

INTERFERENCIA ENTRE *Phaseolus vulgaris* L. Y *Amaranthus dubius* Mart. ANÁLISIS DE CRECIMIENTO FUNCIONAL EN UN MODELO DE SERIES DE REEMPLAZO

José Vicente Lazo¹ y Jocelyne Ascencio¹

RESUMEN

Amaranthus dubius es una maleza frecuente en los cultivos de *Phaseolus vulgaris* en los estados centrales y occidentales de Venezuela. Para evaluar el efecto de la interferencia sobre el crecimiento de ambas especies creciendo en diferentes proporciones relativas en un modelo de series de reemplazo, se usó la metodología del análisis de crecimiento funcional. El experimento se realizó bajo condiciones de umbráculo en un arreglo completamente al azar con nueve muestreos consecutivos realizados a intervalos de cinco días. Se utilizaron cinco combinaciones de proporciones relativas (4:0, 1:3, 2:2, 3:1 y 0:4) para una densidad total de cuatro plantas por unidad experimental, consistente de recipientes opacos a la luz llenos hasta una profundidad de 18 cm con suelo franco arenoso y un área superficial de 254 cm². En cada muestreo se midió el peso seco de la parte aérea y el área foliar total. Los logaritmos neperianos de estas variables fueron utilizados para calcular, en cada proporción relativa, los valores instantáneos de intensidad de crecimiento relativo (ICR), intensidad de asimilación neta (IAN), razón de área foliar (RAF), razón de peso foliar (RPF) y área foliar específica (AFE). El cálculo de la duración de área foliar (DAF) se realizó por el método clásico. Los resultados mostraron que el éxito competitivo intrínseco de *P. vulgaris* sobre *A. dubius* se debió fundamentalmente a sus mayores valores de DAF, mayor tamaño de semilla y mayor tasa de emergencia y desarrollo de la plántula, mientras que el ICR no fue un buen indicador de la capacidad competitiva de las especies.

Palabras clave adicionales: Competencia cultivo-maleza, modelo sustitutivo, tasa de asimilación neta, tasa de crecimiento relativo

ABSTRACT

Interference between *Phaseolus vulgaris* L. and *Amaranthus dubius* Mart. Functional plant growth analysis in a replacement series model

Amaranthus dubius is a common weed in crops of *Phaseolus vulgaris* in the central and western states of Venezuela. To evaluate the effect of interference on the growth of both species growing under different relative proportions in a replacement series model, the functional plant growth analysis methodology was used. The experiment was conducted under greenhouse conditions, in a completely random arrangement with nine consecutive samplings performed at five-day intervals. Five combinations of relative proportions were used (4:0, 1:3, 2:2, 3:1 and 0:4) with a total density of four plants per experimental unit, consisting of a light opaque container filled to a depth of 18 cm with sandy loam and surface area of 254 cm². At each harvest shoot dry weight and total leaf area of both species were measured. The natural logarithms of these variables were used to calculate for each relative proportion, the instantaneous values of relative growth rate (RGR), net assimilation rate (NAR), leaf area ratio (LAR), leaf weight ratio (LWR) and specific leaf area (SLA). The leaf area duration (LAD) was calculated by the classic method. The results showed that intrinsic competitive success of *P. vulgaris* on *A. dubius* was mainly due to its higher LAD, higher seed size, and higher rate of emergence and seedling development, while the RGR was not a good indicator of the competitiveness ability of the species.

Additional key words: Competition weed-crop, net assimilation rate, relative growth rate, substitutive model

INTRODUCCIÓN

Mediante el análisis de crecimiento se puede interpretar el desarrollo de la planta con base en sus procesos fisiológicos básicos, fotosíntesis y respiración, mediante el estudio de las variaciones

en peso seco y área foliar en un intervalo de tiempo determinado. Este método ha sido ampliamente utilizado para evaluar el crecimiento de la planta en respuesta a factores del ambiente, ya sean naturales o modificados por el hombre, así como también para caracterizar la dinámica del

Recibido: Agosto 16, 2014

Aceptado: Julio 16, 2016

¹ Instituto de Botánica, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Apdo. 4579. Maracay, Venezuela. e-mail: josevicente.lazo@gmail.com

crecimiento entre especies e incluso entre variedades, cultivares o biotipos de una misma especie. El análisis de crecimiento tiene un enfoque clásico y otro funcional. Entre las limitaciones del modelo clásico, una es asumir linealidad entre peso seco total y área foliar total para el cálculo del Índice de Asimilación Neta (IAN), pero esta relación se cumple solamente durante la fase de crecimiento vegetativo, y la otra radica en que el curso temporal de la tasa de crecimiento puede ser fuertemente enmascarado por fluctuaciones en el índice de crecimiento relativo (ICR) entre intervalos de cosecha adyacentes (Causton y Venus, 1981). Una forma de obviar las anteriores limitaciones es el uso del enfoque funcional, el cual se basa en el ajuste de funciones matemáticas a los logaritmos naturales de peso seco y área foliar para describir una relación polinómica de crecimiento en función del tiempo. La diferenciación de la ecuación generada permite obtener los valores instantáneos del ICR, el IAN, así como los otros índices de crecimiento (Vernon y Allison, 1963).

Los primeros investigadores que utilizaron regresiones polinómicas para el ajuste de curvas sobre los logaritmos naturales de peso seco y área foliar fueron Hughes y Freeman (1967), con lo cual eliminaron la heterocedasticidad de los datos primarios y obtuvieron por primera vez estimaciones confiables de valores instantáneos del IAN. Actualmente existen varias propuestas para el análisis de crecimiento funcional, las cuales van desde la función polinómica de los logaritmos naturales de los datos primarios (Hughes y Freeman, 1967; Causton y Venus, 1981; Hunt, 1982), la función de Richards (Richards, 1959) y la función logística (Gottschalk y Dunn, 2005), hasta la reciente utilización de los sistemas de imágenes y algoritmos de visión por computador (Tessmer et al., 2013).

En lo que respecta al modelo de series de reemplazo, también llamado modelo sustitutivo o series De Wit (Radosevich, 1987), consiste en que dos especies se hacen crecer mezcladas, de tal manera que la proporción de ambas es variada mientras que la población total permanece constante. Cada especie es sembrada en monocultivo y es subsecuentemente reemplazada por la otra especie hasta que se obtiene el monocultivo de la segunda especie. Este método ha sido y es uno de los más reportados para el

estudio de la interferencia entre especies de plantas (Autrán et al., 2013; Xu et al., 2013; Zhu y Zhang, 2013), especialmente cuando se quiere evaluar la competitividad individual intrínseca entre dos especies que ocupan un nicho común en diferentes proporciones relativas.

