

CAPÍTULO 1

Introducción general

1.1. Malezas en sistemas naturales y agrícolas

Las malezas son plantas con una alta capacidad de adaptación a sitios perturbados. Por eso, el concepto de maleza empieza a ser utilizado principalmente a partir del desarrollo de actividades productivas realizadas por las comunidades sedentarias o los asentamientos semi-permanentes. Las actividades relacionadas con la agricultura, como siembra de cultivos, pastoreo, etc., están desde entonces íntimamente relacionadas con la presencia de malezas (Ríos 2006).

Al modificarse los ecosistemas se crean las condiciones que permiten que algunas especies de plantas prosperen con mayor éxito y, sin un manejo adecuado, tiendan a la dominancia. Los ecosistemas naturales se regulan por medio de un sistema de autocontrol mediante el cual los procesos con retroalimentación positiva, como el crecimiento de las poblaciones, son controlados por otros con retroalimentación negativa como la competencia o la predación. Mientras que los primeros amplifican los cambios de estado de un ecosistema, los segundos lo amortiguan. La estabilidad de los ecosistemas naturales estaría dada por la redundancia en los retrocontroles negativos provistos por la red trófica. En los agroecosistemas, este autocontrol estaría reemplazado por sistemas de control antrópico basados en subsidios de energía como, por ejemplo, la aplicación de agroquímicos (Ghersa *et al* 1999).

En términos generales, las características que se les atribuyen a las malezas son las de una alta producción de semillas (cientos de miles por planta en algunas especies), rápido establecimiento y uso de los recursos de crecimiento disponibles, dormición de las semillas y prolongada sobrevivencia de éstas en el suelo (décadas e inclusive siglos, según algunos estudios). Muchas presentan algún tipo de reproducción vegetativa, adaptaciones morfológicas para diseminarse por diferentes medios (aire, agua, animales, etc.) y una amplia variabilidad genética para adaptarse a las condiciones del medio (Ríos 2006).

Las especies que se comportan como malezas pueden ser nativas o introducidas y han alcanzado la categoría de maleza en diferentes momentos y diversas situaciones en la medida que el

hombre ha ido explotando los diferentes ambientes. Las comunidades de pastizales semi-naturales contienen especies que son componentes de la flora nativa y que se convierten en maleza solo cuando estas áreas se emplean para el pastoreo. Muchas de las especies de malezas comunes de las tierras de cultivo fueron originalmente colonizadoras de espacios no agrícolas (Fryer & Makepeace 1977).

A pesar de que constantemente se introducen diferentes especies en los diversos ambientes, pocas se establecen efectivamente al punto de representar un problema. Sin embargo algunas de estas, de reciente introducción, se convierten rápidamente en serios problemas para los ambientes que colonizan. Por ejemplo, *Potamogeton illinoensis* en canales de riego del IDEVI en el Valle Inferior de Río Negro (Bezic *et al* 1996), *Potamogeton pectinatus* en el embalse de Casa de Piedra (Bezic *et al* 2004) y canales de riego de CORFO Río Colorado (Fernández *et al* 1993; Acosta *et al* 1998), *Acroptilon repens* en chacras de IDEVI y su reciente ingreso a los campos de secano del partido de Patagones al sur de la provincia de Buenos Aires (Bezic *et al* 2008).

1.2. Las malezas y el agro-ecosistema

Las malezas son perjudiciales para el hombre, principalmente porque interfieren con el crecimiento y desarrollo de los cultivos, compitiendo con ellos por nutrientes, agua, luz y espacio, reduciendo su rendimiento y calidad (Zimdahl 1980). Además, muchas malezas son tóxicas para el hombre o sus animales (yuyo sapo, *Wedelia glauca*); muchas sirven de hospederos de plagas y enfermedades de los cultivos; algunas pueden causar heridas por sus hojas y frutos espinosos (abrojo); bajan el valor de las propiedades (sorgo de alepo, yuyo moro) u obligan a la rotación de cultivos como medida de manejo.

Las malezas invasoras afectan tanto a los ecosistemas naturales como cultivados causando pérdidas en las cosechas y daños ecológicos por degradación del suelo como recurso productivo (Soukup *et al* 2004). Las malezas son mucho más eficientes que los cultivos en la captación de recursos y en general se encuentran dotadas de unos mecanismos de supervivencia que les confieren una mayor ventaja competitiva (Zimdahl 1980).

1.3. Las invasiones vegetales de los sistemas agrícolas

El concepto de invasiones bióticas hace referencia a la forma vertiginosa y rápida con la que muchas especies colonizan con éxito ciertas áreas del planeta luego de haberse interrumpido las barreras geográficas que las mantenían en su zona de origen. Las especies invasoras son muy variadas alrededor de todo el mundo y su plasticidad les permite viajar, establecerse, colonizar exitosamente y dominar nuevos lugares (Mack *et al* 2000).

A pesar de la llegada permanente de nuevas especies de plantas, animales y microorganismos, pocas especies sobreviven y solo una pequeña fracción se naturaliza. De las que se naturalizan, la mayoría no causa mayor alteración en su nuevo área de distribución, sin embargo, algunas especies naturalizadas se vuelven invasoras y pueden causar un severo daño ambiental (Colautti *et al* 2004).

La invasión del paisaje agrícola por nuevas especies vegetales y el aumento del área afectada de las especies existentes constituyen un proceso actual, que ocurre en todos los agroecosistemas a nivel mundial. La mayor parte de los trabajos publicados sobre las invasiones vegetales se refiere a procesos que tienen lugar en hábitats naturales o seminaturales y puntualizan sus efectos negativos sobre la biodiversidad (Mack *et al* 2000).

Sin embargo la mayoría de las especies exóticas puede encontrarse en hábitats con estadíos sucesionales tempranos, fuertemente afectados por el disturbio antrópico y que por ello muestran una alta susceptibilidad a la invasión. Por esta razón las áreas de cultivo representan un sitio adecuado para la colonización de especies exóticas debido a que el laboreo sistemático crea ventanas de oportunidad para el establecimiento de los invasores (Soukup *et al* 2004).

En una extensa revisión sobre las invasiones vegetales a los campos agrícolas en Estados Unidos, Clements *et al* (2004) indican que la teoría ecológica sobre especies invasoras es perfectamente aplicable a las malezas que afectan tanto a los ecosistemas naturales como a los agroecosistemas.

Las invasiones vegetales son un caso específico de un proceso ecológico mayor que es la colonización (Davis *et al* 2000). En todo el mundo, muchas especies exóticas amenazan la integridad tanto de los sistemas agrícolas como naturales. Una cantidad importante de especies invasoras no se comporta como competidor dominante en su ambiente original, mientras que en el nuevo ambiente tiene la capacidad de desplazar competitivamente a las comunidades existentes

(Callaway & Aschehoug 2000).

A las especies invasoras se las ha llamado malezas exóticas expansivas y constituyen plantas de origen exótico (alóctono) que se introducen en un área y poseen la capacidad de una permanente auto-perpetuación. Bajo las nuevas condiciones evidencian una significativa adaptabilidad y plasticidad ecológica que les permite expandirse y toda vez que colonizan áreas agrícolas, dadas sus características biológicas, logran disminuir significativamente la productividad de los cultivos (Soukup *et al* 2004).

Muchas especies exóticas son colonizadoras aunque no son invasoras. Sin embargo otras resultan ser transformadoras. Son especies que invaden un ecosistema colonizando hábitats diversos cuyas fronteras trascienden a las explotaciones agrícolas en si. Causan alteración ecológica que se puede traducir en daño estético, económico, a la salud, a la biodiversidad, etc.

En la producción agrícola, las plantas invasoras desplazan competitivamente a los cultivos por el uso de los recursos productivos. Las malezas son mucho más eficientes que los cultivos en la captación de recursos y en general se encuentran dotadas de unos mecanismos de supervivencia que les confieren una mayor ventaja competitiva (Zimdahl 1980). También afectan negativamente la calidad de las cosechas y devalúan la tierra. En áreas naturales, las plantas invasoras reducen el hábitat para especies nativas, deterioran áreas ribereñas, crean amenazas de incendios e interfieren con las actividades recreativas. Las plantas acuáticas invasoras taponan lagos y vías acuáticas, afectan las fuentes públicas de agua, el riego agrícola, las actividades recreativas y la navegación, entre otros (Soukup *et al* 2004).

No existe una clara definición acerca de cuales son los factores promotores de las invasiones vegetales. Sin embargo la mayoría de los autores coincide en que habría tres grupos de factores que podrían ser explicativos, de manera independiente o en conjunto, del éxito en la proliferación de las especies invasoras: i) los atributos del habitat, ii) atributos de la especie invasora; iii) ausencia de enemigos naturales.

Con relación a los atributos favorables del hábitat, las invasiones vegetales se verían favorecidas en hábitats compatibles con los requerimientos de la nueva especie (Rejmánek *et al* 2005) o donde hallan ocurrido cambios que permitan la proliferación de la especie invasora (Mashhadi & Radosevich 2004).

La compatibilidad del hábitat receptor ocurriría a dos niveles. Por una parte el que considera

los atributos de la comunidad establecida (natural o receptora), como la diversidad específica, el comportamiento ecológico de las especies residentes, la velocidad de recuperación post-disturbio que experimente la comunidad receptora (Rejmánek *et al* 2005), la existencia de nichos abiertos que provean de una ventana de oportunidad al establecimiento de la especie invasora (Mashhadi & Radosevich 2004) y la presión de propágulos de la comunidad residente en tanto función reparadora del ecosistema (Rejmánek *et al* 2005).

Sobre el punto de la biodiversidad no existe un patrón generalizado. Se ha comprobado que a pequeña escala (1 m²) hay una relación negativa con la susceptibilidad a la invasión, mientras que a escala de paisaje pareciera ocurrir la inversa, lo cuál tendría su lógica en el echo de que tanto las invasiones como la biodiversidad estarían regulados por el mismo conjunto de factores, es decir el clima y los recursos disponibles (Rejmánek *et al* 2005).

El segundo nivel de compatibilidad del hábitat receptor estaría dado precisamente por las características edafoclimáticas del ambiente. El punto central pareciera ser la disponibilidad de recursos como luz, agua y nutrientes (Rejmánek *et al* 2005), aunque Davis *et al* (2000) puntualizan que es definitoria la disponibilidad de recursos libres (no empleados por la comunidad residente), como ocurre en situaciones post-disturbio o de abastecimiento intermitente o por pulsos, tal cual lo que ocurre en casos de eutroficación.

Ciertos cambios en el hábitat también favorecerían las invasiones. En este caso se indican como causas posibles a la ocurrencia de disturbios de naturaleza antropogénica, que provean de un sitio seguro (*sensu* Harper) para el establecimiento. Esta condición sería necesaria en la fase de introducción (Sharma *et al* 2005). Otras causales de cambios en el hábitat serían la degradación del suelo y los cambios en el uso del suelo (Mashhadi & Radosevich 2004).

Los atributos de la especie invasora explicarían el comportamiento principalmente durante la fase de colonización más que en la de introducción (Mashhadi & Radosevich 2004).

Se considera que los sistemas agrícolas son susceptibles a la invasión debido a que son pobres en especies (baja diversidad), se encuentran frecuentemente sometidos a disturbio, son ricos en nutrientes y presentan suficiente penetración de luz bajo la canopia de los cultivos.

Aunque estos sitios brindan por lo tanto muchas oportunidades para el establecimiento de nuevas especies, se observan sin embargo relativamente pocas malezas agrícolas. Lo cierto es que el manejo agrícola provee oportunidades para cierto tipo de especies. Se calcula que en todo el planeta

existen unas 422.000 especies de plantas superiores (Bramwell 2002) y aunque las malezas constituyen el 1 % de las especies de plantas terrestres, solo el 0,1 % (unas 4000 especies) generan un tremendo perjuicio económico (Sharma *et al* 2005).

Mashhadi & Radosevich (2004) y Rejmánek *et al* (2005) indican que entre los atributos más importantes que explicarían el potencial invasivo se encuentran la capacidad de dispersión pasiva asociada a la actividad humana, una alta capacidad competitiva por recursos limitantes, la capacidad de reproducción vegetativa, una alta tasa de crecimiento relativo y area foliar específica de plántulas, la dispersión de semillas por vertebrados, una gran plasticidad fenotípica, la potencialidad de mantener la producción de semillas aún en condiciones adversas (fitness homeostático) y una elevada presión de propágulos.

La ausencia de enemigos naturales explicaría la diferencia que existe en la mayoría de los casos de especies invasoras cuando se compara la abundancia de ejemplares invasores entre la zona de origen y las zonas invadidas (Collauti *et al* 2004).

La mayoría de las malezas más peligrosas en los sistemas intensivos son especies perennes. Ahora bien, ¿cuál es el criterio para discernir entre maleza en el sentido general y maleza invasora? Pareciera ser que el criterio más aceptado es la capacidad de transformar el ecosistema invadido.

1.4. Plantas perennes invasoras

La mayoría de las plantas perennes, bajo ciertas condiciones, puede producir nuevos individuos a partir de ciertas estructuras que son parte de su sistema vegetativo. En sitios que no resultan sometidos a disturbio, la separación de los nuevos individuos de la planta madre puede ocurrir naturalmente por abscisión o por pudrición del tejido de conexión. En sitios de cultivo la separación ocurre a instancias del laboreo del suelo y de esta manera los nuevos individuos se producen mas o menos al azar, de acuerdo a la incidencia de la acción mecánica. La severidad del efecto mecánico y la repetitividad del disturbio a intervalos cortos de tiempo pueden limitar el número de especies perennes a aquellas que son capaces de sobrevivir en el terreno agrícola (Klimesova *et al* 2008).

Las partes vegetativas que poseen función regenerativa varía entre especies e incluye tallos, raíces gemíferas y raíces reservantes (Harper 1977). Otras especies como *Allium vineale* producen

bulbos a la madurez (Ceplitis 2001).

Las malezas perennes que poseen rizomas, estolones o raíces gemíferas se ven estimuladas en sitios agrícolas ya que la fragmentación rompe la dominancia apical que mantiene a las yemas laterales dormidas. Estos fragmentos, especialmente los rizomas que poseen yemas ya formadas en toda su extensión, brotan inmediatamente luego de la fragmentación. Las raíces gemíferas también pueden tener yemas formadas y si no es así, tienen la capacidad de generarlas rápidamente (Fryer & Makepeace 1977).

En general, las especies perennes con medios efectivos de reproducción vegetativa producen pocas semillas en comparación con las plantas anuales. En tierras de cultivo, la floración puede estar ausente por largos periodos y es posible que una infestación tenga su origen en un solo individuo. Hipotéticamente, esta uniformidad genética puede ser desventajosa para la especie al limitar su capacidad de ajuste a los cambios ambientales, o porque por ej. todas las plantas sean igualmente susceptibles a una plaga o enfermedad. Sin embargo se ha observado que varias de las especies perennes más importantes son en sí malezas exitosas aunque florezcan poco o nada (Eckert 1999).

Las raíces gemíferas son siempre subterráneas y más o menos horizontales. Otras raíces pueden originarse de estas y a diferencia de los rizomas, las mismas pueden penetrar verticalmente a profundidades considerables (ej. *A. repens*), aunque generalmente permanecen muy cerca de la superficie del suelo y dan origen a tallos aéreos. Estas raíces gemíferas pueden distinguirse de los tallos subterráneos por la ausencia de escamas. También se diferencian en que sus ápices permanecen siempre bajo tierra y nunca van hacia arriba para producir nuevos tallos aéreos. Sin embargo, a diferencia de los tallos, estas raíces pueden producir nuevas yemas adventicias en cualquier posición a lo largo de su extensión completa (Fryer & Makepeace 1977).

El ciclo anual de crecimiento de las plantas con raíces gemíferas varía según la especie. Por ejemplo, *Cardaria draba* (wancy) puede invernar en la forma de ramets que se producen en otoño (Mulligan & Findlay 1974), mientras que *A. repens* (Bezic *et al* 2005) y *Convolvulus arvensis* (Chaves 2000) producen tallos nuevos en la primavera.

En sitios que no son sometidos a disturbio y en ausencia de competencia, la extensión de las raíces gemíferas puede darse a un ritmo bastante acelerado. Hay reportes de un incremento radial del manchón de hasta 12 m por año en *Cirsium arvense* (Fryer & Makepeace 1977) y, en términos

de superficie, de 12 m² en dos años para *A. repens* (Watson 1980).

Cuando se producen la floración de los ramets ocurre una reducción importante en las reservas de las raíces. La efectividad del control mecánico (corte) depende del estado de las reservas subterráneas. El movimiento descendente de asimilados en estas especies que ocurre a fines del verano puede aumentar la efectividad de los herbicidas reguladores del crecimiento aplicados en este momento. En sitios sometidos a disturbio, las raíces fragmentadas son capaces de regenerar nuevos tallos muy rápidamente y las raíces verticales actuarían en parte como un mecanismo de reaseguro contra el uso repetido del laboreo. Sin embargo, al igual que en las plantas con rizomas, estas podrían desaparecer si se aplica adecuadamente el laboreo intensivo (Fryer & Makepeace 1977).

Los métodos de multiplicación vegetativa tienen una ventaja sobre las semillas en que los nuevos individuos inician su crecimiento con una mayor cantidad de reservas disponibles (Lötscher 2006). Sin embargo hay varias desventajas inherentes al método. Las plantas hijas son idénticas a la madre, generalmente se produce una descendencia reducida y carecen de mecanismos de dispersión a grandes distancias (Bhowmik 1997).

La naturaleza invasora de muchas plantas perennes es relativa. Muchas especies de este tipo poseen un rango de tolerancia ambiental lo suficientemente estrecho como para solo prosperar en ciertas áreas. O bien, aún prosperando no son lo suficientemente vigorosas como para ser consideradas un problema concreto. Otras en cambio, especialmente las que poseen raíces gemíferas expansivas, pueden ser poco o nada invasoras dependiendo de factores como el cultivo y tipo de suelo (Perry 1997). El término “invasor” es entonces relativo. Una planta perenne invasora es aquella que no solamente prolifera efectivamente a partir de una amplia tolerancia ambiental sino que posee crecimiento vigoroso y es de difícil control.

El uso efectivo de ciertas medidas de control, sean culturales o químicas, requiere tener en cuenta las características biológicas de las malezas involucradas (Bhowmik 1997). El primer paso es la correcta identificación. Dos especies pueden ser muy similares en su apariencia cuando se encuentran en estado vegetativo y ser muy diferentes con respecto a su respuesta a los herbicidas o al laboreo.

Con malezas que se reproducen vegetativamente, el periodo de crecimiento activo y el estado de las reservas subterráneas puede determinar el mejor momento para la defoliación y la

aplicación de herbicidas sistémicos. El tipo de sistema vegetativo, su profundidad y su respuesta al disturbio y la fragmentación son de gran importancia y deben ser tenidos en cuenta en todo programa de control o erradicación. Un cambio de sistema de producción requerirá examinar las posibles medidas de control a la luz de la biología de las especies de malezas (Fryer & Makepeace 1977).

1.5. Invasión de yuyo moro (*A. repens* L.) en el Valle Inferior de Río Negro

1.5.1. *El problema*: el Valle Inferior de Río Negro se encuentra ubicado en el último tramo del río del mismo nombre, en el SE de la provincia de Río Negro (Argentina) y abarca desde el paraje conocido como Primera Angostura hasta la desembocadura en el Océano Atlántico. Se extiende en la dirección NO-SE entre los 40° 36' - 40° 48' LS y 63° 00' - 63° 30' LO, con una longitud de 100 km y un ancho medio de 8 km (Fig 1.1). Esto hace una superficie total de 80 mil hectáreas de las cuales pueden acondicionarse para riego aproximadamente 65 mil. En este contexto, la zona agrícola bajo riego del Valle Inferior de Río Negro se encuentra localizada en el denominado proyecto IDEVI¹ que corresponde a un área de 18500 ha, sistematizada para el riego superficial y organizada en explotaciones de superficie variable entre 30 y 120 ha (IDEVI 2010).

Varias son las malezas perennes que afectan cultivos, caminos y campos naturales en el Valle Inferior de Río Negro, aunque ninguna tanto como yuyo moro (*A. repens* L.) está presente en ambientes tan diferentes. Es posible encontrar chacras bajo riego completamente invadidas por la maleza y como consecuencia inutilizadas para todo aprovechamiento económico (Fig 1.2a), bordes de caminos rurales (Fig 1.2b), banquinas de canales de riego o de drenaje (Fig 1.2c) y campos de secano (Fig 1.2d). Sin embargo, los perjuicios más evidentes ocurren con su proliferación en parcelas bajo riego.

En las chacras, los manchones de *A. repens* afectan a la agricultura intensiva puesto que en los sitios enmalezados la producción decrece significativamente. Los manchones de la maleza tienden a volverse monoespecíficos con el tiempo (Bezic *et al* 2005).

La introducción de *A. repens* en el Valle Inferior se cree que tuvo lugar entre 1920 y 1930, según antiguos productores, y como en muchas regiones del mundo habría venido contaminando semillas de alfalfa. Ibarra & La Porte (1944) citan su presencia en manchones confinados a la zona de San Javier donde en esos momentos el cultivo de alfalfa se realizaba a orillas del río. Al

1 IDEVI: siglas del Instituto de Desarrollo del Valle Inferior.

desaparecer los alfalfares, los manchones originales de *A. repens* se mantuvieron sin mayor dispersión y bajo una gran competencia por parte de especies del género *Stipa* que dominaban en la zona previo al inicio de los trabajos de sistematización. Con la incorporación de esos suelos al sistema de regadío, los trabajos de nivelación y el laboreo de los suelos permitieron la dispersión de la maleza por muchas parcelas. Los alfalfares desaparecieron y los primitivos manchones de la maleza se dispersaron a muchas parcelas como consecuencia del laboreo.

Hacia 1984 existían en el IDEVI unas 2000 ha afectadas directa o indirectamente por la maleza, representando dicha cifra alrededor del 20 % de la superficie destinada a la producción de hortalizas y un 11 % del total regable (Dall Armellina & Iglesias 1984). En 2005 la cifra habría aumentado sustancialmente sin que se registren programas de control en los últimos 25 años (Bezic *et al* 2005).

