conducidos en condiciones semicontroladas de invernáculo. Las especies utilizadas fueron *Bromus diandrus*, *Avena sterilis*, *Gallium tricornis* y *Veronica hederifolia*.

De tres estudios de crecimiento realizados con monoculturas pudo derivarse la tasa de crecimiento relativo (parámetro “c” de la ecuación [1] promedio de cada especie. Sólo pequeñas diferencias se observaron entre especies en la tasa de crecimiento relativo dentro de los distintos experimentos. Las diferencias en el capital inicial (tamaño de semilla) fueron determinadas.

Sobre la base de los resultados de las especies en monoculturas, se validó el modelo para los datos de un experimento de competencia con mezclas binarias de los cuatro componentes. Cuatro plantas de cada componente, *B. diandrus*, *A. sterilis*, *G. tricornis* o *V. hederifolia* fueron sembradas con una planta de otro componente en todas las posibles combinaciones. En el ensayo se utilizó el mismo material vegetal y las mismas condiciones en cuanto a tamaño de macetas, tipo de suelo y condiciones que para los estudios en monoculturas. Las semillas de todas las especies fueron pre-germinadas, transplantándolas a las macetas en el estadio de inicio de aparición del coleóptilo o de los cotiledones. Es decir, el momento de establecimiento e inicio del crecimiento de las especies fue el mismo. Varias macetas fueron sembradas con una planta de cada componente, i.e. plantas aisladas. Al final del experimento (50 días después de la siembra; 755 unidades térmicas acumuladas) la biomasa producida por las plantas aisladas de las distintas especies, en ausencia de competencia, varió considerablemente, oscilando desde 2,70 gr/planta en el caso de *A. sterilis* a 0,46 gr/planta en *V. hederifolia*. El efecto de las cuatro plantas de la especie competidora sobre una planta de la especie objetivo fue expresado en relación al peso alcanzado por la planta objetivo cuando creció aislada (i.e. libre de competencia).

Simulación: A fin de validar el modelo, las distintas combinaciones de especies y la estructura del experimento se reprodujeron como datos de entrada. Los valores de tasa de crecimiento relativo de las especies en monoculturas y su peso promedio de semilla fueron, también, utilizados para definir las condiciones iniciales de la simulación (Cuadro I). Los resultados obtenidos en cada simulación del peso medio de la planta objetivo creciendo en presencia de cuatro competidores se expresaron como porcentajes respecto al peso de las plantas aisladas.

RESULTADOS Y DISCUSION

La simulación de cada tratamiento experimental permitió estimar la producción de la planta objetivo en las distintas condiciones de competencia interespecífica o intraespecífica (cuando la misma especie que la considerada objetivo era evaluada como competidor; Cuadro 2). El modelo simuló para los distintos tratamientos la acumulación de materia seca de cada componente de la mezcla binaria, permitiendo estimar el balance de competencia entre las especies y la partición de recursos del sistema. La relación 1:1 entre los resultados simulados por el modelo y observados en el experimento original resultó estadísticamente significativa ($P < 0.01$; Figura 1) y altamente satisfactoria. La simulación de los diferentes tratamientos a partir de algoritmos sencillos y atributos de los componentes estimados de su comportamiento en monoculturas permitió la estimación precisa del resultado de competencia en un alto porcentaje de los tratamientos explorados; Sin embargo, hubo tratamientos que no pudieron ser adecuadamente reproducidos por la simulación matemática. Las mayores desviaciones respecto al modelo se observaron en dos combinaciones que experimentalmente resultaron en valores de producción de materia seca de la planta objetivo en mezclas superiores al de las plantas aisladas, sin competencia. El resultado experimental obtenido, estaría reproduciendo situaciones de mutua estimulación entre poblaciones; la estructura conceptual y matemática del modelo utilizado no permite reproducir interacciones distintas que las mutuamente excluyentes (plena competencia), por lo que era esperable que no simulara adecuadamente estos resultados.

En el experimento utilizado para la validación del modelo las diferencias en las tasas de crecimiento relativo "c" de las especies fueron pequeñas. Sin embargo, es esperable que haya diferencias entre especies en este atributo (6, 13) y que la misma pueda modificarse frente a cambios en el ambiente, con su consecuente efecto sobre el balance de competencia cultivo maleza. Por otra parte, la duración del experimento usado para esta validación fue breve (50 días). Atributos específicos (eg. morfológicos o de hábito de crecimiento) capaces de regular la habilidad competitiva de los componentes no se habrían puesto en evidencia durante el ensayo, pudiendo haber contribuido al buen ajuste logrado. Por ejemplo, la habilidad de *Galium* para reducir el crecimiento de sus competidores no sólo aparece asociada a su tamaño o tasa de crecimiento sino a su comportamiento como planta trepadora. El modelo de competencia aquí presentado no toma en cuenta esas diferencias entre especies para explicar distintas condiciones. Sin duda, estos aspectos deberían ser considerados e incorporados al modelo para simular el comportamiento de especies morfo y fisiológicamente distintas durante el ciclo completo del cultivo.