El presente estudio tuvo como objetivo evaluar la respuesta de crecimiento, en condiciones de interferencia, de las especies *Phaseolus vulgaris* y *Amaranthus dubius*, una maleza ampliamente distribuida en las principales zonas agrícolas del país, frecuente en los cultivos de *P. vulgaris* en los estados centrales y occidentales. Para esto, se empleará el análisis de crecimiento funcional en un modelo de series de reemplazo.

MATERIALES Y MÉTODOS

El experimento se realizó en un cobertizo de paredes de tela metálica anti-insectos y techo de fibra de vidrio transparente translúcido, en las instalaciones del Laboratorio de Metabolismo y Fisiología de Cultivos y Malezas Tropicales de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela (UCV), en Maracay. Las condiciones climáticas dentro del cobertizo durante el período experimental mostraron una radiación que osciló entre 220,8 y 278,4 cal·cm⁻²·día⁻¹, humedad relativa entre 88,0 y 32,3 %, y temperatura del aire entre 26,0 y 43,0 °C.

Se utilizaron semillas certificadas de *P. vulgaris*, variedad Manauere. Las semillas de *A. dubius* se recolectaron de plantas de las áreas verdes de la Facultad de Agronomía, UCV.

Se calculó el peso seco promedio de las semillas a temperatura ambiente, a partir de tres lotes de 100 semillas por especie. Posteriormente estos lotes fueron sembrados a una profundidad de 2,5 cm en bandejas contentivas de un suelo franco arenoso (72 % de arena), el mismo donde posteriormente se realizaría el ensayo de análisis de crecimiento y se evaluó el porcentaje de germinación y tiempo de emergencia de las plántulas. El contenido promedio de humedad de la porción aérea de las plantas se determinó a los 45 y 50 días de edad de *P. vulgaris* y *A. dubius*, respectivamente. El suelo fue desinfectado ocho días antes de la siembra utilizando el esterilizante Basamyd en dosis de 200 g·m⁻³ de suelo.

El modelo de series de reemplazo utilizado se muestra en la Figura 1 para cada par cultivo-

maleza (*P. vulgaris* vs. *A. dubius*) con cinco combinaciones de proporciones relativas (4:0, 3:1, 2:2, 1:3 y 0:4), equivalente a una densidad total de cuatro plantas por unidad experimental. Las combinaciones fueron identificadas con la letra mayúscula inicial del nombre científico de cada especie en una cantidad equivalente al número de plantas en la respectiva combinación: PPPP, PPPA, PPAA, PAAA y AAAA.

Cada unidad experimental consistió de un

recipiente plástico opaco a la luz, lleno con 5 kg de suelo hasta una profundidad de 18 cm y un área superficial de 256 cm². Se tomó un total de 20 recipientes para cada muestreo o cosecha, es decir, 180 recipientes para los nueve muestreos hasta el final del ensayo. Las propiedades químicas del suelo fueron: materia orgánica (2,18 %), pH 7,3; conductividad eléctrica 0,24 dS·m⁻¹ y contenidos de P, Ca, K y Na de 84, 3815, 54 y 66 ppm, respectivamente.

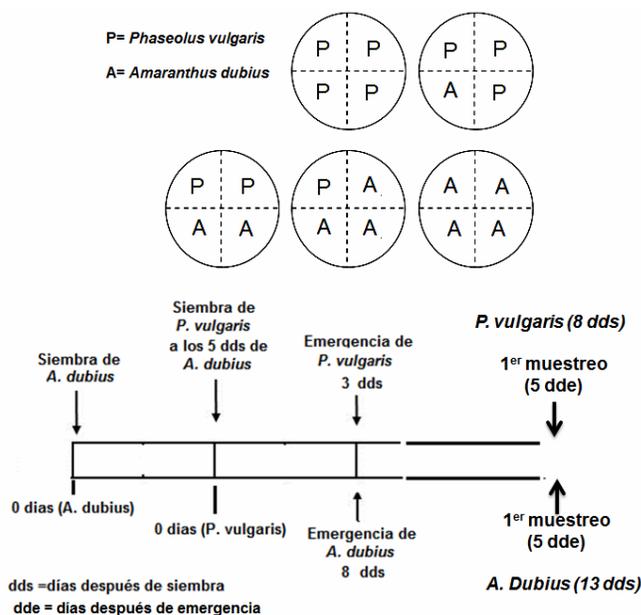


Figura 1. Modelo de serie de reemplazo y esquema de siembra y muestreo, para *Phaseolus vulgaris* y *Amaranthus dubius* en proporciones de 4:0, 3:1, 2:2, 1:3 y 0:4 y una densidad total de cuatro plantas en cada recipiente

Debido a la diferencia de tamaño a favor de la semilla y plántula de *P. vulgaris* y a su rapidez de emergencia (Cuadro 1), primero se sembraron las semillas de *A. dubius* y cinco días después las de *P. vulgaris*. Para la siembra se marcaron cuatro puntos equidistantes en la superficie del suelo en

cada recipiente (Figura 1) y en cada punto se sembraron cuatro semillas de *P. vulgaris* y diez semillas de *A. dubius*. A los cuatro días después de la emergencia de *P. vulgaris* se realizó un raleo selectivo para dejar una planta de cada especie por cada punto de siembra.

Cuadro 1. Tamaño de semilla, porcentaje de emergencia y tiempo de emergencia de las especies *Phaseolus vulgaris* y *Amaranthus dubius*

Especie	Peso de 100 semillas (g)	Emergencia (%)	Tiempo medio de emergencia a 2,5 cm de profundidad
<i>Phaseolus vulgaris</i>	17,313	87 ± 5,44	3 días
<i>Amaranthus dubius</i>	0,0243	82 ± 12,8	8 días

El riego se realizó con agua de chorro según los requerimientos diarios, aplicando el mismo volumen por recipiente. No se aplicó fertilización

química y no hubo incidencia de patógenos. Se realizaron dos controles del insecto *Bemisia tabacci*, con una solución de Folinat (Omethoate)

en dosis de 1,5 mL·L⁻¹.

Se realizaron nueve muestreos a intervalos de cinco días, el primero a los cinco días después de la emergencia (dde) de ambas especies y el último a los 45 dde en ambas especies. En cada muestreo, las plantas de cada especie por recipiente se cortaron individualmente al ras del suelo. Cada planta individual se separó en láminas foliares, pecíolos, ramas y tallo. A cada hoja se le determinó su área con un planímetro óptico, Licor LI-3000 para obtener el área foliar total de la planta. El conjunto de hojas, junto al resto de órganos aéreos de cada planta se individualizó y se secó a 70 °C por 72 horas para obtener los valores de la biomasa seca de la totalidad de la porción aérea de la planta.