La maleza ha invadido la colonia agrícola en toda su amplitud, afectando incluso las últimas tierras que se han puesto en producción hace poco menos de 10 años en el extremo oeste del valle. Las zonas más afectadas se encuentran en las dos etapas más antiguas en proximidades de la localidad de San Javier (Fig 1.3). En una encuesta realizada en 2004 a 239 productores del IDEVI (47 % del total de las explotaciones del área de regadío), el 54% de los productores encuestados declaró tener *A. repens* en su propiedad con distinto grado de afectación. La mayoría de dichas parcelas presentó manchones aislados (79 %) en tanto que las chacras severamente afectadas fueron el 5 % del total encuestado (Bezic *et al* 2005).

1.5.2. *La planta: A. repens* L. DC (*ex Centaurea repens* L.; *Asteraceae*) es una especie latifoliada, herbácea y perenne, que se reproduce tanto por semillas como mediante la brotación de raíces gemíferas. Los tallos son erectos, con ramificaciones abiertas y alcanzan una altura de 30 – 90 cm (Kearney *et al* 1960, Panter 1991, Whitson 1987). Posee hojas basales en roseta y hojas superiores distribuidas a lo largo del tallo con botones florales solitarios en el extremo de múltiples ramificaciones del tallo (Fig 1.4).

La especie posee un sistema radical extenso y profundo, con raíces que pueden alcanzar entre 1,8 y 2,4 m el primer año y llegar hasta los 7 m el segundo según el perfil del suelo (Dall Armellina & Zimdahl 1988, Watson 1980, Whitson 1987). Además, forma un sistema de raíces gemíferas que se extienden dentro de los primeros 30 cm de profundidad (Fig 1.5) en base al cual es capaz de colonizar el espacio dando lugar al crecimiento de manchones que pueden tener entre 65 – 300 ramets m⁻² (Bezic *et al* 2005).

El crecimiento natural de la especie en ausencia de factores que resulten promotores de la dispersión de sus estructuras vegetativas ocurre a un ritmo de aproximadamente 6 m anuales (Watson 1980), según lo cual serían necesarios cerca de 20 años para que una hectárea sea completamente colonizada por *A. repens*. Esta velocidad de ocupación del espacio se verá aumentada considerablemente cuando el sitio sea objeto de laboreo para la producción agrícola o cualquier otro movimiento de tierras.

El período de crecimiento anual tiene lugar fundamentalmente en primavera y verano, disminuyendo considerablemente en el resto del año, y suspendiéndose en inviernos severos (Bourne 1982).

Los extractos de plantas de *A. repens* exhiben efectos alelopáticos, inhibiendo el crecimiento de otras especies (Fletcher & Renney 1963). Jakupovic *et al* (1986) aislaron y determinaron la presencia de un taraxasterol, cuatro guaianolidas y un hidroxiderivado de una de estas últimas en la parte aérea, en concentración total de 47 mg cada 100 g MS. De las raíces extrajeron una cantidad mucho menor de un derivado del tiofeno (10 mg cada 100 g MS) y trazas de los compuestos arriba mencionados. Como las partes aéreas de la planta poseen una concentración mayor de estos compuestos se cree que la incorporación al suelo de las sustancias tóxicas sería principalmente a partir del lavado o descomposición de hojas, o ambos (Fletcher & Renney 1963).

Es una especie comúnmente presente en pasturas, pastizales naturales y banquinas de rutas y caminos, aunque también invade áreas de cultivo. Se lo encuentra corrientemente en áreas abiertas y soleadas, en suelos preferentemente salinos/alcalinos, aunque crece bien en una gran variedad de tipos de suelo. La especie se adapta más a ambientes secos, con escasa precipitación aunque no es tolerante a la sequía severa y prolongada (Roche *et al* 1986).

En el campo, la presencia de densos stands de *A. repens* suprimen el crecimiento de otras especies. Esta fuerte interferencia, por competencia y posiblemente alelopatía, produce importantes reducciones en el rendimiento de las especies deseables. En trigo se han detectado reducciones de hasta el 75% del rendimiento de granos y del 88% en maíz, para densidades de 64 ramets m⁻² (Watson 1980).

1.5.3. *Origen del problema*: la proliferación de *A. repens* representa un serio problema en muchas partes del mundo, sobre todo en sitios distantes de su zona de origen. En USA y Canadá, por ejemplo, afecta miles de ha de campos de pastoreo en secano, desplazando la flora nativa útil al

ganado (Graham & Johnson 2004).

La especie es originaria de Mongolia, oeste de Turkestan, Irán, Armenia y Asia Menor, y fue introducida en diversos países del mundo fundamentalmente a través de la semilla de alfalfa (Moore & Frankton 1974). Aunque no constituye un problema serio en su ambiente natural, se comporta como una maleza agresiva en áreas agrícolas (Zengin 2001; Tepe *et al* 2004).

En los Estados Unidos se la encuentra en los estados del centro y oeste. En Canadá es maleza de importancia en el oeste y cerca de Ontario. En estos países se encuentra afectando principalmente cultivos de secano, cereales y pasturas (Graham & Johnson 2004). En Rusia, de donde se puede recoger una abundante información, es considerada como una maleza de mucha importancia, especialmente para la región sur. También ha sido citada como maleza en Alemania, Brasil y en Africa del Sur.

En nuestro país fue hallada por primera vez en la provincia de Río Negro, en las zonas de Río Colorado y Choele Choel invadiendo cultivos de alfalfa y en viñedos (Ibarra & La Porte 1944). Reportes actuales informan sobre su presencia en las zonas de regadío del Alto Valle de Río Negro y Neuquén (Cerazo & Conticello 2005) y del Valle Inferior del Río Negro (Dall Armellina & Iglesias 1984; Bezic *et al* 2005).

Fue declarado plaga nacional en el año 1986 (Disposición D.F.F. N° 2/86) y es una de las 6 especies de malezas perennes colonizadoras declaradas plaga de la agricultura argentina junto con *Convolvulus arvensis*, *Cynodon dactylon*, *Cyperus rotundus*, *Sorghum halepense* y *Wedelia glauca* (Alonso & Peretti 2006). En 2004 la Organización Europea y Mediterránea de Protección Vegetal ha catalogado a *A. repens* como plaga cuarentenaria en la Unión Europea (IPPC Secretariat 2005).

1.5.4. *Área del estudio*: fisiográficamente, el valle de Viedma² está caracterizado por una terraza alta y una planicie aluvial de aspecto bastante uniforme y llano, siendo su topografía plana en general. En él se encuentran dispersas quince series de suelos con variaciones texturales, desde fina a gruesa, distribuidas de la siguiente manera: i) suelos de textura fina: 10663 ha (57,3 %), ii) suelos de textura media: 5547 ha (29,7 %) y iii) suelos de textura gruesa: 2438 ha (13,0 %). A consecuencia de intrusiones marinas los suelos se encuentran afectados por sales en diferente grado, por lo cual se los clasificó también en función de este criterio, identificándose cuatro clases: i) suelos clase A, libres de sales/sodio hasta 120 cm: 6126 ha (32,8 %), ii) suelos clase B, libres de sales/sodio hasta 60 cm: 1829 ha (9,8 %), iii) suelos clase C, libres de sales/sodio hasta 30 cm: 5006

2 *sin.* Valle Inferior de Río Negro.

ha (26,8 %) y iv) suelos clase D, con presencia de sales/sodio en superficie: 5686 ha (30,6 %).

El Valle Inferior tiene un clima semiárido y mesotermal (Peri 2004). Datos estadísticos analizados por Alonso & Rebay (1995), indican que las lluvias se distribuyen en forma irregular a lo largo del año, con 399 mm de precipitación media anual de mayor frecuencia entre los meses de febrero a marzo.

La temperatura media es de 14°C y los vientos predominantes soplan del noroeste. El período libre de heladas es de 164 días y las fechas medias de primera y última helada son el 1° de mayo y el 12 de octubre respectivamente (Alonso & Rebay 1995).

El Instituto de Desarrollo del Valle Inferior (IDEVI) ha puesto en explotación unas 526 chacras bajo riego a partir de 1970 mediante su plan de colonización en sucesivas adjudicaciones (Peri 2004). La mayoría de las explotaciones está dedicada a la producción agrícola (horticultura, fruticultura, forrajes) y ganadera (engorde de vacunos y ovinos en pasturas irrigadas).

La disponibilidad hídrica para su atención es adecuada, contándose con una capacidad de toma sobre el Río Negro de 40 m³ s⁻¹, a pesar de lo cual, debido a ciertas limitantes edáficas, no es conveniente el uso desmedido del recurso para evitar perjuicios en los suelos, que en algunos casos podrían ser irreversibles (IDEVI 2010).

Se encuentra instalada en el valle, en el área de explotación, una red freaticométrica que lo cruza longitudinal y transversalmente con 160 pozos para la medición de la profundidad de la napa freática, con periodicidad mensual a los efectos de seguir su fluctuación, íntimamente ligada al riego y en su descarga a las variaciones del río. Así, durante períodos de corte, se observaron profundidades de la napa hasta 3,50 m, mientras que en el período de riego asciende hasta valores medios de 1,60 a 1,80 m, en tanto su descarga a través de los desagües colectores se ve netamente influenciada por las fluctuaciones diarias del río conforme a las mareas (IDEVI 2010).

El valle de Viedma posee ciertas características que impiden la libre utilización del agua de riego, a pesar de la sobreoferta que posibilitaría, incluso, un uso desmedido. Sus suelos tienen un bajo coeficiente de permeabilidad y variables cantidades de sales en sus perfiles, motivo por el cual se construyó una extensa red de drenaje conjuntamente a la red de riego para mantener la capacidad productiva de los mismos y permitir el lavado de aquellos suelos afectados por condiciones de salinidad y/o alcalinidad.

El destino definido originalmente buscó lograr producciones intensivas, para las cuales es imprescindible el uso de agua de riego, que tuvieran un alto valor agregado, un uso importante de mano de obra y una mayor tasa de rentabilidad. Estos modelos intensivos de producción frutihortícola, se complementaban con los sistemas ganaderos destinados a recuperar suelos de explotaciones intensivas. Es decir, se vislumbró un Valle Inferior como un área productora de cultivos de alto valor complementando con ganadería, actividad ésta que contribuye a la formación y recuperación de suelos.

Las unidades productivas son explotaciones cuya superficie oscila entre 30 – 120 ha, divididas por lo general en lotes de 3 – 5 ha por acequias de riego. Estas acequias suelen estar plantadas con álamos para protección de los cultivos de los efectos del viento (Peri 2004).

El espacio interpredial está representado por áreas destinadas a la red de canales de riego que alimentan cada chacra. El canal primario de riego tiene una extensión cercana a los 90 km, existiendo además canales de menor jerarquía (y sección) denominados secundarios y terciarios. Existe asimismo una red (similar en extensión) de canales de drenaje, con la misma jerarquía, cuya función es la de permitir la evacuación del exceso de agua de riego que se ha empleado en los cultivos. Esto también permite eliminar sales solubles que de otra manera se acumularían en el perfil del suelo impidiendo que los cultivos expresen su potencial de rendimiento. El espacio interpredial está ocupado asimismo por una red de caminos de ripio que conectan las chacras con la ruta nacional 3 que divide a la colonia agrícola longitudinalmente de este a oeste.

Dentro de la superficie declarada (CRD 2008)³ con cultivos (16538 ha), el destino predominante continúa siendo el de forrajeras (12483 ha), seguido por los frutales (1409 ha), los cereales (1347 ha) y las hortalizas (1194 ha). Por último existen unas 105 hectáreas con varios destinos como invernaderos, viveros, forestación, aromáticas, etc.

En forrajes predominan las pasturas consociadas (9341 ha), seguidas por la alfalfa (2473 ha). El 60% de los frutales corresponden a frutos secos (399 ha de nogales y 445 ha de avellanos). Los principales cereales cultivados en la zona son maíz (567 ha) y avena (330 ha). Finalmente, las hortalizas más sembradas son cebolla (363 ha) y zapallo (223 ha).

1.5.5. *Control*: el manejo de las poblaciones de *A. repens* no es sencillo dada su biología. Las principales estrategias de control se basan en el empleo de herbicidas sistémicos que luego de

3 Fuente: Consorcio de riego y drenaje del Valle Inferior de Río Negro (CRD). DDJJ de cultivos para la temporada 2007/08. Datos no publicados.

repetidas aplicaciones (2-3 por año), logran controlar entre el 88 y el 96 % de la maleza (Sozeri & Madsen 1994, Feuz *et al* 1999). Los mejores resultados se han logrado mediante la utilización de *glifosato*, *clopiralid* y *picloran* (Laufenberg *et al* 2005).

Otras alternativas de manejo incluyen al control mecánico y crecientes intentos, sobre todo en los Estados Unidos, por el desarrollo de una estrategia de control biológico en base a los dos agentes más conocidos: la roya *Puccinia acroptili* y el nemátode *Subanguina picridis* (Graham & Johnson 2004).

Muchos autores consideran que la metodología de control más eficiente es la combinación del control químico, mecánico y el uso de cultivos competidores (Ferrell *et al* 1995, Benz *et al* 1999; Graham & Johnson 2004).

Evidentemente esta especie tiene la capacidad de establecerse en diversos ambientes, muchos de los cuales difieren sustancialmente de su hábitat originario, e introducir cambios permanentes en las comunidades vegetales originales. Es precisamente esta capacidad la que sirve para caracterizarla como una especie invasora. Estudiar la proliferación de *A. repens* desde la óptica de las invasiones vegetales conduce a la necesidad de tomar conceptos de esta disciplina y permitiría entender cuáles son los mecanismos que explican el éxito de la especie.

1.6. Hipótesis y objetivos de la tesis

A partir de los antecedentes planteados en los puntos 1.1 a 1.5 surgen varias preguntas vinculadas con esta problemática. Así, a las clásicas preguntas acerca del proceso de las invasiones bióticas: i) ¿Qué es lo que hace “invasible” a una comunidad, ii) ¿Qué hace a una planta invasora? y iii) ¿Es posible restaurar a la comunidad original luego de la invasión?, se suceden unos interrogantes específicos acerca del problema que abordará esta tesis: iv) ¿Se comporta *A. repens* cómo especie invasora en las condiciones del Valle Inferior del Río Negro?, v) ¿Cuáles son los filtros (ambientales u otros) más importantes que han operado u operarían en el proceso de invasión?, vi) ¿Cuál será la evolución de las poblaciones localmente establecidas?, vii) ¿En qué medida las actividades agrícolas contribuyen a la invasión?, viii) ¿Cuál es la capacidad de crecimiento de los manchones de *A. repens* bajo diferentes condiciones de manejo del manchón?, ix) ¿Cuál es el impacto en la productividad de las áreas afectadas?

Estos interrogantes podrían ser respondidos mediante las hipótesis y objetivos que se detallan a continuación.

1.6.1. Hipótesis de trabajo y sus consecuencias observacionales

*H₁: La biomasa subterránea juega un rol central en la capacidad de supervivencia, invasividad y competencia de *Acroptilon repens*, siendo por tanto el mejor indicador de estatus poblacional y monitor para grado de control.*

Si ocurre H₁, entonces los cambios en la biomasa subterránea de *A. repens* explicarían las diferencias en biomasa aérea, densidad, patrón de reclutamiento y competencia.

*H₂: La plasticidad fenotípica es el principal atributo de invasividad de las poblaciones de *Acroptilon repens* del VIRN, que les permite alcanzar un amplio rango de tolerancia ambiental con lo cual alcanza a ser la especie dominante en la flora de diversos hábitats y competir exitosamente con cultivos de la región.*

Si ocurre H₂, entonces la especie tendría que presentar tolerancia a extremos ambientales, plasticidad y capacidad de proliferar en hábitats contrastantes.

*H₃: La tasa de invasión no depende tanto del tipo de uso del suelo sino específicamente del manejo y la existencia de agentes biostáticos que limitan tanto la colonización como la dispersión, de modo que un sistema agrícola intensivo puede ser considerado conservador cuando emplea herbicidas efectivos contra *A. repens* que limitan su incidencia (expansión) y severidad (nivel poblacional como crecimiento anual de la biomasa subterránea).*

Si ocurre H₃, entonces se debería observar similar biomasa subterránea en diversos ambientes (concepto asociado a uso del suelo) y también una significativa reducción (control) de la biomasa subterránea en sistemas intensivos que admiten el uso de glifosato.

1.6.2. Objetivo general

Explorar las bases ecológicas que sustentan la capacidad invasora de *A. repens* y estudiar

diferentes estrategias de control basadas en el efecto de cultivos supresores.

1.6.3. Objetivos específicos

1.6.3.1. Describir los cambios que ocurren en la producción y asignación de biomasa en poblaciones de *A. repens* del Valle Inferior de Río Negro.

1.6.3.2. Analizar la variabilidad espacio-temporal de ramets *A. repens* bajo diferentes condiciones de sitio frente a la hipótesis de plasticidad fenotípica como atributo de invasividad en ambientes contrastantes.

1.6.3.3. Estudiar la producción de biomasa y propagación vegetativa de *A. repens* en rango de densidad creciente en coexistencia con un cultivo experimental de cebolla y caracterizar la respuesta productiva de la cebolla bajo dichas condiciones.

1.6.3.4. Medir la producción, partición de biomasa y otros atributos fenotípicos de *A. repens* en respuesta al estrés por sombreado en condiciones naturales y semi-controladas del Valle Inferior de Río Negro con la finalidad de i) caracterizar la tolerancia a la sombra que poseen las poblaciones locales de *A. repens*; ii) obtener argumentos para explicar la distribución y abundancia de la especie en ambientes con diversa disponibilidad de luz y iii) entender el posible rol de la competencia por luz en vistas a la factibilidad de utilizar cultivos competidores en programas de manejo.

1.6.3.5. Estudiar la respuesta que las poblaciones de *A. repens* establecidas en lotes de agricultura intensiva tienen en el contexto de cultivos supresores mediante la combinación de laboreo, cultivo de especies competidoras y aplicación de un herbicida sistémico.

1.7. Justificación de la investigación

Esta investigación se justifica en la necesidad evidente de disponer de bases científicas y criterios que permitan elaborar un programa para el manejo del problema de la invasión de *A. repens* en el Valle Inferior de Río Negro.

Hay un conocimiento muy general acerca de la biología de *A. repens*, con abundantes

trabajos vinculados con la alelopatía (especialmente a nivel de la caracterización química de los compuestos alelopáticos). Se necesita por lo tanto contar con un conocimiento más profundo que el que se encuentra en la bibliografía sobre la ecología de *A. repens*, poniendo énfasis en el crecimiento, fenología y estrategias de supervivencia en tanto bases ineludibles de un plan racional de manejo para la recuperación de sitios afectados como aporte a los posibles y más efectivos mecanismos de restauración.

La mayoría de las investigaciones están centradas en el control de la maleza, especialmente en ambientes naturales o en áreas de pastizales de secano, basado en el uso de herbicidas de alta persistencia en el ambiente. Sin embargo en áreas bajo riego no ha sido tratada como especie blanco, objeto de control y por ende la tecnología de control disponible no es adecuada a las condiciones de regadío donde operan procesos diferentes que definen las características de persistencia de herbicidas, lavado y lixiviación.

1.8. Metodología general del trabajo de tesis

La estrategia metodológica general del trabajo de tesis toma como base dos líneas principales

i) Estudios relativos a la ecología de *A. repens* mediante un trabajo básicamente descriptivo-analítico en base a técnicas de observación a campo con el objeto de comparar situaciones contrastantes que aporten elementos para conocer el patrón de partición de biomasa y dilucidar los alcances de la respuesta plástica en esta especie, partiendo del supuesto que estos elementos explicarían el potencial invasivo de la maleza.

ii) Trabajos de experimentación (manipulativos) donde se emplean técnicas de estudio de tipo comparativas a fin de conocer tanto el impacto de la interferencia en condiciones de coexistencia maleza-cultivo, así como el alcance de la respuesta de control en poblaciones invasoras de lotes bajo riego, mediante la aplicación de un herbicida sistémico.

Se realizaron experimentos en invernadero bajo condiciones semicontroladas y experimentos a campo, estos últimos bajo dos modalidades: i) parcelas experimentales sobre cultivo experimental y ii) parcelas experimentales en el contexto de cultivo comercial, donde el manejo general, salvo la aplicación de herbicidas en las parcelas, es conducido por un productor local. La

finalidad de esta última estrategia es estimar la robustez de la técnica en la medida que, si los resultados se repiten la técnica es robusta y replicable por productores.

1.9. Estructura de la tesis

Los capítulos que siguen dan cuenta del trabajo de campo que ha sido realizado a fin cumplir con los objetivos de esta investigación.

En el capítulo 2, “*Producción y asignación de biomasa en dos poblaciones clonales de yuyo moro (Acroptilon repens L.) en el Valle Inferior de Río Negro*”, se estudió la relación entre el tiempo térmico y la respuesta fenológica y de crecimiento de *A. repens*, así como el patrón de asignación de biomasa en tanto estrategia de supervivencia de las poblaciones estudiadas.

En el capítulo 3 “*Efecto del tipo de hábitat sobre el patrón espacio-temporal de ramets en poblaciones clonales de Acroptilon repens L.*”, se pone énfasis en el conocimiento del patrón temporal y espacial de la emergencia de ramets de *A. repens* en poblaciones establecidas en tres hábitats contrastantes. La respuesta de la especie a las diferentes condiciones que experimenta en cada sitio permiten visualizar sus principales atributos de invasividad.

En el capítulo 4, “*Interferencia de la maleza invasora Acroptilon repens L. sobre cebolla de trasplante (Allium cepa L. cv. Valcatorce INTA)*”, se estudió la respuesta de dos especies, maleza y cultivo, coexistiendo en un espacio limitado. Se valoró el efecto del aumento en la presión de competencia de la maleza a partir del trabajo en un gradiente de densidad, lo cual asimismo permitió conocer ciertos aspectos de la competencia intra-específica entre ramets de *A. repens*.

En el capítulo 5, “*Plasticidad fenotípica de la planta invasora Acroptilon repens L. en gradiente de luz*”, se explora la respuesta plástica de la especie y su tolerancia a la sombra en base a experimentos realizados en invernadero y en parcelas experimentales a campo.