En este experimento, las escasas diferencias en la tasa de crecimiento relativo entre las especies (Cuadro 1) y la sincronía de establecimiento (ligada a la forma en que se implantó el experimento) dejaron a las diferencias en biomasa inicial la posibilidad de explicar la mayor proporción de las diferencias de balance competitivo entre especies. Las simulaciones validaron esta situación, demostrando que las diferencias en el "capital inicial" (número de plántulas x peso semilla) de los tratamientos explicaban una elevada proporción de los resultados obtenidos. La importancia del "capital inicial" en el balance de competencia cultivo-maleza y en la jerarquización de componentes específicos de comunidades mixtas ha sido señalada con anterioridad (8, 15).

Aspectos fundamentales de la determinación de la competitividad de especies malezas de cultivos de invierno aparecen considerados en los sencillos algoritmos del modelo propuesto. Las interacciones entre varios atributos poblacionales que confieren diferencias en habilidad competitiva a cada componente pudieron ser simuladas adecuadamente a partir del modelo propuesto, utilizando unos pocos parámetros derivados del comportamiento de las especies en monoculturas. De este modo, el modelo conforma un marco de referencia para predecir la importancia relativa de distintas especies malezas y el probable resultado competitivo de las especies problema de cultivos invernales.

Cuadro 1- Valores iniciales utilizados para la simulación matemática de un experimento de competencia con mezclas binarias de cuatro especies de malezas. TCR: Tasa de Crecimiento Relativo; RMO: Rendimiento Máximo de la especie objetivo para las condiciones del experimento; PSU: peso de una semilla; DUR: Duración (Unidades Térmicas Acumuladas) simulada; BIC: Biomasa inicial de los competidores.

Especies	<i>A.ster</i>	<i>B.dian</i>	<i>G.tric</i>	<i>V.hedaere.</i>
TCR (mg/mg. C.día)	0.0055	0.0065	0.0058	0.0059
RMO (mg/maceta)	2700	1750	880	460
PSU (mg)	44.3	12.7	10.9	5.3
UTA emergencia	1	1	1	1
DUR (uta)	755	755	755	755
BIC (mg/maceta)	177.2	50.8	43.6	21.2

Cuadro 2- Biomasa simulada (mg) de la planta objetivo de especies malezas cuando crecieron en mezclas con cuatro plantas de varias especies competidoras. Los valores experimentales de la planta objetivo aislada (POA; libre de competencia) son también presentados.

	Especies competidoras				
	<i>A.ster</i>	<i>B.dian</i>	<i>G.tric</i>	<i>V.hedae</i>	<i>POA</i>
<i>A.sterilis</i>	1823	2099	2242	2352	2700
<i>B.diandrus</i>	890	1125	1437	1370	1750
<i>G.tricorne</i>	352	491	577	661	880
<i>V.hedaeref.</i>	118	190	239	299	460