Con la información anterior se calcularon los índices de crecimiento (Hunt, 1978; 1982):

Índice de Crecimiento	Fórmula de valor instantáneo	
ICR	$\frac{d(\text{LN } W)}{dt}$	d / dt = derivada de la función LN = Logaritmo natural
IAN	$\frac{1}{AF} \cdot \frac{dW}{dt}$	W = Peso seco total
RAF	$\frac{AF}{W}$	T = Tiempo AF = Área foliar total
RPF	$\frac{LW}{W}$	LW = Peso seco foliar
AFE	$\frac{AF}{W}$	
DAF	No existe	$DAF = \frac{(AF_2 + AF_1) \cdot (T_2 - T_1)}{2}$

Las unidades experimentales se distribuyeron en un arreglo completamente aleatorizado. Los datos fueron sometidos a la comprobación de los supuestos del anova de normalidad (Shapiro-Wilks), homocedasticidad de los residuos (Levene) e independencia de los valores (Durbin-Watson). Para los análisis de la variancia, pruebas de separación de medias (Duncan) y análisis de regresión se utilizó el programa SAS v.6 (Cary, NC).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Variaciones en peso seco de la parte aérea y del área foliar. En los Cuadros 2 y 3 se observa que durante las fases iniciales de crecimiento la biomasa aérea y el área foliar de *P. vulgaris* fueron muy superiores a las de *A. dubius*. En el primer muestreo la biomasa seca promedio de *P.*

vulgaris para las tres proporciones relativas de interferencia fue de 124 mg contra 12 mg de *A. dubius* y en lo que respecta al área foliar, *P. vulgaris* tuvo 29 cm² contra 2 cm² de *A. dubius*. Aun cuando por medio de la manipulación experimental de las fechas de siembra ambas especies emergieron el mismo día se puede observar en la Figura 1 que para el momento del primer muestreo hubo gran diferencia de tamaño inicial a favor de las plántulas de la especie cultivada. Aunque para el segundo muestreo, cuando comenzó a manifestarse la recuperación de *A. dubius*, se observa que la biomasa seca y el área foliar de *P. vulgaris* era aún cinco y seis veces superior, respectivamente.

La comparación de estos resultados con los del Cuadro 1 permite inferir que la causa subyacente del mayor tamaño inicial de las plántulas de la especie cultivada fue su mayor tamaño de semilla, el cual fue 700 veces superior al de la maleza. La importancia del tamaño de la semilla sobre el tiempo de emergencia y el crecimiento inicial de la plántula ha sido ampliamente documentado por otros investigadores (Leishman et al., 2000; Dalling y Hubbell, 2002; Paz y Martínez Ramos, 2003).

La capacidad competitiva individual intrínseca de una planta durante los primeros estadios de crecimiento está muy vinculada con el tamaño de su semilla ya que las plántulas originadas de semillas más grandes emergen más rápido, son de mayor tamaño inicial, tienen mayores tasas de crecimiento radicular y son más tolerantes a déficits hídricos y otros riesgos ambientales durante el establecimiento (Dalling y Hubbell, 2002). También se deduce de los pesos secos de la parte aérea y área foliar total (Cuadros 2 y 3) que a través de las diferentes fechas de muestreo hubo una tendencia generalizada a que la interferencia intraespecífica fue muy pronunciada en *P. vulgaris*, mientras que lo contrario ocurrió en *A. dubius*, donde la interferencia interespecífica fue más severa.

En el Cuadro 4 se muestran las ecuaciones polinómicas ajustadas de los logaritmos neperianos del peso seco de la parte aérea, peso seco foliar y área foliar total de *P. vulgaris* y *A. dubius* en las diferentes proporciones relativas. De acuerdo a estos resultados las pendientes positivas de las funciones polinómicas ajustadas (ICR máximo para la tendencia) de *A. dubius* casi duplicaron las pendientes de *P. vulgaris*, lo que es

un indicio del mayor ICR de la maleza, pero esto no fue suficiente para contrarrestar el efecto de competitividad individual de la especie cultivada

fundamentado en plántulas inicialmente más grandes provenientes de semillas considerablemente más grandes.

Cuadro 2. Peso seco promedio de la parte aérea de plantas de *P. vulgaris* (P) y *A. dubius* (A) creciendo en interferencia bajo diferentes proporciones relativas y en monocultivos

Proporción	Especie	Muestreo								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
		Peso seco (mg)								
PPPA	P	139 ab	455 ab	699 ab	1684 ab	2413 a	3849 a	3869 ab	4181 bc	5852 c
	A	15 c	44 c	194 c	419 d	1113 b	3290 ab	6649 a	3130 c	8850 a
PPAA	P	116 b	465 ab	807 ab	1747 ab	2384 a	4123 a	4710 ab	5402 b	7035 b
	A	11 c	145 c	298 c	506 d	1212 b	1489 b	2007 b	3073 c	3103 d
PAAA	P	116 b	578 a	870 a	1874 a	2087 ab	3617 ab	5450 ab	8063 a	7780 ab
	A	10 c	116 c	725 ab	1006 c	2424 a	4085 a	3836 ab	4264 bc	6175 b
PPPP	P	147 a	437 b	705 ab	1351 bc	1915 ab	2892 ab	3916 ab	4541 bc	5008 c
AAAA	A	18 c	114 c	446 ab	1343 bc	3039 a	4400 a	4775 ab	5143 bc	6003 b

Valores dentro de cada columna con igual letra no difieren estadísticamente según la prueba de Duncan ($P \leq 0,05$)

Cuadro 3. Área foliar promedio de plantas de *P. vulgaris* (P) y *A. dubius* (A) creciendo en interferencia bajo diferentes proporciones relativas y en monocultivos

Proporción	Especie	Muestreo								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
		Área foliar (cm ²)								
PPPA	P	33a	130 b	178 b	421 ab	585 a	904 a	897 ab	899 b	955 abc
	A	3 c	9 c	34 c	71 d	198 b	493 bc	773 ab	310 c	942 abc
PPAA	P	25 b	140 b	158 ab	427 ab	556 a	710 ab	1040 a	1047 b	1215 ab
	A	2 c	33 c	56 de	88 d	162 b	229 c	188 d	231 c	198 d
PAAA	P	28 b	175 a	231 a	482 a	527 a	878 a	1220 a	1524 a	1469 a
	A	2 c	26 c	138 ab	176 cd	348 a	437 bc	346 cd	296 c	346 cd
PPPP	P	44 a	119 b	187 ab	342 b	466 a	691 ab	910 ab	946 b	845 abcd
AAAA	A	4 c	26 c	79 cde	229 c	402 a	485 bc	436 bc	380 c	563 bcd

Valores dentro de cada columna con igual letra no difieren estadísticamente según la prueba de Duncan ($P \leq 0,05$)