En el capítulo 6, “*Control de la maleza invasora perenne Acroptilon repens L. (yuyo moro) mediante el cultivo de maíz y soja con tolerancia al glifosato en dos sitios agrícolas del Valle Inferior de Río Negro*”, se presentan y discuten los resultados de cuatro experimentos orientados al control de *A. repens* mediante la técnica de cultivos supresores que incluye la utilización de un herbicida sistémico. Se pone la atención en el empleo de la biomasa subterránea como elemento de

valoración de la efectividad del control.

El capítulo 7 corresponde a la discusión final de la tesis.

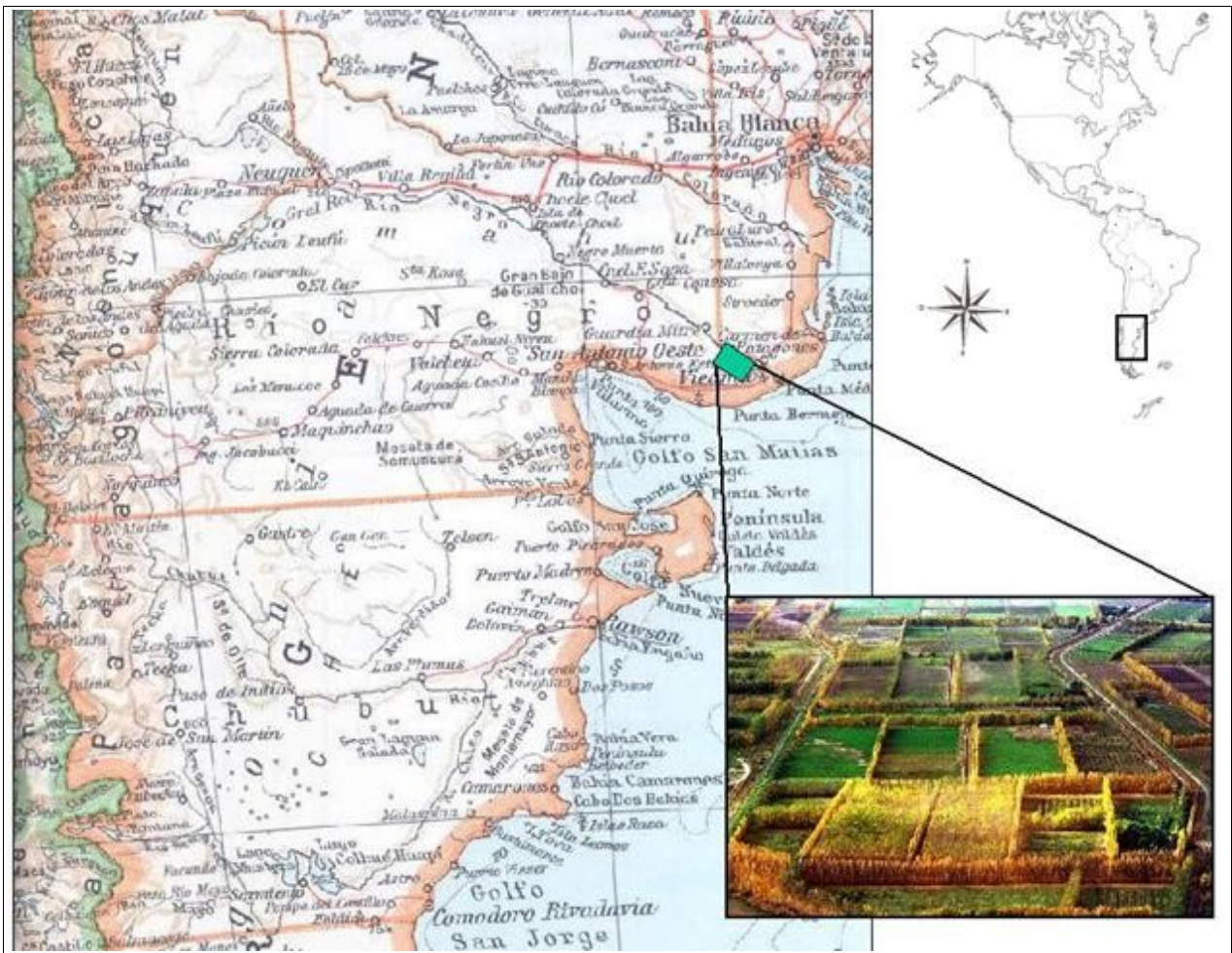


Fig 1.1. Ubicación geográfica del área agrícola del IDEVI en el Valle Inferior de Río Negro, Argentina ($40^{\circ} 36' - 40^{\circ} 48' \text{ LS}$; $63^{\circ} 00' - 63^{\circ} 30' \text{ LO}$).

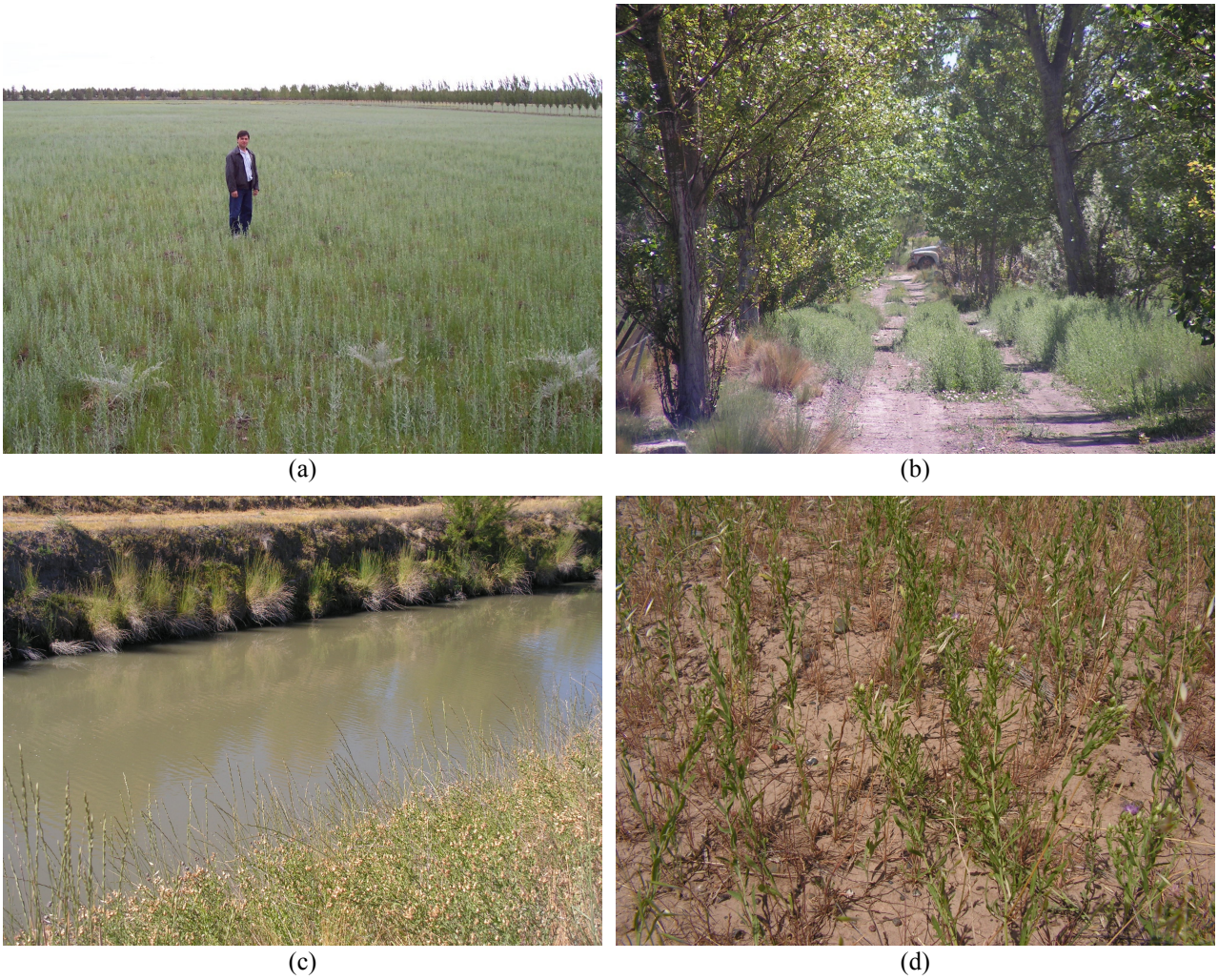


Fig 1.2. El yuyo moro (*Acroptilon repens* L.) se comporta como planta invasora de diversos ambientes en el Valle Inferior de Río Negro: (a) lote bajo riego, (b) camino rural, (c) banquina de canal de drenaje, (d) campo de secano.

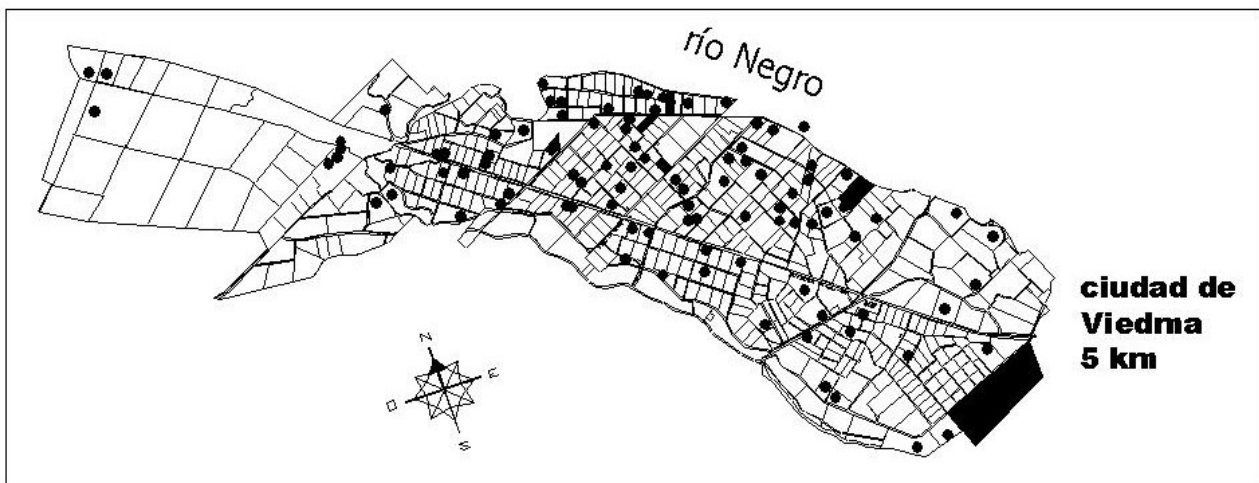


Fig 1.3. Plano de la zona de chacras de IDEVI en el que se indican chacras afectadas por yuyo moro.

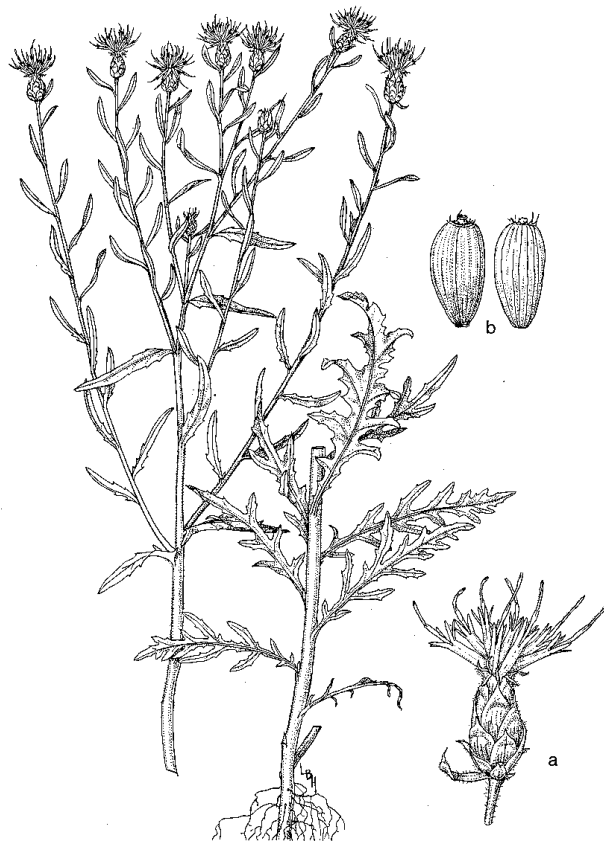


Fig 1.4. Yuyo moro (*Acroptilon repens* L.). Parte basal de la planta mostrando las hojas inferiores del tallo, ramificaciones con hojas superiores y botones florales. a) botón floral con brácteas y flores tubulares pentalobadas, b) aquenios.

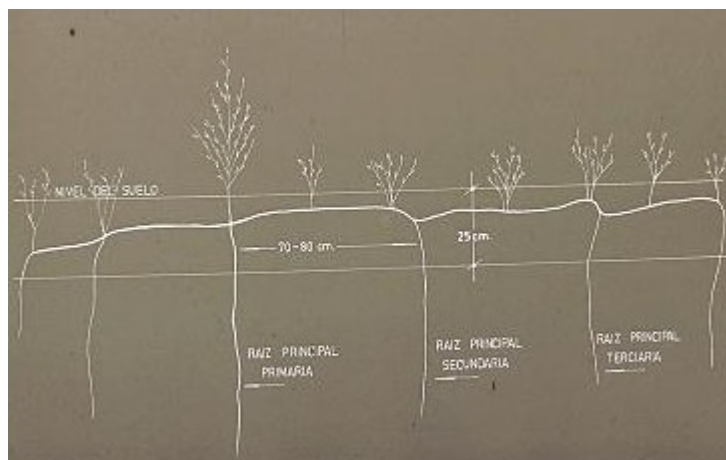


Fig 1.5. Modelo de crecimiento vegetativo y ocupación del espacio del yuyo moro (*Acroptilon repens* L.).

CAPÍTULO 2

Producción y asignación de biomasa

2.1. Introducción

El estudio detallado del crecimiento de las plantas permite cuantificar diferentes aspectos de la biología de las especies, como la duración del ciclo, la definición de las etapas de desarrollo y la distribución de los fotoasimilados en las diferentes partes morfológicas que componen la estructura vegetal. El análisis del crecimiento es básico para comprender mejor los procesos fisiológicos que determinan la producción vegetal y así fundamentar racionalmente las prácticas de manejo (Azofeifa & Moreira 2004).

La multiplicación vegetativa es la principal estrategia de ocupación del espacio en *A. repens* (Koloren *et al* 2008). En este tipo de especies, todo vástago o conjunto de vástagos derivados por multiplicación vegetativa del genet se denomina ramet y es considerado la unidad de crecimiento clonal, capaz de una existencia independiente de la planta madre (Harper 1977). Los ramets de *A. repens* pueden estar próximos a la planta madre o alejados de esta, conectados por raíces gemíferas que adquieren la categoría de espaciadores (Perreta & Vegetti 2005).

En efecto, se sabe que el crecimiento clonal de *A. repens* es la base de mantenimiento de las poblaciones establecidas y el factor clave en el proceso de colonización y supervivencia de la población después de una perturbación (Jacobs & Denny 2006). Aunque la persistencia, colonización y supervivencia de las poblaciones son claramente dependientes del crecimiento clonal, la información sobre la magnitud del crecimiento del sistema de raíces y su consecuente influencia sobre los componentes aéreos no está adecuadamente documentada.

Este vínculo necesario entre el crecimiento del sistema de raíces y el desarrollo de la población de ramets conduce a asumir que el proceso de crecimiento subterráneo es de importancia central para explicar y predecir la productividad de *A. repens* y su crecimiento clonal.

La asignación⁴ de biomasa en los diferentes órganos de las plantas depende de la especie, la ontogenia y el ambiente que experimenta la planta (Poorter & Nagel 2000). En este sentido cabría

4 Definición usada por Poorter & Nagel (2000) en la cual la asignación se refiere a la cantidad de biomasa que está presente en los diferentes órganos de la planta con respecto a la cantidad de biomasa total. No se debe entender el término asignación como sinónimo de la transferencia y ubicación de nuevos incrementos de biomasa (Reich 2002). Los términos asignación y partición son tratados como sinónimos.

esperar que, para una misma especie, sitios de crecimiento diferentes evidencien distinto modelo de partición de biomasa, salvo que, tal como lo señalaran Barajas-Guzmán & Alvarez-Sanchez (2004), la plasticidad de la especie juegue un rol significativo. Este es un punto clave para explorar puesto que es precisamente la plasticidad fenotípica uno de los atributos que caracteriza en general a las plantas invasoras (Mal & Lovett-Doust 2005).

El objetivo de este trabajo es describir los cambios que ocurren en la producción y asignación de biomasa en dos poblaciones de *A. repens* localizadas en chacras bajo riego del Valle Inferior de Río Negro. Comprender la naturaleza del proceso de crecimiento de *A. repens* en las condiciones del Valle Inferior de Río Negro es uno de los pasos básicos para entender el potencial de las poblaciones establecidas con relación a las estrategias de supervivencia que comienzan a explicar el éxito de la especie en el lugar. Un conocimiento coherente del crecimiento, tanto aéreo como subterráneo debería proveer nuevas oportunidades de entender el modelo de ocupación del espacio, asignación de recursos y el potencial competitivo de la especie.

2.2. Metodología

Entre 01/08/2004 – 31/07/2005 se efectuó el seguimiento y caracterización de dos poblaciones clonales de *A. repens* ubicadas en sitios de uso agrícola (Ferrero y Benítez⁵) en parcelas bajo riego del Valle Inferior de Río Negro (Fig 2.1). Las poblaciones estudiadas tenían máxima exposición a las condiciones ambientales pues carecían de interferencia por sombreado o competencia de plantas leñosas (Fig 2.2).

El Sitio Ferrero se encuentra ubicado a 40° 49' 51.53" S; 63° 03' 46.70" O y posee suelo franco-arcilloso de buena aptitud agrícola (pH : 7,18; CE: 1,89 dS/m; N total: 0,14 %). El lote seleccionado había sido nivelado con láser y durante tres años cultivado con avena (*Avena sativa*). Al inicio de las experiencias (17/08/2004) había sido trabajado con labranza superficial consistente en una pasada de rastra de discos. El lote se encontraba severamente afectado por esta maleza desde hace varios años probablemente como consecuencia de la dispersión de raíces gemíferas merced al movimiento de suelo a instancias de la nivelación inicial del predio y al laboreo superficial sistemático (Fig 2.2a).

Por su parte el sitio Benítez, ubicado en 40° 45' 30.21" S; 63° 13' 24.06" O, posee suelo franco arcilloso (pH : 7,80; CE: 1,01 dS/m; N total: 0,25 %) y no había sido sometido a laboreo durante los últimos 3 años. La distribución de la maleza en el paño ocurría en 5 manchones con

5 Ferrero y Benitez son los propietarios de las chacras correspondientes.

superficie entre 250 – 500 m² cada uno (Fig 2.2b).

Durante el período de observación no se efectuó riego, ni se realizó ninguna práctica agrícola en los sitios mencionados.

Mediante cosechas frecuentes se estudió el crecimiento y la respuesta en la partición de biomasa de ambas poblaciones durante un período de 291 días. En cada población se realizaron las observaciones en 4 momentos durante el período de estudio, los cuales no fueron coincidentes entre sitios. En cada oportunidad se tomaron cuatro muestras ubicadas al azar sobre sectores homogéneos del manchón, en parcelas de 30 x 30 cm (Fig 2.3) en las que se contó la cantidad de ramets de *A. repens*, se cortó la biomasa aérea con tijera al ras del suelo y se excavó con pala de punta hasta 45 cm de profundidad a fin de coleccionar la biomasa subterránea. Siguiendo a Poorter & Nagel (2000), se subdividió la biomasa aérea en hojas, tallos e inflorescencias, mientras que la parte subterránea fue particionada en tres categorías coincidiendo con los siguientes rangos de profundidad: 0-15, 15-30 y 30-45 cm. Esto último obedece a un criterio utilitario puesto que los primeros 15 cm de suelo corresponden a la capa arable afectada principalmente por las labranzas secundaria y terciaria, muy frecuentes en la agricultura intensiva. Los segundos 15 cm resultan básicamente afectados por la labranza primaria que se realiza 1 vez al año en la producción hortícola y menos frecuentemente en otras actividades. Por último, la capa inferior es mínimamente disturbada en los campos agrícolas.

Se determinó peso seco (70 °C, 96 h) de hojas, tallos, botones florales y para el caso de las raíces se discriminó la biomasa correspondiente a tres profundidades; 0-15 cm, 15-30 cm y 30-45 cm. Las muestras se pesaron en balanza granataria marca Acculab, modelo VI (0,001 g).

El análisis estadístico de crecimiento y asignación de biomasa se realizó sobre la base de un diseño anidado considerando al sitio como factor principal con dos niveles (Ferrero y Benítez) y al tiempo de crecimiento (t = días contados a partir del 1 de agosto de 2004) como factor anidado, con 4 niveles distintos en cada sitio (t = 30, 103, 212, 291 en Ferrero y t = 50, 140, 233 y 269 en Benítez). Las pruebas de normalidad y homocedasticidad se efectuaron con el programa Assistat 7.5⁶, mientras que para el ANOVA se utilizó el programa Infostat versión 2009⁷. La transformación raíz cuarta del peso fue aplicada a los datos de biomasa aérea total para ajustar a las propiedades de normalidad y homocedasticidad. Aunque es poco corriente, esta transformación ha sido utilizada por algunos autores para el tratamiento de datos de biomasa (Clarke & Warwick 2001; Puente & Juanes 2008). La biomasa subterránea total no fue transformada puesto que los datos presentaron distribución normal y homogeneidad de varianzas. La biomasa correspondiente a componentes específicos (hojas, tallos, capítulos florales y las fracciones de biomasa subterránea indicadas)

6 Assistat versión 7.5 (2008). Dr. Francisco de Assis Santos e Silva. DEAG-CTRN-UFCG, Campina Grande, Brasil.
En: <http://www.assistat.com/indexi.html>

7 InfoStat (2009). InfoStat versión 2009. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

debieron ser transformadas por el logaritmo natural del peso ($p' = \ln(p)$) para alcanzar normalidad y homocedasticidad. Se calculó la tasa de crecimiento relativo (TCR, $\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$) según Radford (1967) mediante la fórmula $\text{TCR} = (\ln p_2 - \ln p_1)/(t_2 - t_1)$, donde p_1 y p_2 corresponde a la biomasa en dos momentos de observación sucesivos (t_1 y t_2).