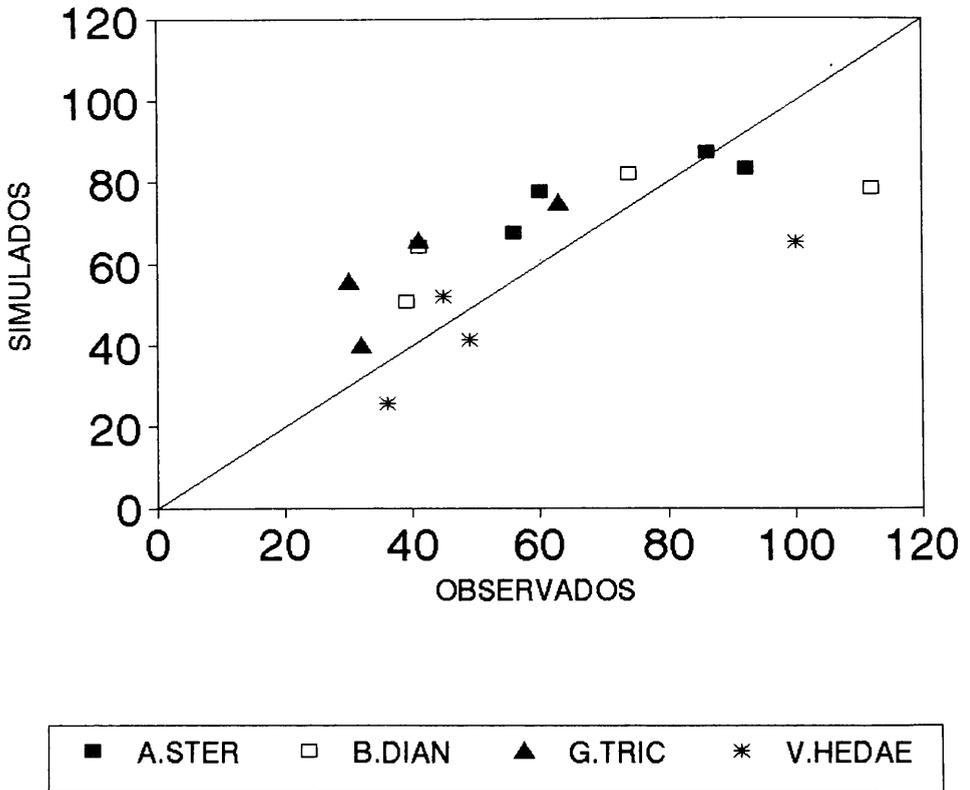


Figura 1 Relación entre los valores de producción de biomasa observados en especies objetivo creciendo en competencia con cuatro especies malezas invierno-primaverales y los simulados con un modelo matemático (ver texto por mayor información). Los valores de producción de las especies objetivo se expresan en forma relativa a la producción de individuos aislados (sin competencia) de esa especie.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue subsidiado por CONICET a través de un proyecto PID N 3-041300/88.

REFERENCIAS

1. Begon, M., Harper, J.L. y C.R. Townsend (1986). *Ecology. Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Scientific Pub.
2. Cousens, R. (1986). A simple simulation model of plant competition and its implications for the design, analysis and interpretation of experiments. *Proc. VIII Colloque International Sur la Biologie, L'Ecologie et la Systematique des Mauvaises Herbes*. 10pp.
3. Ellison, A.M. y D. Rabinowitz (1989). Effects of plant morphology and emergence time on size hierarchy formation in experimental populations of two varieties of cultivated peas (*Pisum sativum*) *Amer. J. Botany* 76(3), 427-36.
4. Goldberg, D.E. y P.A. Werner (1983). Equivalence of competitors in plant communities: a null hypothesis and a field experimental approach. *Am. J. Bot.* 70, 1098-1104.
5. Goldberg, D.E. y L. Fleetwood (1987). Competitive effect and response in four annual plants. *J. Ecol.* 75, 1131-1143.
6. Hakansson, S. (1986). Competition between crops and weeds - Influencing factors, experimental methods and research needs. *Proc. EWRS Symposium 1986, Economic Weed Control*, 49-60.
7. Hawton, D. (1980). Yield effects of herbicides on competition between crop and weed communities. *Aust. J. Agric. Res.* 31, 1075-1081.
8. Harper, J.L. (1977). *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
9. Joenje, W. y M.J. Kropff (1987). Relative time of emergence, leaf area development and plant height as major factors in crop-weed competition. *Proc. Br. Crop Protection Conf.-Weeds*. 971-978.
10. Liebman, M. (1989). Effects of nitrogen fertilizer, irrigation and crop genotype on canopy relations and yields of an intercrop/weed mixture. *Field Crops Res.* 22, 83-100.
11. Radosevich, S.R. y J.S. Holt (1984). *Weed Ecology. Implications for vegetation management*, John Wiley & Sons, New York.
12. Snaydon, R.W. (1982). Weeds and crop yield. *Proc. Br. Prot Conf.- Weeds*, 729-739.
13. Spitters & van den Berg (1982). Competition between crops and weeds: A system approach; En: *Competition Between Crops and Weeds*, ed. Holzner & Numata; W.Junk Publishers.
14. Whittaker, R.H. (1975). *Communities and Ecosystems*. Mac Millan Publishing Co., Inc New York.
15. Wilson, J.B. (1988). The effect of initial advantage on the course of plant competition. *Oikos* 51, 19-24.
16. Zimdhal, R.L. (1980). Weed-Crop competition: a review. *IPPC Oregon State Univ. Corvallis, Oregon USA*, 195 p.