Análisis de crecimiento funcional de la interacción *P. vulgaris* vs. *A. dubius*. En la secuencia de las Figuras 2, 3 y 4 se comparan las tendencias del ICR, IAN, RAF, RPF y AFE de *P. vulgaris* y *A. dubius* en todas las proporciones relativas. Se observa en la Figura 2a y 2b que el ICR de ambas especies disminuyó progresivamente con la edad de las plantas, lo cual concuerda con la “deriva ontogenética” de este índice (Causton y Venus, 1981; Hunt, 1982). Si se toma la edad de 10 dde, cuando las plántulas estaban en la fase exponencial de crecimiento, como criterio para establecer el ICR máximo instantáneo, se puede observar que los menores valores de ICR máximo en *P. vulgaris* (Figura 2a) coincidieron con las proporciones donde hubo mayor interferencia intraespecífica: PPPP (0,142), PPPA (0,156), PAAA (0,164) y PPAA (0,171). Por el contrario,

en *A. dubius*, los menores ICR máximo fueron 0,285 en PPPA y 0,290 en PPAA, o sea donde hubo mayor interferencia interespecífica. La proporción equivalente (PPAA) es un elemento crítico en los experimentos de serie de reemplazo, debido a que por lo general muestra cual especie es la mejor competidora. Se observa en esta proporción que el ICR y el IAN de *A. dubius* fue siempre superior al de *P. vulgaris*; ambos índices decrecieron en la maleza, concomitantemente con la edad de la planta y se relacionaron positivamente con su RAF y RPF, pero negativamente con el AFE el cual mostró una leve tendencia de aumento con la edad de la planta, pero fue muy inferior al AFE de *P. vulgaris*. Dado que el ICR integra el comportamiento de la planta sin ninguna inferencia acerca de los procesos subyacentes que lo determinan (Hunt, 1982), para interpretarlo

correctamente es necesario separarlo en sus componentes de crecimiento clásicos: $ICR = IAN \times RAF$ y esta relación es equivalente a $ICR = IAN \times RPF \times AFE$. De acuerdo con Poorter y Garnier (2007), la selección natural ha actuado en los componentes del ICR y no en el ICR *per se*. Poorter y Van der Werf (1998) opinan que la variación en AFE ha sido el factor dominante que explica las variaciones en ICR, siendo el IAN el segundo en importancia y luego en tercer lugar y cuantitativamente menos importante, la RPF. Estos resultados sugieren que muy posiblemente los mayores valores del IAN de *A. dubius* estuvieron

relacionados con una mayor eficiencia fotosintética condicionada no sólo por el hecho de ser una planta C_4 , sino además por poseer hojas más pequeñas y más gruesas que contribuyen a un menor autosombreamiento. En cambio en *P. vulgaris* ocurrió lo contrario, el menor ICR se asoció con un menor IAN que puede ser ocasionado por un mayor autosombreamiento por la presencia de hojas más grandes y más delgadas, como lo demuestran sus mayores valores de AFE. Por otra parte, en ambas especies, hacia el final del período experimental disminuyeron las diferencias entre los ICR de las distintas proporciones relativas.

Cuadro 4. Ecuaciones de regresión de los logaritmos naturales de variables de crecimiento en función de la edad (entre 0 y 70 días) de plantas de *P. vulgaris* (P) y *A. dubius* (A) creciendo en interferencia bajo diferentes proporciones relativas

Proporción	Especie	Y= Peso seco de la parte aérea (mg); X= Edad (días)	R ²
3:1 (PPPA)	P	$\text{Ln } Y = 3,64 + 0,19 X - 0,002 X^2$	0,99
	A	$\text{Ln } Y = - 1,41 + 0,34 X - 0,003 X^2$	0,98
1: 1 (PPAA)	P	$\text{Ln } Y = 3,40 + 0,21 X - 0,002 X^2$	0,99
	A	$\text{Ln } Y = - 1,17 + 0,36 X - 0,004 X^2$	0,94
1:3 (PAAA)	P	$\text{Ln } Y = 3,56 + 0,20 X - 0,002 X^2$	0,97
	A	$\text{Ln } Y = - 2,51 + 0,47 X - 0,005 X^2$	0,97
PPPP	P	$\text{Ln } Y = 3,84 + 0,17 X - 0,002 X^2$	0,99
AAAA	A	$\text{Ln } Y = - 1,99 + 0,44 X - 0,005 X^2$	0,99
Y= Peso seco foliar (mg); X= Edad (días)			
3:1 (PPPA)	P	$\text{Ln } Y = 3,01 + 0,21 X - 0,002 X^2$	0,98
	A	$\text{Ln } Y = - 1,68 + 0,34 X - 0,003 X^2$	0,97
1: 1 (PPAA)	P	$\text{Ln } Y = 2,80 + 0,23 X - 0,003 X^2$	0,97
	A	$\text{Ln } Y = - 1,50 + 0,37 X - 0,004 X^2$	0,94
1: 3 (PAAA)	P	$\text{Ln } Y = 3,00 + 0,22 X - 0,002 X^2$	0,95
	A	$\text{Ln } Y = - 2,68 + 0,47 X - 0,006 X^2$	0,96
PPPP	P	$\text{Ln } Y = 3,84 + 0,17 X - 0,002 X^2$	0,99
AAAA	A	$\text{Ln } Y = - 1,99 + 0,44 X - 0,005 X^2$	0,99
Y= Área foliar total (cm ²); X= Edad (días)			
3:1 (PPPA)	P	$\text{Ln } Y = 2,12 + 0,21 X - 0,002 X^2$	0,98
	A	$\text{Ln } Y = - 2,83 + 0,34 X - 0,003 X^2$	0,97
1: 1 (PPAA)	P	$\text{Ln } Y = - 1,89 + 0,23 X - 0,003 X^2$	0,97
	A	$\text{Ln } Y = - 2,80 + 0,38 X - 0,004 X^2$	0,94
1: 3 (PAAA)	P	$\text{Ln } Y = 2,15 + 0,21 X - 0,002 X^2$	0,95
	A	$\text{Ln } Y = - 4,02 + 0,48 X - 0,006 X^2$	0,96
PPPP	P	$\text{Ln } Y = 2,22 + 0,20 X - 0,002 X^2$	0,98
AAAA	A	$\text{Ln } Y = - 3,16 + 0,42 X - 0,005 X^2$	0,98

En la Figura 2a y 2c se observa que en *P. vulgaris*, las tendencias del ICR y del IAN fueron concomitantes en todas las proporciones relativas, mostrando ambos índices una tendencia decreciente lineal desde el inicio hasta el final del experimento, mientras que para *A. dubius*

(Figura 2b y 2c) la asociación del ICR con el IAN fue diferente y estuvo muy influenciada por la proporción relativa y el intervalo de tiempo, ya que hasta aproximadamente los 28 a 30 días de edad el IAN descendió en forma rectilínea pero con menor pendiente que el ICR, y luego

se produjo un punto de inflexión y una concavidad en la tendencia del IAN, cuya pendiente decreciente fue más pronunciada en las

proporciones AAAA, PAAA y PPAA, las cuales alcanzaron valores negativos entre los 48 y 50 días de edad.