En cuanto a la asignación de biomasa a partes específicas de las plantas (proporciones), los datos de biomasa aérea total, hojas, tallos, biomasa subterránea total, BS_{0-15} y BS_{15-30} no fueron transformados para su análisis estadístico ya que cumplieron los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Para la proporción de biomasa asignada a los capítulos florales y BS_{30-45} , se procedió a aplicar la transformación $p' = \arcsen(\text{raiz}(p))$, con lo cual se alcanzan las condiciones de normalidad y homocedasticidad en las respectivas distribuciones. Los datos de conteo de ramets fueron transformados por raíz cuadrada.

Se realizó la comparación entre el tiempo térmico y la acumulación de biomasa aérea en las dos poblaciones estudiadas, utilizando al conjunto de datos de las dos poblaciones, tomando una temperatura base de 10°C (Wörz *et al* 2006) a fin de calcular los GDA (grados día acumulados a partir del 1 de agosto).

2.3. Resultados

2.3.1. Acumulación de biomasa

2.3.1.1. Biomasa aérea

2.3.1.1.1. *Biomasa aérea total*: en las dos poblaciones de *A. repens* estudiadas se observó un similar patrón de acumulación de la biomasa aérea total (Fig 2.4). A pesar que la gráfica parece adjudicar mayor biomasa aérea al sitio Benitez, no se encontraron diferencias entre los mismos ($p = 0,497$) pero sí ($p < 0,0001$) para el factor día anidado en sitio (Tabla A-2.1). En los dos lugares del estudio se observó que la biomasa aérea correspondiente a la primer fecha de muestreo fue menor que en el resto del período de crecimiento. En las tres fechas siguientes el peso medio de la parte aérea para ambos sitios (promedio de datos) fue de $186,67 \pm 20,00 \text{ g MS m}^{-2}$. Una mayor dispersión en los datos del sitio Benitez podría ser la responsable de la imposibilidad estadística de asignar unas diferencias que a simple vista parecerían existir entre sitios, al menos para el valor de la biomasa final.

Se observa, en líneas generales, que la biomasa máxima se alcanzaría entre los 100-140 días.

Esta fecha corresponde al período comprendido entre el 9/11 – 19/12, momento a partir del cual no ocurriría crecimiento aéreo posterior (Fig 2.4). La posibilidad de asignar al máximo una fecha más precisa no sería factible con los datos disponibles ya que los momentos de muestreo, no coincidentes en el tiempo, estuvieron distanciados entre si y el momento del máximo registro ocurrió en algún punto del rango entre dos fechas sucesivas, concretamente entre la primera y segunda observación. Un camino para estimar con alguna precisión el momento del máximo es la posibilidad de ajustar a los datos disponibles un modelo de crecimiento mediante el cual se pueda estimar el dato requerido.

Un dato singular es que a pesar que las fechas de muestreo no fueron coincidentes se observó que la pendiente de crecimiento entre la primera y segunda fecha fue similar en ambos sitios. Esto indica una muy alta similitud en el patrón de crecimiento, probablemente en respuesta al ambiente térmico.

2.3.1.1.2. Componentes de la biomasa aérea

2.3.1.1.2.1. *Hojas*: mientras en el sitio Benitez la curva de crecimiento de las hojas de *A. repens* sigue una progresión muy parecida a la de la biomasa aérea, en el sitio Ferrero se aprecia una caída en el valor correspondiente a la última fecha (Fig 2.5). No se encontraron diferencias entre sitios ($p = 0,1936$), los cuales presentaron el mismo patrón de crecimiento. Se encontraron sin embargo diferencias para el factor día anidado en sitio ($p < 0,0001$), lo que indica que ese patrón presenta diferencias en los valores de la variable dependiente en el tiempo (Tabla A-2.2). El valor máximo, calculado como el promedio de sitios para valores no diferentes desde el punto de vista estadístico (F_{103} , F_{212} , B_{140} , B_{233} , B_{269}) fue de $72,90 \pm 7,44$ g MS m^{-2} , que expresa la biomasa media máxima que ambas poblaciones alcanzaron en la etapa de mayor expresión vegetativa, entre los 103-269 días.

2.3.1.1.2.2. *Tallos*: no se encontraron diferencias entre sitios ($p = 0,8168$) aunque si las hubo para el factor día anidado en sitio ($p = 0,0080$). En las dos poblaciones estudiadas se observó que el valor de biomasa asignada a los tallos alcanzó el máximo temprano en la temporada, pues a excepción de la primer fecha de muestreo en cada sitio, las restantes no fueron diferentes entre sí y presentaron un valor medio de $74,78 \pm 10,44$ g MS m^{-2} (Tabla A-2.3). Este valor se mantuvo constante hasta fin del ciclo y constituye el máximo peso seco de tallos (Fig 2.5).

2.3.1.1.2.3. *Capítulos florales*: al comparar la gráfica que ilustra el cambio en el peso seco

de los capítulos florales en ambos sitios, se observa que aparentemente ocurre una tendencia inversa, siendo creciente en Ferrero y decreciente en Benitez (Fig 2.5). Los datos correspondiente a la primer fecha en cada lugar, F₃₀ y B₅₀ respectivamente, no fueron incluidos en el análisis estadístico al estar ausentes las estructuras florales en ambos casos. Para el resto de los datos no se encontraron diferencias entre sitios ($p = 0,9050$) como así tampoco para el factor día anidado en sitio ($p = 0,1264$). Esto indica que la floración ocurrió en un momento determinado y único en el ciclo de la planta, como un evento discreto que solo prolonga en el tiempo la permanencia de las inflorescencias ya formadas en aquel. La biomasa media asignada a flores en los dos sitios de estudio fue de $22,11 \pm 4,67$ g MS m⁻² (Tabla A-2.4). Este constituiría el valor máximo promedio y ya se alcanzaría desde los 100 días de crecimiento, alrededor del 11 de noviembre. Evidentemente lo que ocurre luego corresponde al proceso de maduración de semillas aunque no modifica sustancialmente el flujo de carbohidratos a las estructuras florales.

2.3.1.2. *Biomasa subterránea*: no fue diferente entre sitios ($p = 0,703$), ni entre días anidados en el factor sitio ($p = 0,065$) tal como se observa en la Tabla A-2.5. El peso medio de esta componente (promedio de los dos sitios) fue de $216,67 \pm 15,56$ g MS m⁻². Como no se pudo comprobar que haya existido un incremento en la biomasa subterránea, podría concluirse que ambos sitios estarían en unos valores próximos o coincidentes con la capacidad de carga (Fig 2.4).

2.3.1.2.1. *Fracción 0-15 cm*: no se encontraron diferencias entre sitios ($113,3$ g MS m⁻²; $p = 0,0762$) aunque sí las hubo para el factor día anidado en sitio ($p = 0,0045$), habiéndose observado en los dos lugares la misma biomasa inicial (Fig 2.5, Tabla A-2.6). En el sitio Ferrero no se observó cambio en la biomasa subterránea sino hasta la última fecha en la que pareciera ocurrir un tendencia incremental, aunque sin embargo la masa del sistema subterráneo en esta parte del perfil edáfico no fue estadísticamente mayor que en las fechas precedentes. En el sitio Benitez el incremento ocurrió mas temprano en la estación, entre la primera y segunda fechas de muestreo, aunque estrictamente tampoco puede afirmarse que los valores de biomasa sean distintas, puesto que según el test de Tukey no resultaron estadísticamente diferentes.

2.3.1.2.2. *Fracción 15-30 cm*: no hubieron diferencias entre sitios ($61,1$ g MS m⁻², $p = 0,2435$) ni entre días anidados en el factor sitio ($p = 0,8061$). No se observaron cambios en la biomasa de esta fracción a lo largo de la temporada (Tabla A-2.7, Fig 2.5).

2.3.1.2.3. *Fracción 30-45 cm*: si bien no se registraron cambios en el tiempo dentro de cada

sitio ($p = 0,1079$), hubieron diferencias estadísticas entre sitios ($p = 0,0056$). La menor biomasa correspondió al sitio Benitez con $18,8 \text{ g MS m}^{-2}$ y la mayor a Ferrero con $65,4 \text{ g MS m}^{-2}$ (Tabla A-2.8, Fig 2.5).

2.3.2. Asignación de biomasa

2.3.2.1 *Biomasa aérea*: no se encontraron diferencias entre sitios ($p = 0,6446$), con un promedio de asignación de biomasa a componentes aéreos de $0,356 \pm 0,033$ (35,6 %). Se observaron, sin embargo, diferencias para el factor día anidado en sitio ($p < 0,0001$), donde la primer fecha de muestreo fue, en ambos sitios, menor a las demás, que no se diferenciaron entre si (Tabla 2.1).

2.3.2.1.1. *Hojas*: la proporción de biomasa destinada a las hojas en las dos poblaciones de *A. repens* estudiadas no mostró diferencias entre sitios ($p = 0,27$), calculándose una media de $0,122 \pm 0,0122$ (12,2 %). Se observaron, sin embargo, diferencias para el factor día anidado en sitio ($p = 0,0002$) que corresponden básicamente al sitio Ferrero (Tabla 2.1). En este ocurrió una menor asignación a hojas en las fechas 1 y 4. Por su parte en el sitio Benitez no se observaron diferencias entre fechas de muestreo.

2.3.2.1.2. *Tallos*: no se observaron diferencias entre sitios ($p = 0,9668$), con una media de $0,238 \pm 0,013$ (23,8 %). Tampoco las hubieron entre días anidados en sitio ($p = 0,6149$). Los valores medios para las diferentes fechas de observación pueden verse en la Tabla 2.1.

2.3.2.1.3. *Capítulos*: el factor principal sitio no tuvo efecto significativo en la asignación de biomasa a las estructuras florales ($p = 0,8316$), mientras que para el factor anidado día se ha calculado que la varianza entre días, dentro de al menos un sitio, fue distinta de cero ($p = 0,0196$).

Al visualizar cada sitio por separado se encontró que en el sitio Benitez no existen diferencias entre los valores medios de las dos primeras fechas aunque sí en el sitio Ferrero donde se observó una menor asignación inicial de biomasa a las estructuras analizadas (Tabla 2.1). Esto podría deberse a que en Ferrero el segundo muestreo, que resultó en ambos casos positivo para la presencia de capítulos, se realizó a los 103 días mientras que en Benitez fue a los 140, es decir, poco mas de un mes mas tarde. En la Fig 2.5 es posible visualizar este desfajase.

Un valor promedio del 6,8 % corresponde a la biomasa asignada a los capítulos florales para ambos sitios de estudio (Tabla 2.1).

2.3.2.2. *Biomasa subterránea*: corresponde a la suma de las tres fracciones que la integran (BS_{0-15} ; BS_{15-30} ; BS_{30-45}). No se encontraron diferencias entre sitios ($p = 0,1263$) aunque si para los días en al menos uno de los sitios estudiados ($p < 0,0001$). La mayor asignación correspondió a la primer fecha de muestreo en ambos sitios (inicios de temporada) puesto que la biomasa aérea es despreciable en comparación a la subterránea. Más adelante en la estación los valores se reducen habida cuenta del incremento proporcional de los componentes aéreos. La menor asignación se daría entre los 140 - 212 días (Fig 2.6). El promedio de asignación para biomasa subterránea correspondiente a los dos sitios fue de 64 % (Tabla 2.2).

2.3.2.2.1. *Fracción $BS_{0-15\text{ cm}}$* : se encontraron diferencias significativas ($p = 0,016$) entre los sitios Ferrero (proporción = 0,24 o 24 %) y Benitez (40 %), pero no entre fechas dentro de cada sitio ($p = 0,1159$).

2.3.2.2.2. *Fracción $BS_{15-30\text{ cm}}$* : a partir de la aplicación del ANOVA anidado no se encontraron diferencias entre sitios ($p = 0,3518$), calculándose un promedio de asignación de biomasa de 19 % para esta fracción (prop. = 0,19). El factor día anidado en sitio arrojó diferencias altamente significativas ($p = 0,0031$), con los cual se estima que la varianza entre días para al menos uno de los sitios ha sido distinta de cero. Tanto en Benitez como en Ferrero las dos primeras fechas de muestreo registraron los valores más altos de asignación. A partir de los 100 días la asignación a esta fracción de la biomasa subterránea se comporta como constante (Fig 2.7, Tabla 2.2).

2.3.2.2.3. *Fracción $BS_{30-45\text{ cm}}$* : el ANOVA anidado aplicado a los datos transformados arrojó diferencias significativas para el factor sitio ($p = 0,0192$), con Ferrero (22 %) > Benitez (6 %). También se encontraron diferencias para el factor día anidado en sitio ($p = 0,0012$), donde pareciera deberse a las diferencias observadas entre fechas de muestreo para el sitio Ferrero (Fig 2.7, Tabla 2.2).

2.3.3. *Tiempo térmico de brotación y fenología*: la brotación de *A. repens* ocurre cada año hacia principios de agosto a partir del sistema de raíces gemíferas existente en el suelo. Se encontró que los GDA explicarían adecuadamente la etapa de brotación de la maleza, o sea los primeros 60 días, aproximadamente desde el 1 de agosto al 1 de octubre (Fig 2.8a). Para el resto del período la temperatura acumulada no sería un predictor preciso para biomasa (Fig 2.8b), aunque permitiría dar cuenta adecuadamente del fenómeno general de acumulación (Fig 2.9).

Se aplicó el modelo hipérbola rectangular indicado en la Ec 1 donde el coeficiente a estima

la biomasa máxima y b los GDA en que se alcanza la mitad del valor máximo de la variable dependiente. Sobre la interpretación de esta ecuación sírvanse de referencia los trabajos de Hootsmans & Vermaat (1991) y Bezic (2001).

$$LN_{\text{biomasa aérea}} = (a \cdot \text{GDA}) / (b + \text{GDA}) \quad (\text{Ec 1})$$

Los parámetros estimados resultaron:

$$a = 3,01$$

$$b = 128,71$$

Según este modelo, la biomasa máxima $BA_{\text{max}} = e^{(3,01)}$ correspondería a un valor de 225,6 g MS m⁻², indicando adicionalmente que hacia los 128,71 GDA (08-oct) las poblaciones de *A. repens* alcanzaron el 50 % del valor logarítmico correspondiente a biomasa aérea, unos 50 g MS m⁻² (22 % del máximo).

Dada la tendencia creciente del modelo, esta ecuación predice que la biomasa máxima se alcanzaría a fin de ciclo. Pero como bien se observa en la gráfica de la Fig 2.8 y aunque la tendencia es ciertamente creciente, a partir de los 500 GDA la pendiente es muy pequeña. Con la finalidad de encontrar el punto en la escala de GDA que indique el momento estacional a partir del cual los cambios en biomasa aérea no sean importantes se procedió a ajustar dos rectas por regresión lineal simple, correspondientes a los siguientes períodos:

$$\text{Período 1 (0 – 568 GDA)} \quad y = 0,0197 + 0,0059 \text{ GDA} \quad R^2_{\text{aj}} = 0,80$$

$$\text{Período 2 (363 – 1861 GDA)} \quad y = 2,9405 - 0,0002 \text{ GDA} \quad R^2_{\text{aj}} = 0,01$$

Al igualar las ecuaciones se encuentra el punto de intersección, el cual indicaría el momento en que ocurre el inicio de la etapa de biomasa constante hasta fin de ciclo. En este caso GDA = 478,82.

2.3.4. *Cambio en la densidad de ramets*: la aplicación del ANOVA anidado arrojó diferencias entre sitios ($p = 0,0038$) aunque no lo hizo para la comparación del factor día anidado en sitio ($p = 0,4285$). Esto último indica que la densidad poblacional no cambió durante la temporada, siendo este fenómeno de la misma naturaleza en ambos sitios. En el sitio Benitez se calculó un valor promedio de 100,7 ramet m⁻². En el sitio Ferrero la tendencia pareciera ser creciente, con un incremento probable a fin de la temporada. Este cambio no fue validado estadísticamente, habida

cuenta que las medias entre fechas no fueron diferentes entre si (Fig 2.10), siendo el valor promedio 175,0 ramet m⁻².

2.4. Discusión

2.4.1. *Producción, partición de biomasa y fenología*: el ciclo vegetativo de *A. repens* se extiende desde principios de agosto hasta mediados de abril en el Valle Inferior de Río Negro. La producción de biomasa aérea fue igual en los dos sitios estudiados, habiéndose observado un mismo patrón de crecimiento inicial debido a la coincidencia de las pendientes de acumulación de materia seca en el tiempo. En la comparación estadística de las curvas de biomasa aérea entre sitios no se encontraron diferencias.

En este trabajo se observó que desde el inicio de la brotación la acumulación de biomasa aérea resulta muy bien explicada por el tiempo térmico hasta los 100 GDA (1-oct), correspondiendo este período al estado fenológico de roseta (Fig 2.8; Fig 2.13). A partir de ese momento y hasta los 500 GDA (30-nov) tiene lugar la elongación caulinar e inicios de la floración, con incremento de biomasa aérea más que proporcional al tiempo térmico. Entre 500 – 950 GDA la biomasa aérea incrementa por sobre la subterránea. A partir de los 950 GDA no ocurrirían incrementos significativos de biomasa aérea para las poblaciones locales de *A. repens*, habiéndose observado un máximo de 1,87 ton MS ha⁻¹ (Fig 2.9).

La productividad de las poblaciones de *A. repens* depende de la producción y distribución de materia seca a cada uno de los órganos de la planta, donde tanto hojas, tallos y capítulos florales presentaron biomasa constante a partir de los 100 días desde la brotación (mediados de noviembre), con valores de 0,73; 0,75 y 0,22 ton MS ha⁻¹ respectivamente, sin que se encontraran diferencias entre los dos sitios estudiados. A excepción de la biomasa foliar donde se observó una caída en la última fecha producto de la senescencia de fin de ciclo, en tallos e inflorescencias la biomasa se mantiene constante desde los 100 días hasta fin de ciclo.

Esos resultados indican que la asignación de biomasa a las hojas, tallos y estructuras florales en las poblaciones locales de *A. repens* no dependería del sitio en que la población esté ubicada sino que estaría preferentemente asociada con el modelo ontogénico, que es propio de la especie en el ámbito geográfico de este estudio en particular. Se aprecia que, salvo algunos valores puntuales extremos, para los todos los casos se mantuvo durante el periodo de crecimiento de la maleza un

valor promedio estable. Esta regularidad constituye una evidencia fuerte que asigna a la diferencia ambiental entre los sitios de estudio una incidencia menor, siendo básicamente la partición una estrategia de naturaleza ontogénica donde la plasticidad fenotípica puede llegar a jugar un rol importante que empiece a explicar el éxito de la especie en esta zona.

Entre las estrategias de supervivencia de *A. repens* en el Valle Inferior de Río Negro se destaca particularmente la producción de un sistema de raíces gemíferas como estrategia de comportamiento perenne. Además de funcionar como estructura de propagación clonal y por ende contribuir con la distribución espacial de ramets y, probablemente, con la integración clonal, las raíces de *A. repens* funcionan como órgano reservante que otorga a la especie la capacidad para el rebrote post-disturbio.

Las diferencias observadas entre sitios para la fracción superficial del perfil del suelo (0-15 cm) serían menores y probablemente tengan relación con el manejo de la capa superficial del suelo que se hizo en cada sitio en la temporada inmediatamente anterior. En el sitio Ferrero se había rastreado y eso ocurría como práctica anual en un intento por controlar esta maleza, mientras que en Benítez el suelo no había sido cultivado ni laboreado por lo menos desde una temporada completa. Esta diferencia de manejo podría explicar los menores valores de biomasa en los primeros centímetros del suelo en Ferrero.

Se ha detectado un patrón regular en la asignación de biomasa a las estructuras subterráneas en ambas poblaciones de *A. repens*. Se observó una mayor proporción a inicios del ciclo de crecimiento, lo cual es absolutamente razonable por tratarse de una especie perenne. Posteriormente, en la mayor parte del ciclo, la proporción de biomasa subterránea es bastante regular entre sitios y entre días dentro de cada sitio, con un promedio de 64 %. Este patrón de asignación es bastante mayor al que se encuentra en muchas especies perennes. Yu & Dong (1999) reportan valores para varias especies hierbas perennes como la gramínea rizomatosa *Psammochloa villosa* (26 % - 45 %), *Hedysarum laeve*, *Fabaceae* rizomatosa (25% - 40 %) y la leguminosa perenne rizomatosa *Thermopsis lanceolata* (38 % - 45 %).

Se observó que en los primeros 30 cm. de suelo se ubica entre el 67 % (Ferrero) y 92 % (Benítez) de la biomasa subterránea, representada por la fracción de raíces gemíferas que puede resultar afectada por el laboreo dada la profundidad de la maquinaria de labranza.

La densidad constante de *A. repens* podría representar la existencia de una sola cohorte. La mayor densidad del sitio Ferrero (175 ramets m⁻²) respecto del sitio Benitez (101 ramets m⁻²) podría ser consecuencia del laboreo, un factor que ya se puso en evidencia al analizar el crecimiento de la fracción superficial de la biomasa subterránea. El fraccionamiento habría estimulado en Ferrero la brotación de un número mayor de plantas clonales.

Nótese que a pesar de que existen diferencias en la densidad de ramets entre sitios, no se han observado diferencias en la biomasa aérea comparando ambos lugares. Si a mayor densidad no se corresponde una mayor biomasa aérea se infiere la ocurrencia de competencia intraespecífica, o sea entre ramets de la especie. La biomasa aérea máxima que se alcanzó en ambos lugares está reflejando en todo caso el límite de la capacidad de carga del sistema o de crecimiento de la especie en esta región.

Como la maleza está presente gran parte del año en los sitios invadidos compite con cultivos tanto otoño invernales como primavera estivales.

2.4.2. *Relaciones alométricas de crecimiento (BA/BS⁸ y TCR⁹)*: para el cociente BA/BS y dada la naturaleza de los datos, se ha decidido ajustar una función cuadrática del tipo $y = a x^2 + b x + c$ (Fig 2.11). Como puede apreciarse existe una semejanza muy alta en los modelos correspondientes a las dos poblaciones estudiadas, cuyas fórmulas se presentan en las ecuaciones (Ec.2) y (Ec.3) y constituye un elemento adicional para argumentar la igualdad en la naturaleza de asignación de biomasa.