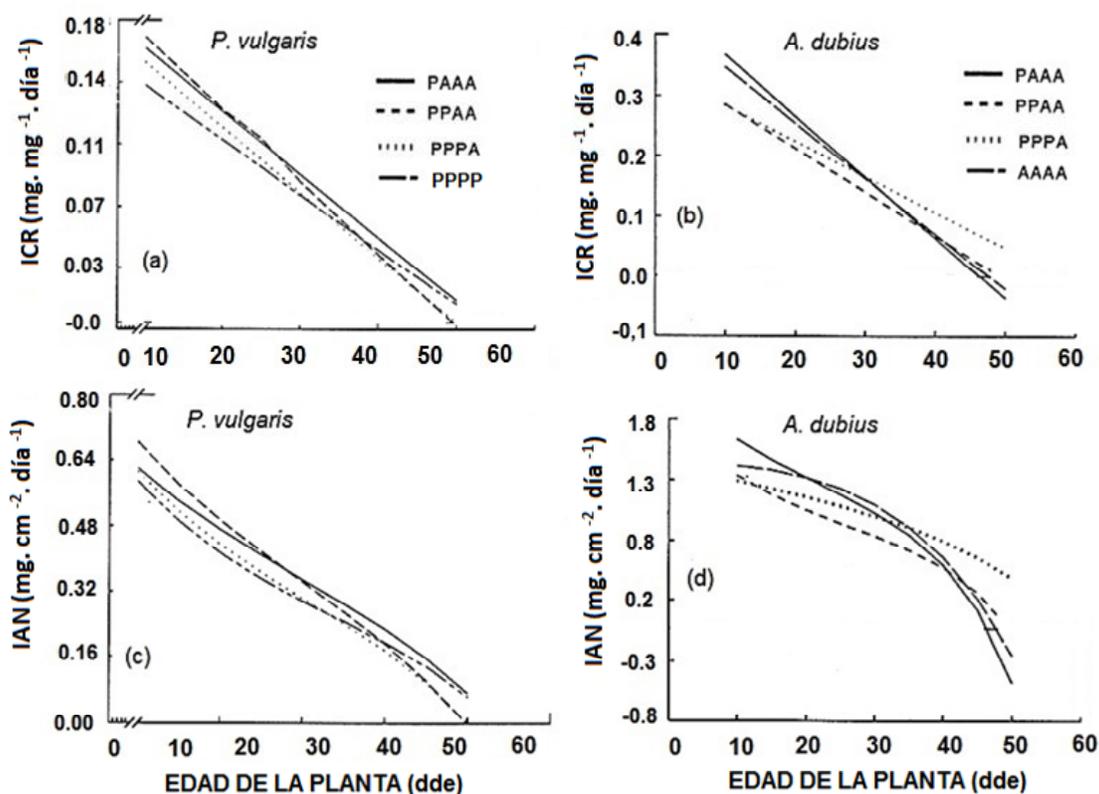


Figura 2. Variación del ICR y del IAN en plantas de *P. vulgaris* y *A. dubius* en las diferentes proporciones relativas. El significado de las siglas se muestra en la Figura 1

El IAN de *A. dubius* en la proporción PPPA no alcanzó valores negativos y tuvo una tendencia lineal moderadamente decreciente con leve pendiente negativa (Figura 2d). El ICR en *P. vulgaris* (Figura 2a) se relacionó negativamente con la RAF y RPF (Figura 3a y 3c) hasta los primeros 20 días de edad, cuando se produjo un punto de inflexión que comienza con una concavidad decreciente de la RAF y RPF, y pendiente más pronunciada en la RAF.

Por otra parte, durante todo el período experimental, en la proporción PAAA se produjeron los mayores valores de RPF. También se observa que la tendencia de la RAF de *P. vulgaris* se asoció con la RPF (Figura 3c) y no con la tendencia del AFE (Figura 4a). En *A. dubius*, la relación del ICR (Figura 2b) con la RAF y RPF (Figura 3b y 3d) se asoció desde el principio hasta el final del período experimental

en todas las proporciones relativas, pero en la proporción PPPA se observaron mayores valores de ambos índices desde los 38 hasta los 50 días. En ambas especies las tendencias de RAF y RPF fueron concomitantes (Figura 3).

El comportamiento del AFE fue diferente en ambas especies (Figura 4a y 4b). El AFE de *P. vulgaris* (Figura 4a) en las proporciones relativas PPPP, PPPA y PPAA se mantuvo prácticamente constante durante todo el período experimental, lo cual coincide con los resultados obtenidos en esta misma especie por Ascencio y Sgambatti (1975) quienes reportaron muy poca variabilidad de este índice en los cultivares Coche, Cubagua y Tacarigua entre los 13 y 53 días de edad. Sin embargo, se puede observar que el comportamiento del AFE de *P. vulgaris* en la proporción PAAA fue totalmente diferente, ya que en este caso hubo una acentuada y continuada

disminución lineal del índice en función de la edad de la planta, y además hubo concomitancia con los respectivos ICR y IAN (Figura 2a y 2c). El AFE es un indicador de la densidad de la lámina foliar, es decir, menores valores

corresponden a hojas más densas y de menor área superficial, y es particularmente sensible a los cambios en el entorno externo y en el funcionamiento interno de la planta (Poorter y Nagel, 2000; Niinemets, 2001).

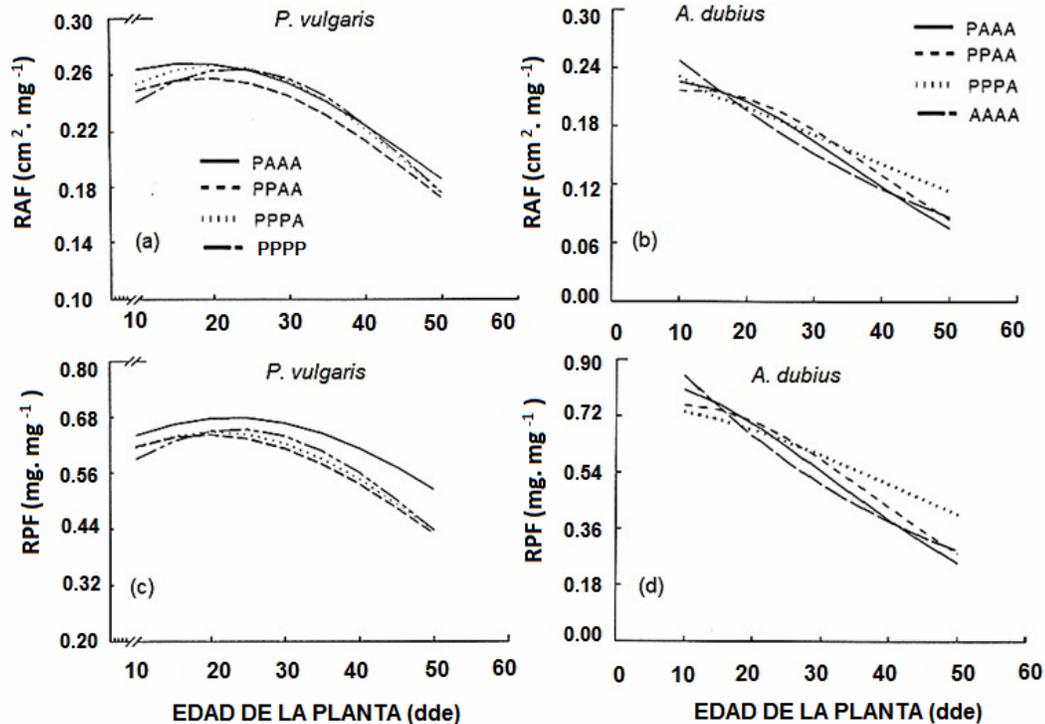


Figura 3. Variación de la RAF y RPF en plantas de *P. vulgaris* y *A. dubius* en las diferentes proporciones relativas. El significado de las siglas se muestra en la Figura 1

La selección natural conduce a que las plantas que crecen en suelos pobres tiendan a desarrollar bajos valores de AFE, es decir, plantas con una gran inversión de biomasa por unidad de área foliar, enriquecimiento relativo de constituyentes de pared celular, especialmente lignina y celulosa y un mayor número de células epidérmicas, lo cual en su conjunto conferiría un mayor nivel de protección de las hojas contra factores estresantes del medio ambiente, particularmente factores relacionados con la baja suplencia de agua del suelo (Poorter y Remkes, 1990). En este sentido, Milla et al. (2008) en un estudio sobre el efecto de factores ambientales y de desarrollo en el AFE de 26 especies de plantas, reportaron que tres de cada cuatro especies mostraron una marcada disminución en AFE como respuesta a la disminución de la disponibilidad de agua. No obstante, Niinemets (2001) señala que la escasez de agua, tiende a inducir hojas más densas y con

menor AFE, pero no necesariamente más gruesas, por lo que la disminución continua y prolongada del AFE en las plantas de *P. vulgaris* de la proporción PAAA (Figura 4a) pudiera haberse originado por efecto de una menor disponibilidad relativa de agua ocasionada por la presencia del mayor número de plantas de la maleza, la cual que puede ser una fuerte competidora por el agua del suelo (Martínez y Alfonso, 2003). En la interferencia PAAA, las tendencias del ICR de ambas especies fueron similares a las observadas en la anterior proporción (PPAA), pero en este caso la diferencia en ICR a favor de *A. dubius* fue mucho mayor, lo que sugiere que la menor interferencia interespecífica favoreció el ICR de *A. dubius*.

El IAN de *A. dubius* fue mayor durante todo el período experimental, haciéndose negativo durante la última semana. Las tendencias de RAF y RPF de *A. dubius* fueron concomitantes

decrecientes, mientras que el AFE mostró una tendencia moderadamente ascendente. Por otra parte, en la proporción PAAA, el ICR de la maleza se originó de la combinación de elevados valores de IAN con moderados valores de RAF, mientras que en *P. vulgaris* ocurrió lo contrario, aunque sus altos valores de RAF no pudieron

compensar el efecto de sus bajos valores de IAN sobre el ICR. La tendencia del IAN de *P. vulgaris* en la proporción PAAA fue muy similar a la observada en la proporción PPAA, con la diferencia de que en este caso el IAN fue menor desde el inicio y decreció más lentamente en el tiempo.

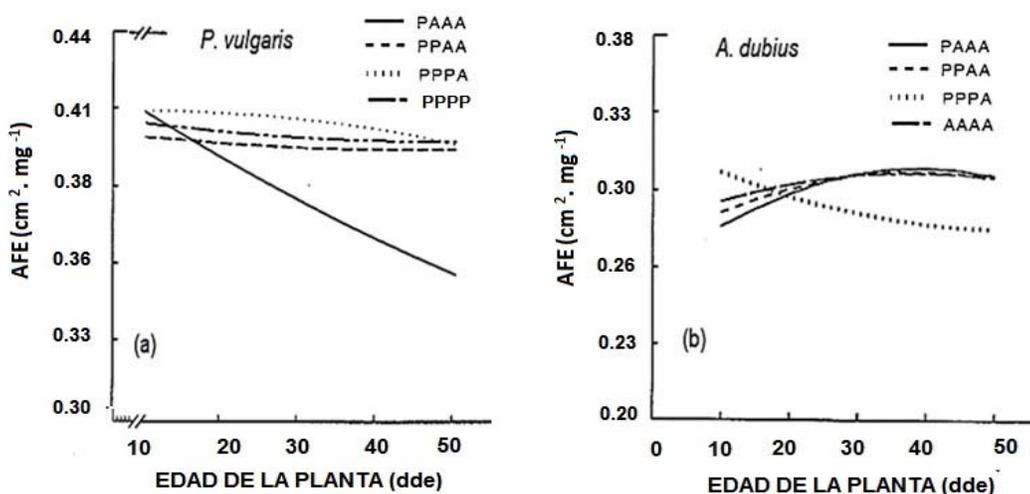


Figura 4. Variación del AFE en plantas de *P. vulgaris* y *A. dubius* en las diferentes proporciones relativas. El significado de las siglas se muestra en la Figura 1