Ferrero $y = -5 \cdot 10^{-5} x^2 + 0,0176 x - 0,5052$ ($R^2 = 0,61$) (Ec.2, Tabla A-2.9)

Benítez $y = -4 \cdot 10^{-5} x^2 + 0,0156 x - 0,3736$ ($R^2 = 0,30$) (Ec.3, Tabla A-2.10)

En estas ecuaciones de partición, el coeficiente $a < 0$ determina la concavidad hacia abajo en la función de ajuste (parábola). Se observa que en ambas funciones este valor tiene el mismo orden de magnitud, lo cual hace referencia a una alta similitud en el comportamiento de los datos. Un coeficiente b cercano a 0 (cero) indica que el máximo de la función y por ende la máxima proporcionalidad entre las fracciones representadas, ocurre exactamente a mitad del período observado. El coeficiente c indica cuánto se aleja el máximo de la función del valor unidad (1).

8 BA/BS indica la relación entre biomasa aérea y subterránea.

9 TCR corresponde a la tasa relativa de crecimiento.

Pareciera que ambos sitios presentan un similar patrón de asignación de biomasa (Fig 2.6, 2.7 y 2.11). Por lo tanto, si las diferencias entre sitios no fueran significativas, un modelo único construido con la totalidad de los datos sería adecuado para describir los cambios en la asignación de biomasa para el área de estudio. Esta función fue ajustada utilizando el programa Infostat y representada en la Ec.4.

$$y = -4,55 \cdot 10^{-5} x^2 + 0,0168 x - 0,45087 \quad (R^2 = 0,47) \quad (\text{Ec.4, Tabla A-2.11})$$

Siguiendo a Vermaat & Hootsmans (1994) y para detectar la existencia de diferencias entre sitios, es decir, si las ecuaciones correspondientes a cada uno de estos son diferentes desde el punto de vista estadístico, se empleó una regla de decisión basada en el algoritmo F (Ec.5), que considera la comparación de la suma de cuadrados residual de cada modelo respecto de la suma de cuadrados residual de un modelo global construido con el conjunto de datos de los dos sitios.

$$F = \frac{[\text{SC error}_{1+2} - (\text{SC error}_1 + \text{SC error}_2)] / [gl_{1+2} - (gl_1 + gl_2)]}{(\text{SC error}_1 + \text{SC error}_2) / (gl_1 + gl_2)} \quad (\text{Ec.5})$$

El estadístico calculado ($F = 1,66$) fue no significativo, infiriéndose por lo tanto que el conjunto de los datos quedaría mejor descrito por el modelo presentado en la Ec.4. Según esta ecuación, el valor máximo calculado por derivación para $y' = 0$, ocurre a los 168 días, correspondiendo este momento al 02/02 (950 GDA). Esto indicaría que la primera parte del ciclo, desde brotación hasta los 168 días corresponde a una etapa de activo crecimiento vegetativo, donde la parte aérea adquiere proporcionalmente una importancia creciente, desde valores ínfimos a inicios de la temporada con las primeras brotaciones, hasta constituir un valor equivalente al de la biomasa subterránea a los 168 días. En este período se observa que la relación BA/BS posee pendiente positiva (creciente) porque la BA incrementa más rápidamente que la subterránea. La TCR de la parte aérea es alta en este período ($45 \text{ mg g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ en Ferrero y $26 \text{ mg g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ en Benitez), aproximándose a cero a los 168 días, momento del máximo registro de biomasa aérea (Fig 2.12). La caída de la relación BA/BS con posterioridad a los 168 días ocurre por incremento de la BS, observándose que la BA mantiene valores constantes. Sin embargo el incremento de la fracción subterránea no es tan importante como en la etapa anterior. De los 250 días en adelante cae la relación BA/BS, no porque se produzcan rizomas sino por muerte de la parte aérea, manteniéndose constante la biomasa subterránea existente. En ese momento, tanto para los componentes aéreos

como para los subterráneos de las plantas, las TCR decrecen significativamente. En la Fig 2.12 se observa una respuesta consistente entre sitios, quedando explicada la evolución de la relación BA/BS por el cambio en la TCR de cada parte.

Los valores máximos para la TCR de *A. repens* (26-45 mg g⁻¹ día⁻¹) corresponden a la primera parte del ciclo de crecimiento de la maleza y se parecen mas a los de especies leñosas que herbáceas. Así por ejemplo, es frecuente encontrar valores de 40-50 mg g⁻¹ día⁻¹ para algunas especies del género *Fraxinus* (fresnos) y alrededor de 20 mg g⁻¹ día⁻¹ para varias especies del género *Quercus* (Villar *et al* 2004). Por otro lado, las especies de maleza que compiten con los cultivos durante esta época del año tienen TCR mucho mayores. Storkey (2004) cita para *Brassica napus* una TCR de 135 mg g⁻¹ día⁻¹, para *Capsella bursa-pastoris* 233 mg g⁻¹ día⁻¹ y para *Poligonum aviculare* 202 mg g⁻¹ día⁻¹.

Por otro lado y habida cuenta que la tasa de crecimiento de las malezas tiende a disminuir en el tiempo (Hegazy *et al* 2005, Steinmaus & Norris 2002), se tiene que en la época estival el crecimiento de *A. repens* no es comparable con el de la mayoría de las especies de malezas que afectan a los cultivos. Mientras en esta época *A. repens* crece a una tasa entre 0 - 6 mg g⁻¹ día⁻¹, *Amaranthus retroflexus* (349 mg g⁻¹ día⁻¹), *Chenopodium album* (335 mg g⁻¹ día⁻¹) y *Convolvulus arvensis* (100-210 mg g⁻¹ día⁻¹) lo hacen mucho más velozmente (Liebman *et al* 2001; Ziska 2003). Una especie perenne del mismo género, *Centaurea maculosa*, ha evidenciado tasas de crecimiento relativo de 96-200 mg g⁻¹ día⁻¹ (Ziska 2003).

Si una alta TCR es característica central de la capacidad competitiva de las malezas, ¿donde radicaría el perjuicio de esta especie?

Entre los atributos que caracterizan a la biomasa aérea de *A. repens* se encuentra un flujo concentrado de emergencia. Una sola cohorte que ocupa el espacio temprano en la estación podría explicar la capacidad competitiva de la especie mucho mejor que la TCR. La población de ramets establecidos, con la densidad final de plantas propia del sitio invadido, generaría una alta presión de competencia desde los primeros momentos. Desde aquí se comprende la capacidad invasora, especialmente con relación a las poblaciones de especies anuales de ciclo primavera-estival cuya emergencia responde a la temperatura y que en la zona del Valle Inferior empiezan a aparecer especialmente a fines de octubre. El potencial alelopático, puesto en evidencia por varios autores (Fletcher & Renney 1963, Jakupovic *et al* 1986) y corroborado localmente por Gajardo *et al* (2004)

en sus experimentos con tomate y maíz dulce, ayudaría a explicar razones de su dominio.

En vista de lo anterior, es dable adjudicar a los componentes subterráneos de *A. repens* una importancia central al momento de explicar el éxito de la especie invasora. La biomasa subterránea representaría el elemento clave para la evaluación de alternativas de control. En los dos sitios de este estudio se observó una biomasa subterránea de 216,7 g MS m⁻², o sea, 22 ton MS ha⁻¹. Un control que elimine el 50 % de la biomasa subterránea debería destruir o impedir la formación de más de 10 toneladas de raíces (peso seco) por hectárea.

Dentro de los posibles mecanismos de control habría que considerar aquellos que posibiliten el agotamiento de reservas: i) alteración del patrón estacional de asignación de biomasa por cambio en el destino de los recursos (ej. forzando el rebrote por destrucción de biomasa aérea); ii) efecto del sombreado sobre la acumulación y partición de recursos; iii) uso combinado de las anteriores en algún programa de manejo integrado que sea factible de aplicar en áreas afectadas. En este sentido, Dall Armellina & Zimdahl (1988) indican que la especie es sensible a la reducción en la irradiancia, de lo cual se infiere que sería factible el manejo de las poblaciones establecidas a partir del sombreado con cultivos de canopia cerrada .

El laboreo del suelo podría ser una opción aceptable en el control de la biomasa subterránea pero no lograría por si solo conformar una alternativa válida para el manejo de las poblaciones establecidas de *A. repens* ya que promovería incrementos de la densidad por fragmentación. Teniendo en cuenta la capacidad de rebrote y a instancias del estímulo citado, la maleza tendría la capacidad de reconstituir velozmente la estructura subterránea, máxime si la frecuencia de la práctica es baja.



Fig 2.1. Localización geográfica de dos chacras bajo riego de IDEVI en el Valle Inferior de Río Negro (Ferrero y Benitez) donde se encuentran las poblaciones de *Acroptilon repens* estudiadas. Imagen obtenida de Google Earth el 15/07/2009.



a



b

Fig 2.2. Vista de los sitios Ferrero (a) y Benitez (b) con las poblaciones de *A. repens* estudiadas. Las diferencias en el color de la vegetación se deben a que las imágenes fueron tomadas en distinta época del año.



Fig 2.3. Marco de muestreo (0,30 m x 0,30 m) empleado en los estudios de crecimiento de las poblaciones de *A. repens* en el Valle Inferior de Río Negro.

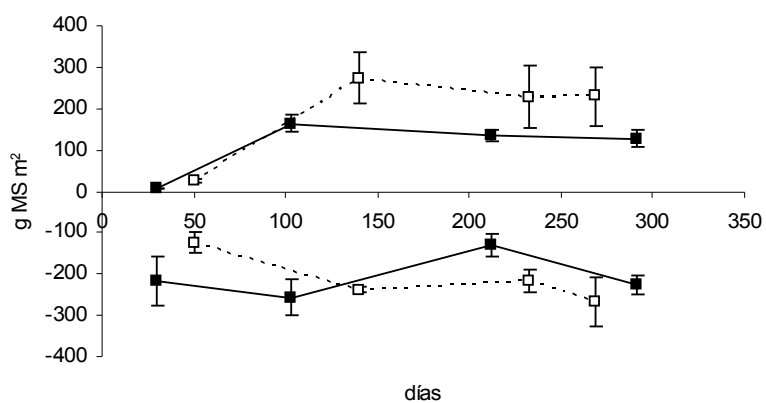


Fig 2.4. Curvas de crecimiento de la biomasa aérea (eje y positivo) y subterránea (eje y negativo) para dos poblaciones clonales de *A. repens* en el Valle Inferior de Río Negro: (■) Ferrero, (□) Benitez. La abscisa indica días desde el 1 de agosto de 2004.

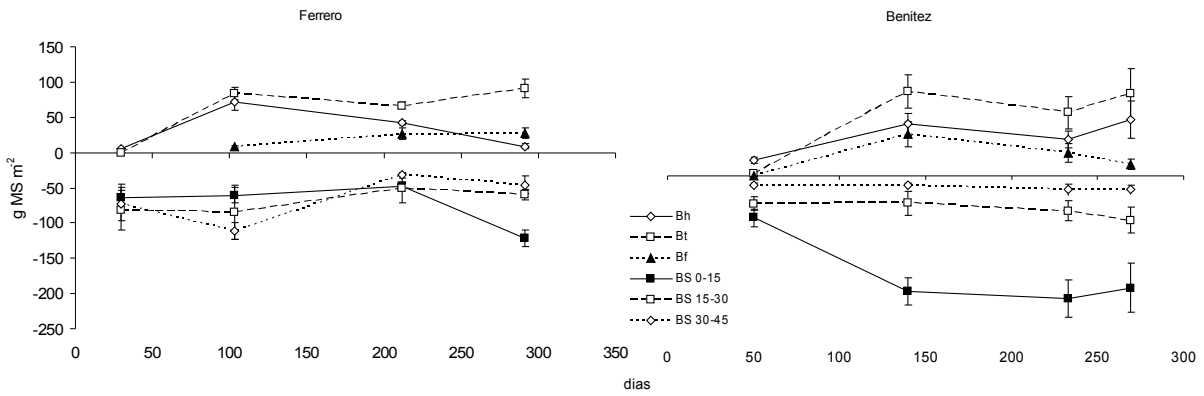


Fig 2.5. Curvas de crecimiento de las diferentes partes de las plantas de *A. repens* en dos sitios agrícolas del Valle Inferior de Río Negro: Ferrero (izq), Benitez (der). Bh: hojas, Bt: tallos; Bf: capítulos florales; BS 0-15: biomasa subterránea para el perfil 0-15 cm; BS 15-30: biomasa subterránea para el perfil 15-30 cm; BS 30-45: biomasa subterránea para el perfil 30-45 cm. Las abscisas indican días desde el 1 de agosto de 2004.

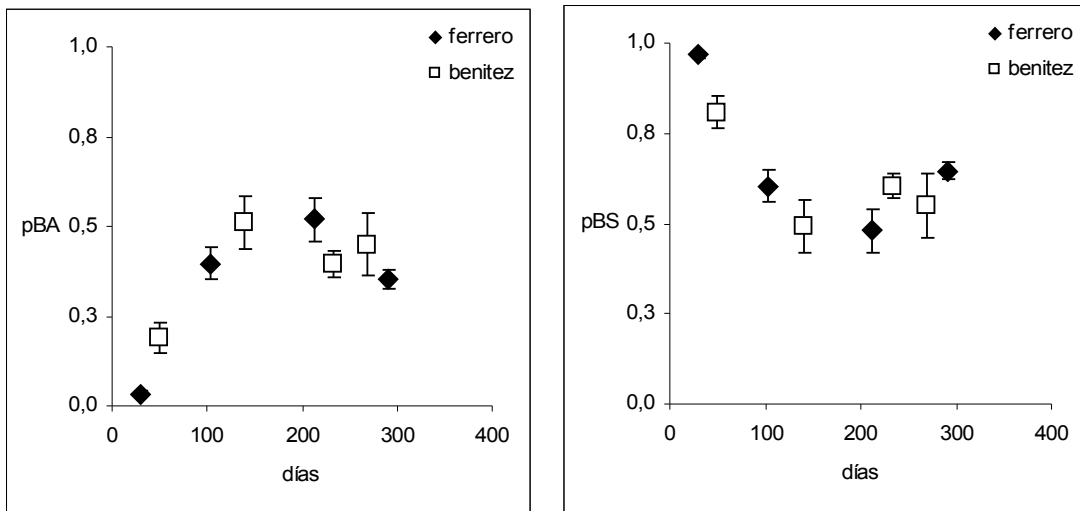


Fig 2.6. Cambio estacional en la asignación de biomasa, como proporción de la biomasa total, para los componentes aéreos (izq) y subterráneos (der) de dos poblaciones clonales de *A. repens* establecidas en chacras bajo riego del Valle Inferior de Río Negro. Las abscisas indican días desde el 1 de agosto de 2004.

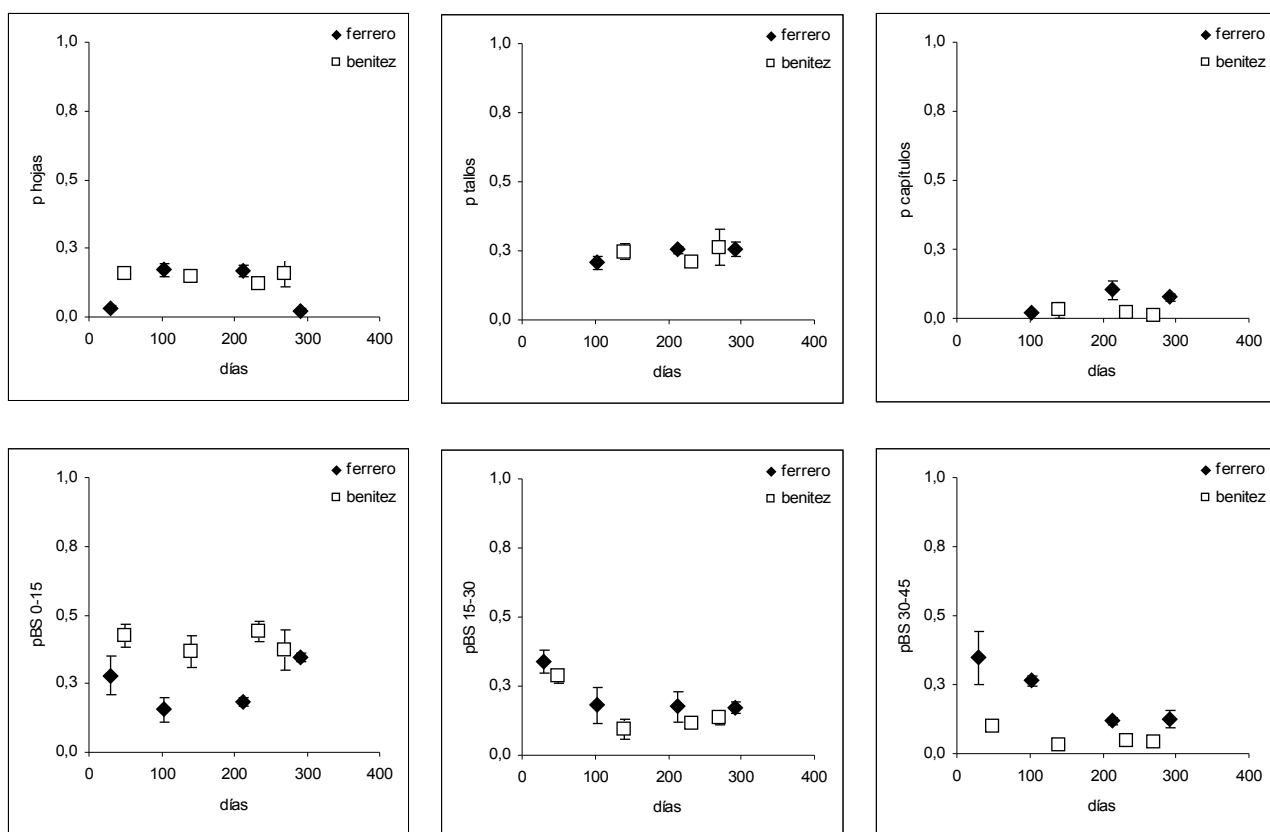


Fig 2.7. Cambio estacional en la asignación de biomasa, como proporción de la biomasa total, para los componentes aéreos (hojas, tallos y capítulos florales) y subterráneos (fracciones 0-15 cm, 15-30 cm y 30-45 cm) de dos poblaciones clonales de *A. repens* establecidas en chacras bajo riego del Valle Inferior de Río Negro. Las abscisas indican días desde el 1 de agosto de 2004.

Tabla 2.1. Asignación de biomasa a componentes aéreos para cuatro fechas de muestreo (días desde el 01/08/2004) en dos poblaciones clonales de *Acroptilon repens* (sitio Ferrero y sitio Benitez) establecidas en chacras bajo riego del Valle Inferior de Río Negro. Los valores indican proporción de la biomasa total seguido por el error estándar de la media. Las letras indican diferencia estadística para el test de Tukey ($\alpha = 0,05$).

Sitio	días	Biomasa aérea			Hojas	Tallos	Capítulos
Ferrero	30	0,033	(0,008)	a	0,033	(0,008)	a
	103	0,396	(0,044)	bc	0,171	(0,023)	b
	212	0,521	(0,061)	c	0,166	(0,020)	b
	291	0,340	(0,025)	bc	0,023	(0,008)	a
Media del sitio		----	----		----	----	
Benitez	50	0,191	(0,043)	ab	0,158	(0,016)	b
	140	0,509	(0,074)	c	0,149	(0,018)	b
	233	0,396	(0,036)	bc	0,123	(0,011)	ab
	269	0,449	(0,088)	c	0,155	(0,047)	b
Media del sitio		----	----		----	----	
Promedio de sitios		0,356	(0,033)		0,122	(0,012)	
					0,238	(0,013)	
							0,068
							(0,011)

Tabla 2.2. Asignación de biomasa a componentes subterráneos para cuatro fechas de muestreo (días desde el 01/08/2004) en dos poblaciones clonales de *Acroptilon repens* (sitio Ferrero y sitio Benitez) establecidas en chacras bajo riego del Valle Inferior de Río Negro. Los valores indican proporción de la biomasa total seguido por el error estándar de la media. Las letras indican diferencia estadística para el test de Tukey ($\alpha = 0,05$).

Sitio	días	Biomasa subterránea total		Biomasa subterránea (0-15 cm)	Biomasa subterránea (15-30 cm)	Biomasa subterránea (30-45 cm)
Ferrero	30	0,97 (0,01)	c	0,28 (0,07)	0,34 (0,04) c	0,35 (0,098) c
	103	0,60 (0,04)	ab	0,16 (0,04)	0,18 (0,06) abc	0,26 (0,017) bc
	212	0,48 (0,06)	a	0,18 (0,02)	0,18 (0,06) abc	0,12 (0,012) ab
	291	0,65 (0,03)	ab	0,35 (0,01)	0,17 (0,02) abc	0,12 (0,030) ab
	Media del sitio	----	----	0,24 (0,028) A		0,22 (0,034) B
Benitez	50	0,81 (0,04)	bc	0,42 (0,04)	0,28 (0,02) bc	0,10 (0,010) a
	140	0,49 (0,07)	a	0,36 (0,06)	0,09 (0,04) a	0,03 (0,011) a
	233	0,60 (0,04)	ab	0,44 (0,04)	0,12 (0,02) ab	0,05 (0,012) a
	269	0,55 (0,09)	a	0,37 (0,07)	0,13 (0,02) ab	0,04 (0,011) a
	Media del sitio	----	----	0,40 (0,026) B		0,06 (0,008) A
Promedio de sitios		0,64 (0,033)	----		0,19 (0,019)	----

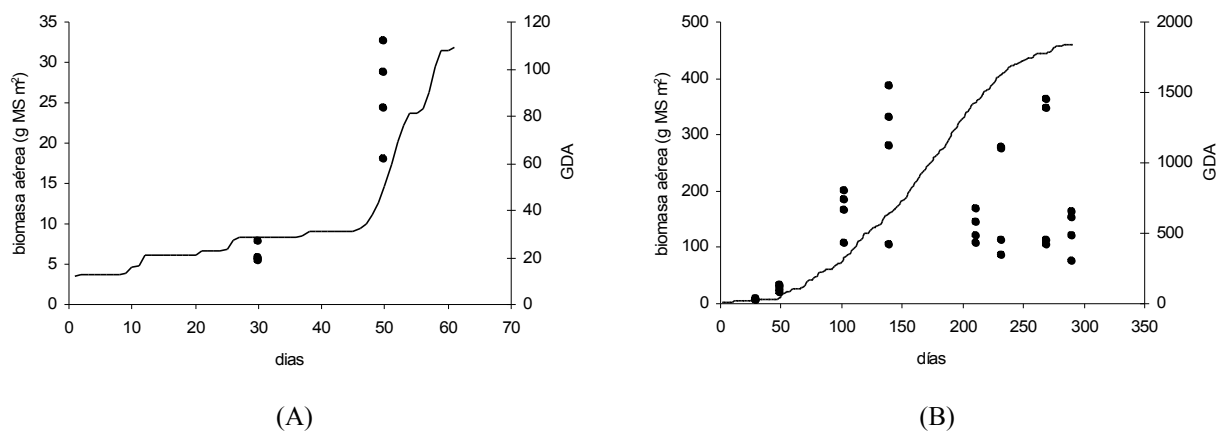


Fig 2.8. Progresión del tiempo térmico en GDA_{10}^{10} (línea llena) y de la biomasa aérea de *Acroptilon repens* (puntos) en el Valle Inferior de Río Negro. (A) primeras brotaciones, (B) ciclo completo.