Cuando se comparan en *A. dubius* las tendencias de RAF y RPF (Figura 3b y 3d) con las tendencias del AFE (Figura 4b) y a su vez se contrastan con los valores de los Cuadros 2 y 3, se puede inferir que las plantas de esta especie en la proporción de mayor interferencia interespecífica (PPPA) produjeron mayor área foliar total, pero en base a un mayor número de hojas que fueron más pequeñas y más gruesas; esto a su vez ocasionaría menor autosombreamiento lo cual podría explicar en parte los mayores valores de IAN en esta proporción relativa después de los 35 días de edad (Figura 2d). Esta proporción se caracteriza por una alta interferencia intraespecífica para *P. vulgaris* y elevada interferencia interespecífica para *A. dubius*. Bajo estas condiciones, el ICR y IAN de *P. vulgaris* fueron nuevamente muy inferiores a los de *A. dubius* durante todo el período experimental. El ICR de *P. vulgaris* varió en forma concomitantemente positiva con moderados valores de IAN y relativamente altos de RAF y RPF, los cuales fueron ascendentes entre los 10 y 25 días para luego disminuir, más pronunciadamente, la RPF que la RAF hasta el

final del período experimental. Si se comparan los valores de ICR y IAN de *P. vulgaris* en esta proporción con los de las proporciones anteriores, se infiere que en la proporción PPPA hubo un fuerte efecto negativo de la interferencia intraespecífica, lo que de alguna manera redujo el efecto de interferencia de *P. vulgaris* sobre *A. dubius*, ya que el ICR y el IAN de la maleza en esta proporción mostró incluso tendencias más ventajosas que en aquellas proporciones donde había una menor presión de *P. vulgaris* (PPAA y PAAA). Estas tendencias en ICR y IAN de *P. vulgaris* en la proporción PPPA son reveladoras de un pronunciado efecto intraespecífico, y coinciden con los valores de biomasa seca aérea y área foliar para esta misma proporción (Cuadros 2 y 3). El ICR de *A. dubius* se relacionó positivamente con el IAN y con la RAF, y este parámetro dependió casi exclusivamente de la RPF por cuanto el AFE mostró valores relativamente altos y con muy poca variación durante todo el período de crecimiento. Todo lo anterior parece indicar que *A. dubius* bajo la proporción PPPA creció sin mostrar serios efectos

de interferencia por parte de *P. vulgaris* y fue aquí donde la maleza mostró la mayor acumulación de biomasa seca aérea y área foliar (Cuadros 2 y 3). Las tendencias del IAN en *P. vulgaris* fueron menores a las de *A. dubius* durante la mayor parte del período experimental y además mantuvo una asociación decreciente muy estrecha, de forma rectilínea, con su ICR en todas las proporciones relativas. Por otra parte, durante los primeros 20 días el IAN de *P. vulgaris* (Figura 2c) estuvo asociado con una tendencia moderadamente creciente de su RAF y RPF (Figura 3a y 3c), que luego disminuyeron moderadamente durante el resto del período experimental. Las variaciones del RAF de *P. vulgaris* (Figura 3a) estuvieron asociadas con las variaciones de su RPF (Figura 3c) pero muy poco asociadas a las variaciones del AFE (Figura 4a) y no se observó una estrecha relación de las variaciones de los pesos secos de las plantas (Cuadro 2) con las correspondientes tendencias del ICR y del IAN, lo cual coincide con los resultados reportados por Roush y Radosевич (1985) quienes encontraron en un modelo de series de reemplazo con cuatro especies de malezas, que el ICR mostró una pobre correlación con la agresividad o habilidad competitiva de las especies. En este sentido, Poorter (1989) y Dijkstra y Lambers (1989) demostraron que aun midiendo la fotosíntesis en toda la planta y expresándola por unidad de área foliar, no hubo correlación entre el ICR máximo y la tasa de fotosíntesis. Hay que considerar, además, que *A. dubius*, cuyo tamaño de semilla es cerca de 700 veces menor al de *P. vulgaris* (Cuadro 1), produjo una alta RPF inicial que condujo a una alta RAF (Figuras 3b y 3d); ambos índices a su vez se asociaron con bajos valores de AFE (Figura 4b), con lo cual aumentarían las posibilidades de sobrevivencia de la maleza en sus estados iniciales de crecimiento en el campo. Resultados similares a los de este trabajo, en el que la especie de menor tamaño de semilla tiene un mayor ICR que la especie de semilla más grande, han sido reportados por otros autores (Turnbull et al., 2008; Poorter et al., 2008; Turnbull et al., 2012). La comparación de las tendencias del IAN de *A. dubius* con respecto al IAN de *P. vulgaris*, muestran que la tasa de disminución de este índice en la maleza fue relativamente baja durante los primeros 35 días de edad en todas las proporciones de interferencia

para luego caer con una pronunciada pendiente hasta el final del ciclo y esta tendencia decreciente se asoció con tendencias decrecientes de la RAF y RPF, mientras que el AFE mostró un moderado y continuo aumento en todas las proporciones, a excepción de la proporción PPPA donde disminuyó en forma continua y moderada hasta el final del período experimental (Figura 4b).

Para el caso de las proporciones mono-específicas (PPPP y AAAA) se observa que en las condiciones de interferencia intraespecífica *P. vulgaris* mostró sus menores valores tanto del ICR máximo (0,142) como del IAN máximo (0,589), así como los menores ICR durante el período de crecimiento, lo cual coincide con lo observado en las otras proporciones donde se evidenció que el efecto intraespecífico en *P. vulgaris* fue más severo que la interferencia interespecífica causada por *A. dubius*. La progresión ontogenética del ICR de la especie cultivada se relacionó positivamente con el IAN, RAF y RPF durante todo el período mientras que su AFE se mantuvo más o menos constante. En lo que respecta a la proporción mono-específica de *A. dubius* (AAAA) se observa que la maleza presentó durante casi todo el período un mayor ICR. Por otra parte, el ICR y el IAN de la maleza fueron marcadamente superiores a los correspondientes de *P. vulgaris* durante la mayor parte del período experimental y además el ICR de *A. dubius* se asoció con elevados valores del IAN y moderados valores de la RAF, que estuvo determinada fundamentalmente por la RPF y muy poco influyó el AFE, el cual aumentó ligeramente a lo largo del período de crecimiento.

Duración de área foliar (DAF). Los resultados del Cuadro 5 muestran que en todas las proporciones de interferencia *P. vulgaris* produjo valores de DAF muy superiores a los de *A. dubius* y la comparación de estos valores con la producción de materia seca, desde el primero al último muestreo, indica que dentro de una misma especie hubo la tendencia a mayor producción a medida que la DAF fue mayor, y en la relación entre DAF e interferencia se observó que en *A. dubius* aumentó la DAF a medida que disminuyó la presión de interferencia ocasionada por *P. vulgaris*, mientras que en la especie cultivada ocurrió lo contrario, mayores valores de DAF a menor interferencia intraespecífica. El potencial fotosintético de una planta no sólo depende del tamaño de su superficie foliar, sino también de su

persistencia en el tiempo, ambas variables integradas por la DAF, la cual representa la oportunidad de la planta para crear y mantener el área foliar verde durante más tiempo por unidad de área de suelo. Peltonen (1997), López et al. (2008) y Hunková et al (2011) han demostrado la existencia de una correlación positiva entre la producción de biomasa vegetal y DAF, siendo este parámetro más importante que el IAN como responsable del rendimiento final.