10 GDA_{10} : grados día acumulados con base $10^{\circ}C$ a partir del día 1^o de agosto.

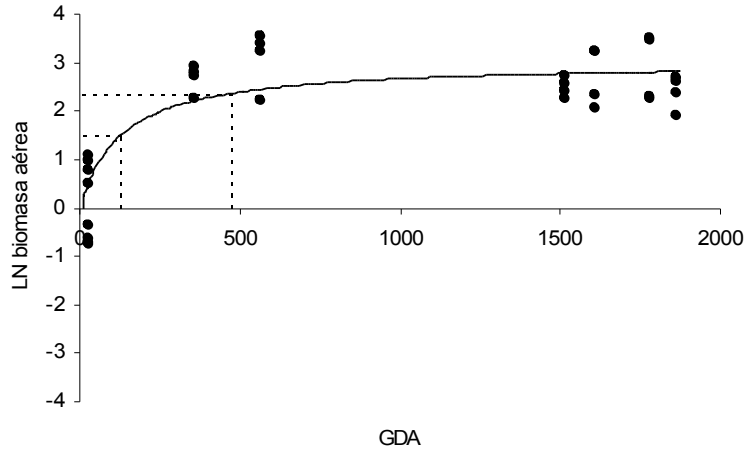


Fig 2.9. Patrón de acumulación de biomasa aérea de *Acroptilon repens* (LN peso seco) en el Valle Inferior de Río Negro en función del tiempo térmico (GDA). Valores observados (●), valores predichos (línea). Las líneas punteadas indican los parámetros del modelo estimados en Ec 1.

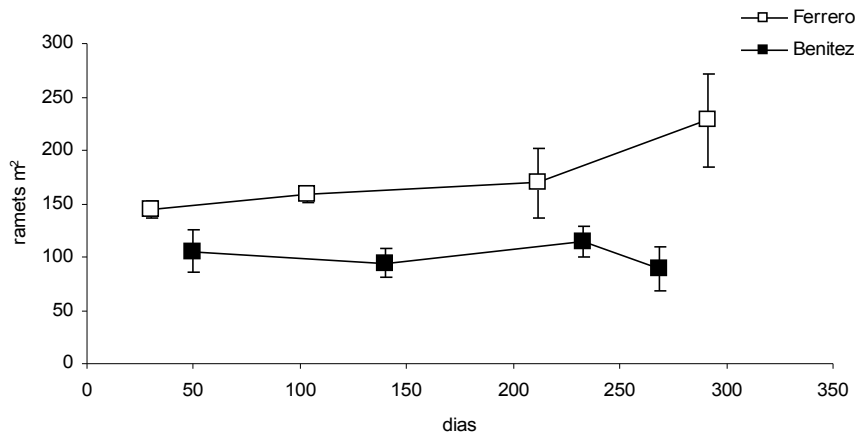


Fig 2.10. Cambio en la densidad de ramets de *A. repens* en dos sitios agrícolas del Valle Inferior de Río Negro durante la temporada 2004 / 05.

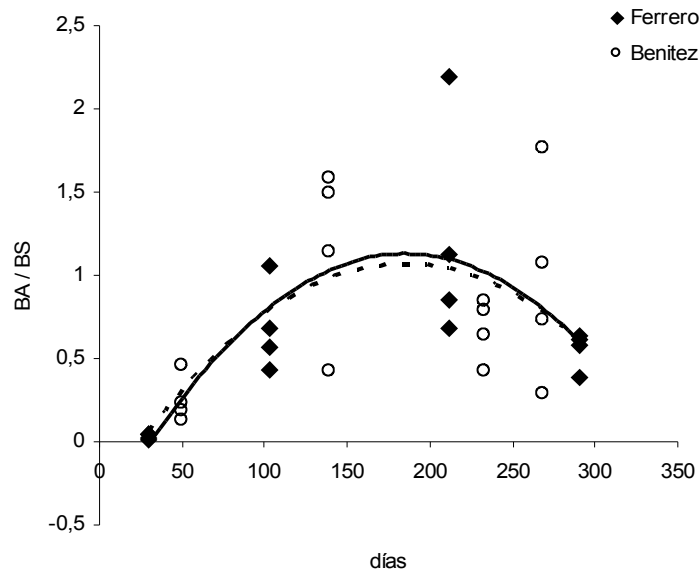


Fig 2.11. Evolución de la relación BA/BS en dos poblaciones clonales de *Acroptilon repens* del Valle Inferior de Río Negro durante un ciclo anual de crecimiento. Línea llena: ajuste no lineal para el sitio Ferrero. Línea punteada: ajuste no lineal para el sitio Benitez.

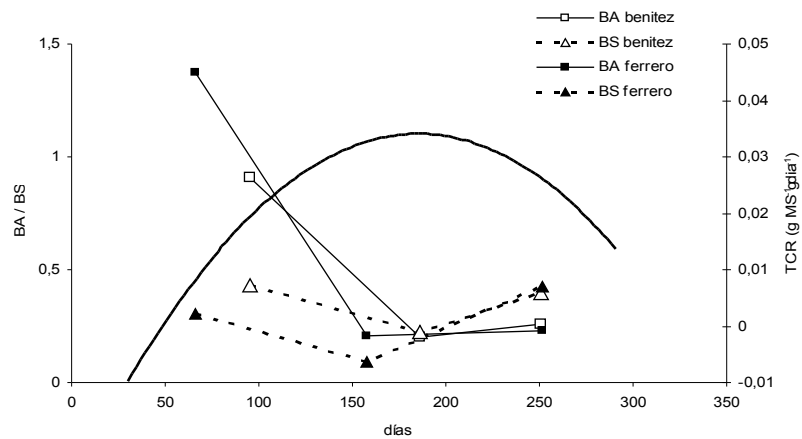


Fig 2.12. Relaciones alométricas de crecimiento en dos poblaciones clonales de *Acroptilon repens* del Valle Inferior de Río Negro. Las líneas rectas representan la TCR ($\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$) para los componentes aéreos (línea llena) y subterráneos (línea punteada). La línea curva indica BA/BS (modelo único para los dos sitios).

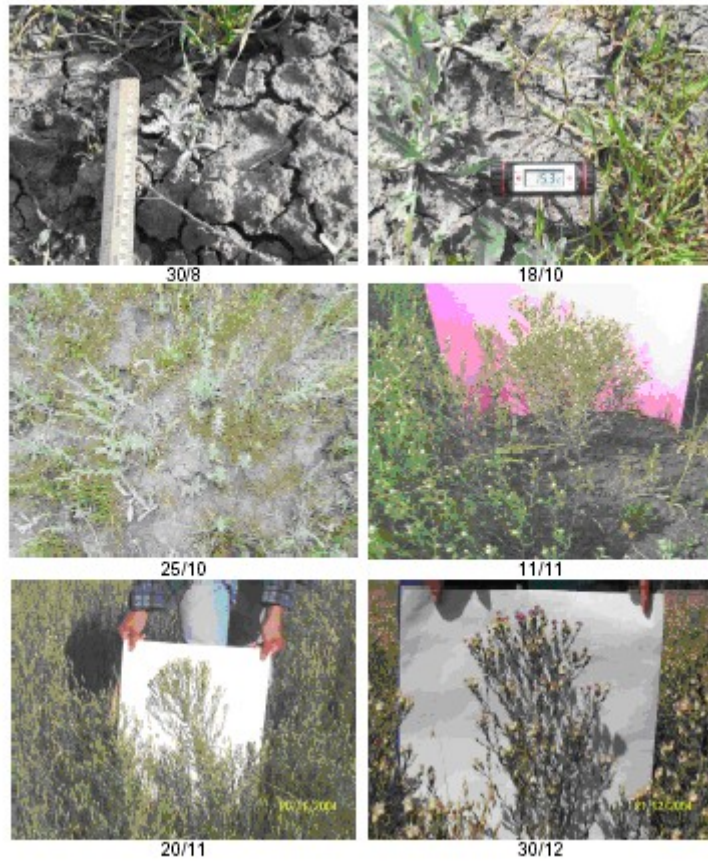


Fig 2.13. Secuencia fenológica de *Acroptilon repens* en el Valle Inferior de Río Negro.

CAPÍTULO 3

Efecto del tipo de hábitat sobre el patrón espacio-temporal de ramets

3.1. Introducción

La mayor parte de los trabajos publicados sobre las invasiones vegetales se refiere a procesos que ocurren en hábitats naturales o seminaturales por sus efectos negativos sobre la biodiversidad (Mack *et al* 2000). Sin embargo la mayor cantidad de especies exóticas puede encontrarse en hábitats con estadíos sucesionales tempranos, fuertemente disturbados por la actividad humana y que, consecuentemente, muestran una alta susceptibilidad a la invasión de nuevas especies. Es por ello que las áreas de cultivo representan un sitio adecuado para la colonización de especies exóticas debido a que el laboreo sistemático crea ventanas de oportunidad para el establecimiento de los invasores (Soukup *et al* 2004).

Muchas de las especies vegetales más abundantes del mundo son plantas clonales, siendo este un atributo de invasividad particularmente importante (Milbau & Stout 2008). El crecimiento clonal permite la formación de agregados de alta densidad y activa captura de recursos, con la localización de módulos en el espacio que colonizan a una alta tasa de expansión. En estas especies, la densidad poblacional y las tasas de expansión están en función del reclutamiento de módulos asexuales, así como de su crecimiento vegetativo posterior y la supervivencia de los reclutados (Wright & Davis 2006).

Comprender los atributos de la especie invasora puede aumentar nuestra capacidad para predecir, prevenir y manejar las invasiones (Burns 2006).

Por tratarse de una planta clonal es posible distinguir dos niveles estructurales en las poblaciones de *A. repens*: i) un conjunto de clones (individuos genéticos) y ii) un número mayor de ramets (individuos funcionales). Los ramets, en tanto nivel de organización de las poblaciones clonales, son módulos de crecimiento producidos vegetativamente que poseen sistema radical y componentes aéreos (Harper 1977, Czarneka 2008). Estos últimos permanecen conectados fisiológicamente a través del aparato radicular, pueden reproducirse sexualmente y contribuir al crecimiento vegetativo del clon al que pertenecen (White 1979; Harper 1981).

La planta clonal establecida es entonces una población de ramets de distinta edad y origen,

que se encuentran conectados morfológicamente y dada la separación espacial, pueden experimentar distintas condiciones edáficas y climáticas (Agha & Marshall 2001), de manera que al cuantificar la variación demográfica intraespecífica se dispone de una herramienta importante para conocer la diversidad que opera en la respuesta de la maleza en ambientes contrastantes.

¿Cuál es la variación espacial (entre poblaciones) y temporal (dentro de un período específico de tiempo) en la densidad y tamaño de ramets? ¿Cuál es la capacidad de regeneración vegetativa en estas poblaciones y cuál la tasa de mortalidad de ramets? ¿Cuál sería entonces la implicancia de lo anterior para la persistencia de las poblaciones de *A. repens* en el Valle Inferior? ¿Está la densidad de *A. repens* regulada por las características físicas del ambiente como la disponibilidad de luz?

En el caso particular de *A. repens*, este abordaje es de suma utilidad para estimar la evolución probable de la invasión de acuerdo a las características del ambiente afectado, así como para encontrar las mejores opciones de manejo para cada hábitat, proscribir prácticas promotoras y favorecer otras que se comporten como supresoras.

El objetivo de este trabajo fue analizar la variabilidad espacio-temporal de ramets en poblaciones de *A. repens* bajo tres diferentes condiciones de sitio frente a la hipótesis de plasticidad fenotípica como atributo de invasibilidad en ambientes contrastantes.

3.2. Metodología

Se estudiaron tres poblaciones de *A. repens* ubicadas en hábitats diferentes con el objeto de documentar la variación demográfica durante un período central en el ciclo de la especie. Para ello se trabajó en tres ambientes, a los cuales se denominó como sitios DIS por disturbio, HER por herbivoría y SOM por sombra (Fig 3.1).

El sitio DIS corresponde a un parche homogéneo y monoespecífico originado en la invasión de un espacio de agricultura bajo riego¹¹, el cual no había sido cultivado en los últimos años, pero si laboreado con rastra de discos en varias oportunidades cada año con la finalidad de realizar control mecánico de *A. repens*. El sitio es calificado como de alto disturbio, sin riego y con plena

11 Se trata del mismo sector denominado “Ferrero” que fuera descrito en el Cap. 1

exposición a la luz solar (Fig 3.2a). El sitio HER se encuentra ubicado en proximidades del primero, cerca del alambrado de un campo de secano vecino a la propiedad en que se encuentra el anterior. El sitio nunca fue regado y posee una plena exposición a la luz solar. Aunque no posee historia de disturbio de suelo el lugar presenta una cierta recurrencia en eventos de herbivoría por caprinos (Fig 3.2b). El sitio SOM está ubicado dentro del campo de regadío del sitio DIS pero corresponde a un parche de *A. repens* invasor de una cortina forestal de *Eucalyptus sp.* El sitio carece de disturbio de suelo aunque la población estudiada crece bajo la canopia de los árboles con un acceso limitado a la luz solar por sombreado (Fig 3.2c).

En cada sitio se definieron al azar tres unidades experimentales de 1 m² dentro de cada una de las cuales se dispuso una parcela de muestreo de 0,09 m² (30 x 30 cm) que se mantuvo fija en el mismo lugar durante todo el período de observación. En el período comprendido entre el 14/10/2005 – 25/2/2006 se establecieron 10 fechas de muestreo¹² en las cuales se realizó el conteo de ramets por parcela, se determinó la cantidad de ramets nuevos y muertos, midiéndose la altura de cada uno. Desde la fecha 7 en adelante (16/1) se observaron en el sitio HER algunos ramets cortados por efecto del pastoreo con caprinos y aunque el fenómeno no produjo incremento de mortalidad, fue necesario tomar la altura de ramets solo en los que no mostraban evidencia de herbivoría. En la primer fecha de observación se colectó la biomasa aérea y subterránea a 30 cm de profundidad en tres réplicas por sitio (una por unidad experimental) ubicadas en posiciones cercanas al emplazamiento de las parcelas permanentes. El peso seco de cada fracción se obtuvo mediante secado de las muestras a 60 °C (72 h) y pesado con balanza granataria marca Acculab, modelo VI (0,001 g). Este procedimiento se repitió al finalizar el ciclo de la maleza, el 13/6/2006, aunque solo se determinó biomasa subterránea en esta oportunidad.

Análisis de datos: para comparar la densidad de ramets entre sitios y su variación temporal se aplicó análisis de medidas repetidas (análisis de la varianza multivariado) mediante el programa Infostat versión 2009. Las propiedades de normalidad y homocedasticidad se analizaron mediante el programa Assistat versión 7,5¹³ y cuando no fue posible alcanzar estos requisitos se aplicaron los test no paramétricos más adecuados. Las frecuencias temporales de reclutamiento y mortalidad fueron analizadas bajo la hipótesis de similaridad en los patrones de reclutamiento/mortalidad de ramets entre sitios mediante el test de Kolmogorov-Smirnov para pares de muestras, el cual es una útil herramienta para comparar frecuencia de eventos ya que informa si dos muestras provienen de

12 Fechas: 14 y 26-oct, 04 y 22-nov, 13 y 29-dic, 16-ene, 03, 17 y 25-feb.

13 Assistat versión 7.5 (2008). Dr. Francisco de Assis Santos e Silva. DEAG-CTRN-UFMG, Campina Grande, Brasil.
En: <http://www.assistat.com/indexi.html>

la misma distribución, es decir si pertenecen a la misma población estadística. Entonces, se construyeron histogramas para frecuencia relativa de reclutamiento en cada sitio. Para comparar las frecuencias espaciales de reclutamiento y mortalidad se empleó el estadístico de Mann-Witney (W) para frecuencias medias en cada sitio (frecuencia espacial¹⁴ con promedio de fechas). Para el análisis de las intensidades de reclutamiento y mortalidad de ramets se efectuó un análisis de la varianza no paramétrica por períodos (Kruskal-Wallis) debido a la falta de normalidad de los datos y la prueba de t-Student para la comparación entre sitios en la última fecha de muestreo. Para comparar la altura de ramets entre sitios y su variación temporal se aplicó ANOVA de medidas repetidas, analizándose la frecuencia relativa de alturas mediante la valoración del coeficiente de asimetría de Fisher (Ec.1).

$$g_1 = [(1/n) * \sum (x_i - xm)^3 * n_i] / [((1/n)*\sum(x_i-xm)^2*n_i)]^{3/2} \quad (\text{Ec.1})$$

donde n = número de datos, n_i = enésimo dato; x_i = posición del enésimo dato n_i en el eje x , xm = posición de la media en el eje x . Se aplicó el test de normalidad de Jarque-Bera, basado en los datos de asimetría y curtosis (Bai & Ng 2005) para una distribución Chi-cuadrado con 2 grados de libertad¹⁵, a fin de estimar si efectivamente en la distribución de frecuencias de cada fecha y hábitat dominan plantas chicas o grandes. Si el estadístico JB es no significativo indica que la mayor proporción de plantas posee un tamaño próximo a la media. Un valor de JB significativo indica que la curva de frecuencias no es normal y por ende hay una proporción significativa de plantas cuyo tamaño es mayor o menor que la media (según el signo del coeficiente de asimetría).

$$JB = (n/6)*A^2 + (K - 3)^2 / 4 \quad (\text{Ec.2})$$

donde: n = número de datos; A = coeficiente de asimetría; K = coeficiente de curtosis.

Se calculó la tasa de cambio relativo en la altura de ramets (TCR) mediante la fórmula presentada en la Ec.3.

$$TCR = (\text{Ln } h_2 - \text{Ln } h_1) / (t_2 - t_1) \quad (\text{Ec.3})$$

Donde:

h_2 = Altura de ramets en fecha 2

14 Frecuencia espacial = Número de muestras con registro positivo para reclutamiento o mortalidad (según sea el caso) / Número de muestras totales.

15 Infostat 2009

h_1 = Altura de ramets en fecha 1

$(t_2 - t_1)$ = diferencia de tiempo en días entre las fechas del período considerado

Se calculó la correlación existente entre las variables densidad y frecuencia temporal con las intensidades de reclutamiento y mortalidad de ramets mediante el programa Infostat 2009, estimándose la significación de la prueba mediante el estadístico que se indica en la Ec.4.

Si $r > \text{Valor ref.} \rightarrow p \text{ NS.}$

$$\text{Valor ref.} = ESr * t_{(0,05; 6 \text{ g.l.})} \quad (\text{Ec.4})$$

donde $ESr = \sqrt{(1-r^2)/(n-2)}$; r = coeficiente de correlación; n = número de datos.

3.3. Resultados

3.3.1. *Densidad de ramets*: durante las primeras 9 de 10 fechas de observación la población del sitio DIS no mostró cambios en la densidad de ramets, coincidiendo en sus valores con el nivel poblacional indicado por la línea punteada que indica la densidad existente al inicio del período de observación el 14/10/2005 y que corresponde a 381 ramets m^{-2} . En la última fecha se observó una importante disminución, por cuanto la densidad en ese momento fue de 203 ramets m^{-2} , 47 % menor que la primer y ante-última fechas, las que a su vez fueron iguales entre sí (Fig 3.3).

La población del sitio HER, en cambio, mostró una tendencia creciente en el tiempo, desde 67 ramets m^{-2} en la primer fecha hasta 86 ramets m^{-2} en la fecha 9 (Fig 3.4). Esto se corresponde con un incremento del 28,3 %, ocurrido de manera progresiva en el tiempo. La caída en la densidad observada en la última fecha no pareciera ser tan prominente si se la compara con la registrada en el sitio DIS. Mientras en la fecha 9 la densidad fue de 86 ramets m^{-2} , en la fecha 10 fue de 74 ramets m^{-2} , representando esto una disminución del 13 %. El cambio general del período fue positivo del 12 % si se compara las densidades de las fechas 1 y 10.

En la población del sitio SOM la tendencia general fue decreciente aunque con un pico a mitad del período observacional que alcanzó a recomponer la densidad inicial marcada en línea punteada (Fig 3.5). Entre las fechas 1 (49 ramets m^{-2}) y 9 (40 ramets m^{-2}) se observó una reducción

del 18 % en la densidad de ramets. Al final del período del estudio se observa una caída en la densidad poblacional que representa una reducción del 7,7 % respecto de la fecha anterior, pasando de 43 a 40 ramets m⁻². El cambio general de la densidad en este sitio, entre las fechas 1 y 10, fue de -18 %.

El análisis de medidas repetidas indicó sin embargo que para el período comprendido entre las fechas 1 y 9 no se observó efecto tiempo (Tablas A-3.1 y A-3.2). Esto quiere decir que en esta parte más o menos estable del ciclo de la maleza la densidad dentro de cada sitio se mantuvo constante entre fechas con valores no diferentes desde el punto de vista estadístico.