Cuadro 5. Valores de duración de área foliar (DAF) de plantas de *P. vulgaris* (P) y *A. dubius* (A) en el intervalo de 8 a 50 días bajo diferentes proporciones relativas

Proporción	Especie	DAF (dm ² ·dm ⁻² ·día)
PPPA	P	115,1 ± 9,07
	A	68,6 ± 5,78
PPAA	P	128,7 ± 12,5
	A	28,2 ± 4,23
PAAA	P	152,8 ± 17,7
	A	28,0 ± 3,69

CONCLUSIONES

Las DAF de *P. vulgaris* fue mayor a la de *A. dubius* en todas las proporciones relativas de interferencia y en ambas especies hubo una relación positiva entre DAF y producción de biomasa seca. El éxito competitivo intrínseco de *P. vulgaris* sobre *A. dubius*, estuvo también asociado a su mayor tamaño de semilla, y mayor tasa de emergencia y desarrollo de la plántula. El ICR no fue un buen indicador de la capacidad competitiva de las especies.

LITERATURA CITADA

- Ascencio, J. y L. Sgambatti. 1975. Análisis del crecimiento en tres cultivares de caraotas venezolanas (*Phaseolus vulgaris* L. cv 'Coche', cv 'Cubagua', cv. 'Tacarigua'), en condiciones de campo. *Agronomía Tropical* 25(2): 125-147.
- Autrán, V., E. Puricelli, D.E. Faccini, G.B. Palazzesi y C.B. Palazzesi. 2013. Competencia entre *Adesmia bicolor* y distintas especies de malezas. *Ciencias Agronómicas* 21: 7-11.
- Causton, D.R. y J.C. Venus. 1981. *The Biometry of Plant Growth*. Edward Arnold,

London. 307 p.

- Dalling, J.W. y S.P. Hubbell. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *J. Ecol.* 90(3): 557-568.
- Dijkstra, P. y H. Lambers. 1989. Analysis of specific leaf area and photosynthesis of two inbred lines of *Plantago major* differing in relative growth rate. *New Phytol.* 113: 283-290.
- Gottschalk, P.G. y J.R. Dunn. 2005. The five-parameter logistic: a characterization and comparison with the four-parameter logistic. *Analytical Biochemistry* 343(1): 54-65.
- Hughes, A.P. y P.R. Freeman. 1967. Growth analysis using frequent small harvests. *J Appl. Ecol* 4: 553-560.
- Hunková E., M. Živčák y K. Olšovská. 2011. Leaf area duration of oilseed rape (*Brassica napus* subsp. *napus*) varieties and hybrids and its relationship to selected growth and productivity parameters. *Journal of Central European Agriculture* 12: 1-15.
- Hunt, R. 1978. *Plant growth analysis*. Studies in Biology N° 96. Edit. Arnold. London. 67 p.
- Hunt, R. 1982. *Plant growth curves: The functional approach to plant growth analysis*. University Park Press, Baltimore. M.D. 248 p.
- Leishman, M.R., I.J. Wright, A.T. Moles y M. Westoby. 2000. The Evolutionary Ecology of Seed Size. In: M. Fenner. (ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International. pp 31-57.
- López-Bellido, F.C., R.J. López-Bellido, S.K. Khalil, L. López-Bellido. 2008. Effect of planting date on winter Kabuli Chickpea growth and yield under rain fed Mediterranean conditions. *Agron. J.* 100(4): 957-964.
- Martínez, M. y P. Alfonso. 2003. Especies de malezas más importantes en siembras hortícolas del valle de Quibor, estado Lara, Venezuela. *Bioagro* 15(2): 91-96.
- Milla R., P. B. Reich, Ü. Niinemets y P. Castro-Díez. 2008. Environmental and developmental controls on specific leaf area are little modified by leaf allometry. *Functional Ecology* 22(4): 565-576.
- Niinemets, Ü. 2001. Global-scale climatic

- controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82: 453-469.
16. Paz, H. y M. Martínez-Ramos. 2003. Seed mass and seedling performance within eight species of *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology* 84: 439-450.
17. Peltonen-Sainio, P. 1997. Leaf Area Duration of Oat at High Latitudes. *Journal of Agronomy and Crop Science* 178: 149-155.
18. Poorter, H. 1989. Interspecific variation in relative growth rate. *In*: H. Lambers et al. (eds.). *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity in Higher Plants*. Academic publishing. The Hague. pp. 45-68.
19. Poorter, H y A. Van Der Werf. 1998. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. *In*: H. Lambers et al. (eds.). *Inherent Variation in Plant Growth. Physiological Mechanisms and Ecological Consequences*. Backhuys Pub., Leiden, The Netherlands. pp. 309-336.
20. Poorter, H. y E. Garnier. 2007. Ecological Significance of Inherent Variation in Relative Growth Rate and Its Components. *In*: *Functional Plant Ecology*. CRC Press, Boca Raton, FL. Pp. 67-94.
21. Poorter, H. y O. Nagel. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 595-607.
22. Poorter, H. y C. Remkes. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* 83: 553-559.
23. Poorter, L., S. J. Wright, H. Paz, D. D. Ackerly, R. Condit, G. Ibarra-Manríquez, et al. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology* 89: 1908-1920.
24. Radosevich, S.R. 1987. Methods to study interactions among crops and weeds. *Weed Technology* 1: 190-198.
25. Richards, F.J. 1959. A Flexible Growth Function for Empirical Use. *J. Exp. Bot.* 10: 290-301.
26. Roush, M.L. y S.R. Radosevich. 1985. Relationships between growth and competitiveness of four annual weeds. *J. Appl. Ecol.* 22: 895-905.
27. Tessmer, O.L., J. Yuhua, J.A. Cruz, D.M. Kramer y J. Chen. 2013. Functional approach to high-throughput plant growth analysis. *BMC Systems Biology* 7(6): S17.
28. Turnbull, L. A., C. Paul-Victor, B. Schmid y D. Purves. 2008. Growth rates, seed size, and physiology: do small-seeded species really grow faster? *Ecology* 89: 1352-63.
29. Turnbull, L., C. Philipson, D. Purves, R. Atkinson, J. Cunniff, A. Goodenough, et al. 2012. Plant growth rates and seed size: a reevaluation. *Ecology* 93: 1283-1289.
30. Vernon, A.J. y J.C. Allison. 1963. A method of calculating net assimilation rate. *Nature* 200: 814.
31. Xu, B.C., W.Z. Xu, Z.J. Gao, J. Wang y J. Huang. 2013. Biomass production, relative competitive ability and water use efficiency of two dominant species in semiarid Loess Plateau under different water supply and fertilization treatments. *Ecol. Res.* 28: 781-792.
32. Zhu, Li y Da-Yong Zhang. 2013. Donald's ideotype and growth redundancy: A pot experimental test using an old and a modern spring wheat cultivar. *Plos One* 8(7). e70006.