Para la comparación entre sitios a lo largo del período observacional se observó que la densidad de ramets integrada en el tiempo fue distinta entre sitios ($p = 0,0002$; Tabla A-3.3), correspondiendo el valor más alto al sitio DIS (209,00)¹⁶ y el menor a los sitios HER (41,67) y SOM (25,17) que no se diferenciaron entre si (Tabla A-3.4)¹⁷.

Teniendo en cuenta que mediante el análisis estadístico de medidas repetidas no se detectó efecto de la variable tiempo ($p = 0,34$; Tabla A-3.2) se promediaron los datos para conocer la densidad en cada sitio, resultando los siguientes valores: DIS = 386 ± 13 ramets m⁻²; SOM = 47 ± 2 ramets m⁻²; HER = 77 ± 6 ramets m⁻². No se encontró evidencia de interacción tiempo *vs* sitio ($p = 0,65$; Tabla A-3.5).

Al final del período de observación, en la fecha 10, se observó una reducción en la densidad poblacional que pareciera ser *a priori* de magnitud diferente entre sitios (Fig 3.3, 3.4 y 3.5). Se calculó la proporción de disminución de la densidad (pD) acontecida entre las fechas 9 y 10 para cada sitio, comparándose de a pares mediante el test no paramétrico de Mann-Witney que fue empleado debido a la falta de normalidad de los datos (Fig 3.6). Mientras los sitios HER ($pD = -0,11 \pm 0,11$) y SOM ($pD = -0,10 \pm 0,12$) no mostraron diferencias significativas ($p > 0,99$), la comparación de los mismos *versus* el sitio DIS ($pD = -0,47 \pm 0,08$) arrojó diferencias para un $\alpha = 0,10$ (Tabla A-3.6). Esto indica que la magnitud de la reducción en la densidad fue mayor en el sitio DIS que en los otros dos sitios estudiados. Es decir, mientras que a la finalización del período de observación se midió en los sitios SOM y HER una reducción en la densidad de ramets vivos de 10,5 % en promedio, para el sitio DIS la reducción fue de casi el 50 %. Un cambio de esta naturaleza está marcando en todos los sitios una fluctuación más importante que la que ocurre

16 Corresponde a valor de densidad integrado en el tiempo.

17 Los valores indicados fueron calculados excluyendo la última fecha puesto que se incurriría en grave desvío debido a mortalidad masiva de ramets por fin de la primera cohorte. Las conclusiones son válidas para la primer cohorte.

durante el período observado y, adicionalmente, indica que este fenómeno es diferente en uno de los tres sitios. Probablemente el estudio de la dinámica del reclutamiento y la mortalidad arroje luz a la cuestión.

3.3.2. *Dinámica del reclutamiento y la mortalidad de ramets*

3.3.2.1. *Frecuencia y distribución temporal*: en el momento de la primera observación, realizada a 75 DDIB¹⁸ se observó una densidad de ramets en cada sitio que corresponde a la emergencia inicial y, según se infiere de datos previos, ocurriría como flujo único concentrado en el tiempo (ver Cap. 2). A partir de ese momento se observa que el cambio en la densidad poblacional de *A. repens* sigue un patrón diferente en cada lugar, siendo constante en el sitio DIS (Fig 3.3), creciente en HER (Fig 3.4) y decreciente en SOM (Fig 3.5). La citada tendencia resulta del balance entre los procesos de emergencia (reclutamiento) y mortalidad de ramets entre pares de fechas sucesivas.

De esta manera puede observarse que en el sitio DIS a cada evento de reclutamiento acompañó uno contemporáneo y de similar magnitud en la mortalidad (Tabla 3.1), de manera que la densidad poblacional se mantuvo constante para todo el período de estudio (Fig 3.3). Al final de dicho período ocurrió un evento de mortalidad más importante que los precedentes en su magnitud, el cual sin embargo fue acompañado de un reclutamiento más importante que los anteriores. Este cambio en el patrón de muertes y brotaciones podría constituir evidencia de inicio de una segunda cohorte, que se entendería como un pulso brotaciones más importante en relación con los anteriores debido a la liberación de hábitat como consecuencia de la muerte de ramets acontecida en esa fecha.

La emergencia continua de ramets durante el período de estudio ocurrió igualmente en los otros dos ambientes, aunque pareciera que no son necesariamente coincidentes en el tiempo los eventos de reclutamiento y mortalidad. En el sitio HER se dio una tendencia creciente en la densidad, que no alcanzó a ser validada desde el punto de vista estadístico (Tabla A-3.2). Se observa que la tendencia creciente responde a eventos de reclutamiento (0 – 5 eventos según micro-sitio) que se suceden en varios momentos durante el ciclo de crecimiento, sin que se observe mortalidad sino hasta el fin del período estudiado (Tabla 3.1; Fig A-3.1). Igual que en el sitio DIS, en la última fecha de observación ocurrió una alta mortalidad, acompañada de un reclutamiento moderado (Fig 3.4).

En el sitio SOM se da una tendencia decreciente en la densidad poblacional de ramets, con

18 Días después del inicio de brotación según estimaciones originadas en cálculos del Cap.2

ausencia de un patrón claro de mortalidad asociada a reclutamiento (Fig 3.5). A diferencia del sitio HER, en este ocurrió mortalidad durante todo el período de estudio y aunque el reclutamiento ocurrió en 1 - 4 eventos según micro-sitio, la mayor proporción estuvo concentrada en una fecha intermedia en 2 de 3 micro-sitios (Tabla 3.1; Fig A-3.1). A fin del período observacional no se aprecia una mortalidad que *a priori* parezca tener la misma magnitud que la existente en los sitios anteriores.

3.3.2.1.1. *Hipótesis de similaridad en los patrones de reclutamiento de ramets entre sitios mediante el test de Kolmogorov-Smirnov para pares de muestras*: aunque se observa que en los tres sitios ocurren eventos de reclutamiento prácticamente durante todo el período de observación (Fig 3.7), es decir que no están concentrados en el tiempo, el análisis estadístico indica que los tres sitios difieren entre si en su patrón temporal ($p < 0,01$; Tabla A-3.7).

En la Fig A-3.1 se observa que los patrones de reclutamiento son evidentemente distintos aún entre micro-sitios ubicados en el mismo tipo de hábitat.

Con relación a la mortalidad de ramets, puede observarse una respuesta semejante, es decir de naturaleza sitio específica, aunque es posible visualizar un patrón propio del hábitat. La Tabla 3.1 resume la ocurrencia de eventos, tanto de reclutamiento como de mortalidad para los tres hábitats, donde se aprecia que en el sitio HER no ocurrieron eventos de mortalidad sino hasta fin de ciclo. Se trataría de un hábitat donde el reclutamiento domina sobre la mortalidad. En el sitio DIS se aprecia un equilibrio entre eventos de reclutamiento y mortalidad, los cuales ocurren en diferentes momentos durante todo el período de observación. El sitio SOM presenta un dominio de la mortalidad por sobre el reclutamiento. Hacia fines de febrero ocurriría un evento de mortalidad generalizada que permitiría dar inicio a una segunda cohorte. Esto no pudo comprobarse para el sitio SOM.

3.3.2.2. *Frecuencia espacial de reclutamiento y mortalidad*: mientras que el reclutamiento fue igualmente frecuente entre muestras para la comparación de los tres sitios, con una media de $0,25 \pm 0,07$ (Fig 3.8; Tabla A-3.8), la mortalidad fue menor en el sitio HER ($0,04 \pm 0,04$)¹⁹ puesto que la frecuencia espacial promedio para DIS y SOM fue de $0,27 \pm 0,06$ (Fig 3.8; Tabla A-3.7).

3.3.2.3. *Intensidad*: las intensidades o tasas de reclutamiento y mortalidad de ramets indican la magnitud del cambio en la densidad para un período determinado en relación con la densidad

19 El error estándar es igual a la media debido a que ambos valores derivan de un único registro de mortalidad ocurrido en la última fecha. En las fechas anteriores no se registró muerte de ramets en el sitio.

actual del sitio (Olejniczak 2003).

3.3.2.3.1. *Tasa relativa de cambio de la densidad* (ramets ramet⁻¹ día⁻¹): aplica a la parte del ciclo correspondiente a la primer cohorte, particionada a su vez en tres períodos por necesidad estadística de normalidad y homocedasticidad (Tabla A-3.9): i) período 1: 14/10 – 22/11; ii) período 2: 22/11 – 29/12; iii) período 3: 29/12 – 17/2. El análisis de medidas repetidas (Tablas A-3.10 y A-3.11) indica que la interacción tiempo x sitio no fue significativa ($p = 0,7728$), como tampoco lo fue el efecto tiempo ($p = 0,6809$). El promedio del cambio relativo de densidad integrado en el tiempo no fue diferente entre sitios desde el punto de vista estadístico ($p = 0,5303$). Para el promedio de sitios y fechas, los valores oscilaron entre -2585.10^{-6} y 2651.10^{-6} con una media de $398.10^{-6} \pm 565.10^{-6}$ ramets ramet⁻¹ día⁻¹ (Fig 3.9).

3.3.2.3.2. *Intensidad absoluta de reclutamiento y mortalidad* (aplica a los tres períodos del *item* previo): debido a la falta de normalidad de los datos se efectuó un análisis de la varianza no paramétrica por período (Kruskal-Wallis) sin que se encontrasen diferencias significativas entre sitios dentro de cada uno de los períodos analizados (Tablas A-3.12 y A-3.13). La intensidad de reclutamiento (I rec) correspondiente al primer período (14/10 – 22/11) fue de $0,038 \pm 0,019$ ramets día⁻¹ en promedio de sitios ($p = 0,1071$), mientras que la intensidad de mortalidad de ramets (I mort) fue de $0,031 \pm 0,028$ ramets día⁻¹ ($p > 0,9999$). Durante el segundo período (22/11 – 29/12) la I rec media fue de $0,009 \pm 0,005$ ramets día⁻¹ ($p = 0,6786$) y la I mort fue de $0,006 \pm 0,004$ ramets día⁻¹ ($p = 0,6786$). En el tercer período (29/12 – 17/2) la I rec fue de $0,027 \pm 0,012$ ramets día⁻¹ ($p = 0,1643$) y la I mort de $0,024 \pm 0,012$ ramets día⁻¹ ($p = 0,3571$).

Como puede apreciarse, en los tres momentos las intensidades de reclutamiento y mortalidad fueron muy similares. Mediante el test de Mann-Witney se comprobó que la magnitudes (módulo) de reclutamiento y mortalidad no fueron estadísticamente distintas dentro de cada período (Tabla A-3.14). A partir de esto se puede afirmar que durante la ocurrencia de la primer cohorte de *A. repens* ocurren eventos de reclutamiento y mortalidad como fenómenos contrapuestos equivalentes en magnitud que permiten el mantenimiento de la densidad en niveles de escasa fluctuación.

Las tasas de reclutamiento y mortalidad²⁰ calculadas para el período de observación completo y comparadas entre sitios no fueron diferentes según el test *t* (Tabla A-3.15), para cuya aplicación los datos cumplieron los requisitos de normalidad (Tabla A-3.16) y homocedasticidad

20 Tasa de reclutamiento = Ramets nuevos / Ramets Iniciales * 100; Tasa de mortalidad = Ramets muertos / Ramets Totales) * 100; Ramets Totales = Ramets Iniciales + Ramets nuevos

(Tabla A-3.17). De esto se estima que para *A. repens* en el Valle Inferior, la tasa media de reclutamiento durante la ocurrencia del período posterior a la brotación inicial sería de $0,24 \pm 0,06$ con un intervalo de confianza (95 %) de $0,09 - 0,39$, mientras que la tasa promedio de mortalidad sería de $0,14 \pm 0,04$ con un intervalo de confianza (95 %) de $0,04 - 0,24$.

3.3.2.3.3. *Reclutamiento y mortalidad en la última fecha*: se calcularon las tasas de reclutamiento y mortalidad para la última fecha²¹. Los mayores valores de reclutamiento se dieron en los sitios DIS (21,5 %) y HER (16,7 %), que no fueron diferentes entre sí según el test t-Student (Tablas A-3.18 y A-3.19; Tabla A-3.20; Fig 3.10), mientras que el menor correspondió al sitio SOM (0,9 %). Por su parte la tasa de mortalidad de ramets fue estadísticamente mayor en los sitios DIS (56,0 %) y HER (46,6 %), siendo menor en SOM (11,1 %). Este dato indica que en los sitios DIS y HER hay, en este momento, una mortalidad del 50 % de la población acompañado de un reclutamiento del 20 % adicional a la población de ramets existentes. En SOM, por su parte, la mortalidad en la última fecha fue del 11 %, menor que en los otros ambientes en virtud de que la misma no estuvo concentrada en la última fecha. El reclutamiento alcanzó apenas al 1 %.

La relación entre estas dos variables sigue una progresión no lineal, razón por la cual se procedió a efectuar el ajuste de tres de los modelos más conocidos para el conjunto de datos disponible: i) logístico, ii) exponencial, iii) polinómico de grado 2. En base a los criterios de menor CM error y menor error estándar de las estimaciones se decidió que el mejor ajuste fue provisto por el modelo polinómico, con $R^2 = 0,77$ (Tabla A-3.21; Fig 3.11). Este modelo estaría relacionando una buena parte del reclutamiento como una respuesta a la mortalidad ocurrida durante el período previo a la observación. Las muestras con mayor reclutamiento tuvieron asimismo mayor mortalidad previa, siguiendo el modelo polinómico descripto.

3.3.3. *Tamaño de ramets*

3.3.3.1. *Altura*: se observa que en los sitios DIS y SOM la altura media de ramets sigue una similar progresión, siendo la misma de naturaleza aproximadamente sigmoidea, lo cual no puede verse en el sitio HER (Fig 3.12). Esta diferencia en la altura media de ramets en las primeras fechas para el sitio HER quedaría explicada por una mayor proporción de ramets largos (> 20 cm). Mientras la proporción de ramets en estado de roseta es igual en los tres ambientes (Fig 3.13a), la proporción de ramets con mas de 20 cm es ostensiblemente superior en el sitio HER (Fig 3.13b).

21 Tasa de reclutamiento = $\text{Ramets nuevos} / \text{Ramets fecha anterior} * 100$; Tasa de mortalidad = $\text{Ramets muertos} / (\text{Ramets fecha anterior} + \text{Ramets nuevos}) * 100$

El rango de alturas para el período post-emergencia inicial, para la primer cohorte, oscila entre 6,4 – 26,4 cm (rango = 20) para el sitio DIS, entre 8,7 – 26,5 cm (rango = 17,8) en HER y entre 5,6 – 35,1 cm (rango 29,5) en SOM.

Como los datos cumplen los requisitos de normalidad y homocedasticidad (Tabla A-3.22), se aplicó el análisis estadístico de medidas repetidas para dos grupos de datos²²: i) fechas 1-6 y ii) fechas 5 -10.

En el primer período (fechas 1 a 6) no se encontró interacción tiempo x sitio ($p = 0,2175$). El efecto tiempo fue significativo ($p = 0,0332$), justificado por el crecimiento en altura de los ramets que ocurre muy fuertemente en esta etapa (Fig 3.12). Se encontraron asimismo diferencias significativas entre sitios ($p = 0,0482$), donde los mayores valores corresponden a las plantas de los sitios DIS y SOM (Tabla A-3.23).

En el segundo período analizado (fechas 5 a 10) se encontró que la interacción tiempo x sitio fue altamente significativa ($p = 0,0010$) y que el efecto tiempo también lo fue, aunque con menor nivel de significación ($p = 0,0354$). En las diferencias entre sitios, que fueron significativas ($p = 0,0189$), se observa que el sitio HER presentaba ramets más bajos que el sitio SOM, siendo los del sitio DIS de altura intermedia no diferentes de los otros dos (Tabla A-3.24). La mayor altura de los ramets en el sitio SOM estaría probablemente relacionada con una respuesta plástica de las plantas a la sombra. En el sitio DIS la respuesta intermedia podría ser consecuencia de una respuesta a la competencia intraespecífica a causa de la mayor densidad de ramets que existe en este hábitat.

La comparación de la altura de ramets en la fecha 9 que marca la culminación del ciclo de la primer cohorte arrojó diferencias significativas entre sitios según el test t-Student (Tabla 3.2; Tabla A-3.25). En el sitio HER se observó que los ramets de *A. repens* tuvieron una altura menor (12,23 cm) que en los sitios DIS (22,10 cm) y SOM (24,63 cm) no diferentes entre sí (Fig 3.14). Este resultado refuerza el concepto de que existe respuesta plástica a la luz, por competencia intraespecífica en DIS y competencia interespecífica en SOM.

La tasa de crecimiento relativo en altura refleja el crecimiento en cada sitio (Fig 3.15). A partir de la cuarta fecha de muestreo la TCR se torna cero hasta el fin del ciclo, es decir se alcanza la máxima altura en ese momento, mostrando al período estudiado dividido en dos partes con respuesta claramente distinta. La primera parte de crecimiento vegetativo hasta la 4^o – 5^o fecha y la segunda parte de incremento cero, que seguramente coincide con el inicio de las etapas reproductiva

²² Limitaciones de software (Infostat) que corre con hasta un máximo de 6 fechas.

(floración).

3.3.3.1.1. *Evolución de la altura en el tiempo*: para la primer parte del ciclo de la primer cohorte se analizó la variabilidad mediante el análisis de la frecuencia relativa de alturas y coeficiente de asimetría de Fisher²³.

Puede observarse en las Fig 3.16, 3.17 y 3.18 el cambio en la frecuencia relativa de la altura de ramets para las primeras cuatro fechas en los tres sitios estudiados. Los histogramas de frecuencia relativa ponen en evidencia dos situaciones, por un lado se aprecia que los histogramas en general tienden a ser asimétricos y en segundo término que el grado de asimetría probablemente cambie en el tiempo. Así, mientras en las primeras fechas dominan las plantas de baja altura, hacia la cuarta fecha la forma de la figura tiende a desplazar los mayores registros hacia la derecha, es decir hacia valores de mayor altura. Este diferente patrón se ha puesto en evidencia mediante la aplicación del test estadístico de Jarque-Bera (Ec.2), el cual para cada fecha discrimina si efectivamente existe asimetría.

En el sitio DIS se observa que entre el 14/10 y el 22/11 la frecuencia de la asimetría positiva (valores chicos) decrece del 100 % al 33 %, en tanto que crece la asimetría negativa proporcionalmente, sin que se registren curvas de frecuencia con distribución normal. La primer fecha de observación (14/10) encuentra casi el 80 % de los ramets con menos de 10 cm de altura, mientras que el 20 % restante no pasa de los 20 cm (Fig 3.16). Doce días después, en la segunda fecha (26/10) se observó que el 50 % de los ramets tenían menos de 10 cm de alto, mientras que la otra mitad quedaba asignada prioritariamente a la categoría de 10-20 cm (35 %), con un 15 % de ramets con mas de 30 cm. En la tercer fecha 1/3 de las plantas se repartía en cada uno de los grupos mencionados (< 10 cm; 10-20 cm; 20-30 cm). En la cuarta fecha solo el 13 % de los ramets tenía menos de 10 cm, mientras que la mitad de estos se ubicaba en la categoría de 30-40 cm. Solo un 4 % alcanzaba en este momento una altura superior. La pendiente de la recta imaginaria que une el valor de la proporción de ramets de cada categoría en las fechas sucesivas (i) es en este caso de 0,0166 para la recta que representa la disminución de representación de ramets con menos de 10 cm, mientras que es de similar magnitud ($i = 0,0134$) para el incremento progresivo de la frecuencia de plantas bajo la categoría mayor (Fig 3.19). Estas pendientes, lógicamente complementarias, pueden asimilarse a una tasa de elongación.

23 Mide el grado de asimetría de la distribución con respecto a la media. Un valor positivo de este indicador significa que la distribución se encuentra sesgada hacia la izquierda (orientación positiva) con mayor proporción de valores chicos. Un resultado negativo significa que la distribución se sesga a la derecha y predominan los valores grandes. La distribución se considera simétrica si el valor del coeficiente es cero (Sokal & Rohlf 1986).

En el sitio HER se observaron histogramas con distribución normal en 2/3 de las muestras en las fechas centrales (26/10 y 4/11). En la cuarta fecha todas las muestras poseían asimetría negativa, dominando las plantas altas. Se puede inferir que en estos dos sitios el cambio de altura de las plantas ocurre como un fenómeno único que refleja el crecimiento en tanto proceso de una única cohorte (Fig 3.17). En este sitio se observa que las plantas menores de 10 cm (estado de roseta) mantienen una proporción similar en las cuatro fechas de observación, siendo esta del orden 11 – 17 %. La proporción de ramets de 10-20 cm disminuye del 44 % en la primer fecha al 12 % en la cuarta, mientras que incrementa la categoría de 20-30 cm en una proporción similar, pasando de 44 – 71 %. Las plantas con más de 40 cm no representan más del 11 %. La tasa de elongación $i = 0,0070$; resultando del promedio de las pendientes positiva ($i = 0,0065$) y negativa ($i = -0,0074$) (Fig 3.20).

En el sitio SOM se observó en la tercer fecha un aumento en la frecuencia de plantas chicas, con un incremento en la frecuencia de histogramas con asimetría positiva al 67 % (Fig 3.18). Esto no significa que ocurriera un nuevo reclutamiento, sino que el comportamiento en este ambiente resulta diferente. En este caso, pareciera que en realidad se ve demorada respecto de los otros dos sitios la elongación, es decir, se aprecia que la altura promedio entre fechas dentro de este periodo analizado se incrementa con el tiempo, aunque solo algunas plantas evidentemente han elongado. La proporción de ramets menores a 10 cm de altura fue de 94 % en la primer fecha de observación y decrece a un ritmo de $i = -0,0224$, hasta alcanzar un 5 % en la cuarta fecha, 39 días después (Fig 3.21). En las demás categorías de tamaño se aprecia un desplazamiento que indica incremento en la frecuencia de ramets grandes conforme pasa el tiempo. En este sitio se encontraron las plantas más altas, representando un 21 % de los ramets existentes en la cuarta fecha las plantas con más de 50 cm de altura.

Sobre la pendiente (i) mencionada y su posible utilidad como estimadora de tasa de elongación caulinar, cabe mencionar el valor diferente que ha tomado en los tres sitios estudiados, siendo $i = 70.10^{-4}$ en HER; $i = 150.10^{-4}$ en DIS; $i = 224.10^{-4}$ en SOM. Si bien serían necesarios unos estudios específicos con la rigurosidad necesaria, es válido asumir que la tendencia observada en las diferencias que se indican tienen su origen en la capacidad de respuesta plástica de la especie a las condiciones de competencia, seguramente por luz. Un dato que aporta elementos para considerar al crecimiento de las plantas bajo condiciones de sombra diferente, con fenología demorada, esta en la TCR en altura (Fig 3.15), donde se observa que, mientras en los sitios HER y DIS la TCR es decreciente entre las fechas 1 y 2, en el sitio SOM es creciente en este período, para comportarse en

adelante con la misma tendencia que los demás ambientes.

3.3.3.2. *Biomasa de la población*

3.3.3.2.1. *Biomasa aérea*: al inicio del período observacional se encontraron diferencias estadísticas entre sitios, las cuales surgieron de la aplicación del test t-Student a la comparación de a pares, habiendo los datos cubierto los requisitos de normalidad y homocedasticidad (Tabla A-3.26). La mayor biomasa aérea inicial fue observada en DIS, luego en HER y por último en SOM, todos diferentes entre sí (Fig 3.22; Tabla A-3.27).

Si se compara la biomasa aérea medida en cada sitio con la densidad promedio del lugar se visualiza que en los sitios DIS y SOM hay una menor biomasa por ramet (0,17 y 0,23 g MS ramet⁻¹) en comparación con el sitio HER que presenta una mayor biomasa individual (0,49 g MS ramet⁻¹). Si bien esta afirmación no se hace desde una base estadística concreta en virtud de la imposibilidad de realizar un análisis correcto pues los datos de biomasa y densidad no corresponden exactamente a la misma muestra, sirven a los fines de apoyar la idea de que el fenómeno de competencia tiene efectos concretos sobre el desarrollo de los ramets de *A. repens*. Según este concepto, los ramets individuales son más pequeños en el sitio DIS, donde ocurriría competencia intraespecífica, así como en SOM como consecuencia de la interferencia de los árboles. El sitio HER, con baja densidad y ausencia de interferencia debido a otras especies, permite el mayor crecimiento individual.

3.3.3.2.2. *Biomasa subterránea*: el análisis de medidas repetidas aplicado a la biomasa subterránea, variable que cumplió los requisitos de normalidad y homocedasticidad (Tabla A-3.28), arrojó interacción tiempo x sitio ($p = 0,0002$) y diferencias entre sitios para el valor integrado de biomasa subterránea ($p = 0,0034$) (Tabla A-3.29). En el primer caso se observó que mientras en los sitios DIS y SOM ocurrió una mayor biomasa final en comparación con la que se midió al inicio del período observacional, en el sitio HER la tendencia fue inversa (Fig 3.23), siendo esta la interacción que pone en evidencia el análisis estadístico, el cual asimismo arroja una respuesta diferente entre los sitios DIS y SOM según se observa en la Tabla A-3.30. La biomasa subterránea (valor integrado en el tiempo) fue mayor en el sitio DIS (34,63) que en los sitios HER (17,89) y SOM (7,66), que no se diferenciaron entre si (Tabla A-3.30).

3.4. Discusión

3.4.1. *Densidad y biomasa subterránea*: habría dos posibles explicaciones para dar cuenta de la menor biomasa subterránea observada al finalizar la temporada en el sitio HER: i) la variabilidad espacial y ii) los efectos del disturbio por herbivoría.

Frente a registros de biomasa subterránea comparativamente bajos en el sitio HER y como consecuencia de la variabilidad espacial, sería posible encontrar por azar menos biomasa subterránea al final del ciclo, especialmente teniendo en cuenta que el muestreo constituye un procedimiento destructivo que no permite volver a observar sobre el mismo espacio muestral dentro de la unidad experimental. Sin embargo, un crédito mayor se asigna a la probabilidad de que el efecto de la herbivoría eventual por caprinos pueda representar una fuente de disturbio de significativo impacto en la producción de materia seca subterránea. La maleza registró solo corte de los tallos debido a que las chivas cortan con sus dientes las plantas que comen, sin que se halla observado mortalidad de ramets en los sitios afectados, ni aumento del reclutamiento por eventual liberación de hábitat. Es de suponer que esto último hubiera sido factible frente a la pérdida completa del ramet, con todas las implicancias fisiológicas que eso involucra como ruptura de inhibición apical, traslado de auxinas, estímulo de nuevas yemas, etc. (Horvath 1998). La posibilidad de asignar al control mecánico por remoción de biomasa aérea alguna factibilidad como técnica de control válida, es un punto a explorar y que probablemente pueda darse como estrategia, no ya exclusiva, sino formando parte de un plan de manejo integrado.

En contraposición a lo mencionado para el sitio HER, en el sitio DIS se observó la mayor biomasa subterránea. En principio no pareciera haber una gran diferencia en la dotación de recursos disponibles para el crecimiento en ambos sitios, especialmente porque el lugar no ha recibido agua adicional por riego, y dada la proximidad con el sitio HER, la precipitación pluvial tampoco sería distinta.

La diferencia observada en la densidad de ramets entre sitios puede estar asociada a las condiciones de disturbio del medio edáfico que caracteriza a la historia de cada lugar. El sitio DIS posee una historia de manejo en la que el productor ha realizado, en los últimos 10 años, varias pasadas de rastra de discos para controlar la maleza.

Las mismas representan eventos recurrentes de fraccionamiento de la biomasa subterránea y serían un procedimiento sistemático que rompería la integración clonal responsable, no solo del

sustento de ramets por migración de carbohidratos (Li & Takahashi 2003), sino el flujo del estímulo inhibitorio de la brotación de las yemas de raíces (Horvath 1998). La ruptura de la integración clonal por fraccionamiento del sistema subterráneo debido al laboreo explicaría la mayor densidad de ramets en el sitio DIS, respuesta que se ha reportado en otras especies clonales (Lord 1993).

Por su parte, algunos autores han encontrado densidades similares de *A. repens* para sitios no sometidos a disturbio periódico, donde resulta que la historia del sitio, especialmente con relación al uso y manejo, sería explicativa de la densidad del lugar. De esta manera Koloren *et al* (2008) encontraron en sitios sin disturbio en diferentes áreas agrícolas de Turquía densidades de 7,6 – 25,7 ramets m⁻² en banquinas y otros sitios similares, mientras que la densidad fue mayor en campos que habían tenido uso agrícola, en los cuales evidentemente la historia de disturbio del suelo por laboreo fue mayor (77 ramets m⁻² en praderas y 100,7 ramets m⁻² en tierras en barbecho).

La población bajo eucaliptos (SOM) estaba expuesta a cierto nivel de sombra, aunque insuficiente para suprimir crecimiento del aparato subterráneo ya que no se observaron diferencias con el sitio HER. Este dato soporta la hipótesis que la especie tiene una gran capacidad para adaptarse y proliferar en ambientes contrastantes (Dong 1993; Hara & Srutek 1995), aunque algunas respuestas plásticas se hicieron evidentes. Así, a la mayor altura de ramets se suma el hecho de que la sombra podría ser responsable de la extensión del ciclo de las plantas clonales pertenecientes a la primer cohorte en este lugar (Harper 1977; Valladares & Niinemets 2008), las cuales no alcanzan el estado reproductivo al mismo tiempo que las plantas que crecen en los sitios expuestos a plena insolación como HER y DIS. Es decir, cuando a fin de ciclo se observaba en los sitios DIS y HER un evento de mortalidad significativo, las plantas del sitio SOM persistían.

3.4.2. *Densidad y biomasa aérea*: para estudiar la relación entre densidad y biomasa aérea es necesario estudiar la mortalidad denso-dependiente, la cual se refiere al riesgo de muerte asociado el aumento en la densidad de la población de plantas. Para plantas terrestres, anuales y perennes, dicha relación ha sido ampliamente estudiada y el termino auto-raleo se utiliza para definir la mortalidad denso-dependiente en las correspondientes poblaciones. En su estudio sobre auto-raleo de 1963, Yoda *et al* (Solana Arellano 2001) encuentran que la relación entre peso promedio y densidad de sobrevivientes puede escribirse como: $w = c\rho^{-3/2}$ o su equivalente: $\log W = c * (-1,5 \log N)$; donde: w = biomasa (W); c = constante; ρ = densidad (N). Para plantas anuales, esta relación se conoce como regla de auto-raleo o ley de los -3/2 y ha sido probada para plantas terrestres anuales y perennes así como para árboles de bosques. Aunque algunos autores conjeturan que la generalidad de la ley de los -3/2 debe ser revisada y que la relación biomasa-densidad

depende de las estrategias de crecimiento de la planta así como de la geometría o diferencias en las características del suelo (Bi *et al* 2000; Solana Arellano 2001), este fenómeno asociado al de capacidad de carga explicarían la condición de equilibrio en la densidad del sitio DIS.

La Fig 3.24 ilustra la relación entre los componentes de la biomasa (aérea y subterránea) y la densidad. Puede verse una clara tendencia que vincula al incremento en la biomasa subterránea con mayores registros de biomasa aérea, así como una bastante clara relación directa con la densidad. Se observan dos tipos de respuestas: i) la respuesta de pendiente positiva para el rango de 0 - 50 g MS subterránea, donde a mayor biomasa subterránea ocurre mayor densidad y mayor biomasa aérea; ii) la respuesta de pendiente cero a más de 50 g de biomasa subterránea, donde ocurre densidad y biomasa aéreas constantes. A los 100 g de biomasa subterránea se diferencia el ambiente DIS. Esta diferencia entre ambos tipos de respuesta tiene que ver con la fragmentación por laboreo en el lote que induce más brotación y más biomasa aérea, pero por capacidad de carga esa es la biomasa aérea máxima. Son 333 ramets m⁻², un valor alto y constante, que representa una biomasa aérea de 67 g MS m⁻². La separación que se aprecia en HER entre los valores de R y BA se debe a que la densidad alcanza un máximo para ese sistema pero las plantas ocuparon todo el nicho (crecimiento aéreo) a pesar de la diferencia en densidad.

3.4.3. *Reclutamiento y mortalidad*: no existe un patrón de reclutamiento único para *A. repens* (en la escala temporal estudiada), donde el flujo progresivo que se observó fue diferente entre sitios. Tampoco hay evidencia de presencia de cohortes en esta etapa del ciclo de la especie.

¿Están en *A. repens* la mortalidad y el reclutamiento relacionados? Es decir, ¿puede uno esperar más reclutamiento en respuesta a liberación de hábitat por mortalidad? En algunas especies se ha observado una mayor producción de ramets en respuesta a un ambiente con mayor disponibilidad de luz. Así lo cita Villegas (2001) para *Aechmea magdalenae*, una especie herbácea del sotobosque tropical. Se hace evidente que las plantas clonales exploran preferentemente los sitios en los cuales encuentran mejores condiciones para la expansión, siendo estos micro-hábitats favorables para la explotación de recursos. Esta característica juega un rol importante en la persistencia de las especies en hábitats diversos (Mac Donald & Lieffers 1993), siendo particularmente importante en plantas invasoras (Rejmánek *et al* 2005).

Con relación al interrogante que plantea si las magnitudes de mortalidad y reclutamiento son dependientes del número de eventos se observó que solo la frecuencia temporal de reclutamiento estuvo correlacionada significativamente con la intensidad de reclutamiento ($r = -0,64$; $0,05 < p <$

0,10). La densidad de ramets, por su parte, no tuvo correlación significativa con la intensidad de reclutamiento ($r = -0,57$; $p > 0,10$) ni con la frecuencia temporal ($r = 0,27$; $p > 0,10$). De esto se deduce que en los parches con mayor frecuencia de reclutamiento, la intensidad de cada uno de éstos será menor, repartiendo la misma cantidad de ramets nuevos en los eventos que ocurran. Para el índice de mortalidad no se encontró correlación significativa con las variables mencionadas.

Entonces, ¿qué hace que en una muestra ocurran 2, 4 o ningún evento de reclutamiento y mortalidad de ramets? Se observó que la intensidad de reclutamiento tuvo una correlación significativa con la intensidad de mortalidad solo en el sitio DIS ($r = 83$; $p < 0,01$), mientras que no lo hizo en los sitios HER ($r = 0,11$; $p > 0,05$) y SOM ($r = -0,21$; $p > 0,05$).

En general se considera que los comportamientos de este tipo, donde la mortalidad y el reclutamiento aparecen como eventos coincidentes que conducen finalmente al sostenimiento de una densidad estable en el tiempo, ocurren en sitios cuya densidad es coincidente con la capacidad de carga (K) de ese ecosistema (Rockwood 2006).

¿Por qué en el sitio DIS coinciden los eventos de reclutamiento y mortalidad? ¿Está la densidad poblacional en la capacidad de carga (K)? ¿Por qué en HER y SOM no coinciden?

La capacidad de carga (K) depende de varios factores, entre éstos las características del hábitat (Rockwood 2006) y una de éstas es el manejo. Otra característica es la dotación de recursos, aunque entre los sitios DIS y HER no pareciera haber diferencias en la dotación de recursos (igual tipo de suelo por la proximidad, igual precipitación, etc.). Podría ocurrir que el laboreo aumente la disponibilidad inmediata de nutrientes por mineralización de materia orgánica, sin embargo esto no pareciera estar en principio relacionado con un aumento de la densidad. En todo caso repercutiría en la mayor biomasa del sitio. Por lo anterior, se podría inferir que el fraccionamiento asociado al laboreo es responsable de la mayor densidad en DIS. Esto conduce a dos K diferentes: más alta en DIS y más baja en HER.

3.4.4. *Frecuencia espacial de reclutamiento y mortalidad*: El valor obtenido es indicativo de la probabilidad de hallar en cualquier momento del período observado al menos un ramet nuevo o muerto (según el caso) en una observación que se efectúe en el lugar. De esta manera, para observar reclutamiento de un ramet nuevo en cualquiera de los hábitats estudiados sería necesario efectuar entre 3 – 8 observaciones (media = 4) consistentes en arrojar al azar el marco de muestreo de 0,09 m². En caso de observar mortalidad y a partir de las diferencia entre hábitats, serían necesarias entre

3 – 4 observaciones en los sitios SOM y DIS donde la mortalidad es un fenómeno mas frecuente, en tanto que para el sitio HER el número asciende a 25, dando cuenta de la menor frecuencia espacial de mortalidad de ramets que existe en este último ambiente.

3.4.5. *Respuestas de las poblaciones de A. repens al tipo de hábitat*: el comportamiento tipo DIS o respuesta al fraccionamiento podría llegar a afectar por lo menos a unas 2000 Ha en la zona de regadío, que es la superficie destinada anualmente a la producción intensiva de hortalizas. La dinámica de aumento del área afectada es alta, puesto que estos lotes no solo reciben fraccionamiento por laboreo de suelo sino también transporte de yemas durante la práctica de nivelación, que implica movimiento de suelo de un lugar a otro del lote para adjudicar un nivel similar que permita el riego gravitacional. Son los espacios mas comprometidos puesto que los altos niveles poblacionales (densidad y biomasa aérea) sumados a una biomasa subterránea igualmente elevada, implican unas condiciones de interferencia hacia los cultivos que hacen inviable la utilización productiva de los espacios afectados. Las poblaciones estarían al límite de la capacidad de carga.

La fragmentación estimula el reclutamiento pero ya que se ha cortado la conexión subterránea entre ramets (integración fisiológica), cada ramet individual tiene un “soporte” menor en el período inicial asociado a los primeros reclutamientos. Entonces es posible que se logre un efecto de control más alto con herbicidas, porque i) aumenta el área foliar receptora o por aumento de la densidad (aunque no sea directamente proporcional) y ii) cada ramet tiene menos reservas subterráneas asociadas y por ende la factibilidad de control químico con herbicidas sistémicos sería mas alta.

El comportamiento tipo HER o respuesta en espacios no agropecuarios sería propio de sitios con escaso disturbio edáfico, baja densidad, sin competencia inter-específica y muy baja competencia intra-específica en virtud que las poblaciones funcionan en una densidad menor a la capacidad de carga hipotética, corresponde a los campos de secano y espacios públicos en áreas de regadío (bordes de caminos, préstamos de canales y caminos, cercanías a los alambrados, baldíos de las ciudades, etc), los cuales pueden estar sujetos a eventos mas o menos recurrentes de herbivoría o corte mecánico (ej. desmalezadora).

El comportamiento tipo SOM o respuesta de plantas sombreadas, con baja biomasa subterránea, baja densidad, plantas con síntomas de adaptación a la sombra, sería propio de los espacios invadidos por *A. repens* que son destinados a cortinas forestales, plantaciones frutales y

pasturas. Se trata de espacios en los cuales domina la competencia inter-específica, en los cuales probablemente el recurso más escaso sea la luz. El 75 % de la superficie bajo riego de IDEVI está destinada a la producción de especies forrajeras, de las cuales las pasturas constituyen la proporción más elevada y el 8 % del área corresponde a frutales. Por lo tanto existe en la zona una proyección del orden de 15000 Ha en las cuales de acuerdo al uso actual del suelo el ambiente reuniría las condiciones para este tipo de respuesta de la especie invasora. Un cambio en el uso del suelo, habida cuenta de la magnitud del banco de yemas, podría rápidamente conducir a respuesta tipo DIS, particularmente si lo que ocurre es la afectación a la producción intensiva, mediante roturación de las pasturas y la implantación de forrajeras de ciclo anual u hortalizas. Esta práctica llamada rotación de suelos es frecuente en la zona y es muy utilizada por los productores de hortalizas que alquilan lotes con pasturas, los roturan y siembran sus cultivos. Por lo tanto, los sitios de pastura tendrían una dinámica de cambio en el uso del suelo que nos lleva a pensar que la probabilidad de ocurrencia de respuesta tipo DIS sería mayor a la estimada inicialmente.

Si la especie es sensible al sombreado, teniendo en cuenta la baja dinámica poblacional en el sitio SOM, entonces ¿sería factible el manejo de *A. repens* mediante cultivos competidores por luz integrando un manejo supresor?

En el capítulo 5 se explora el efecto de la falta de luz sobre el crecimiento y multiplicación vegetativa de *A. repens*.

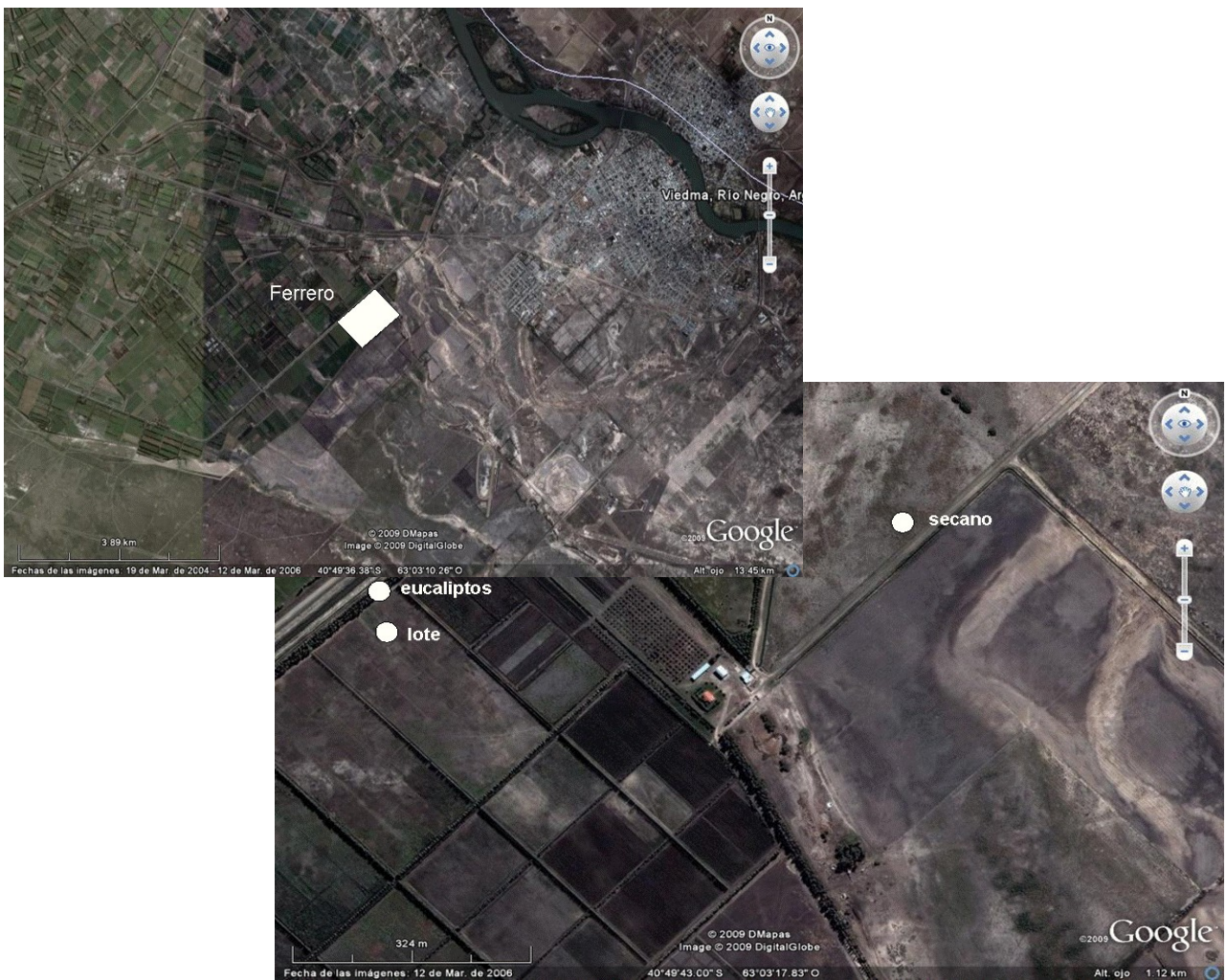


Fig 3.1. Ubicación de las poblaciones de *Acroptilon repens* L. en proximidades de la ciudad de Viedma (Arg.). Sitios de muestreo (DIS = lote, SOM = eucalptos y HER = secano). Imagen satelital tomada de Google Earth.



Fig 3.2. Vista de los tres sitios de observación en estudio de variación espacio-temporal de los ramets de *Acroptilon repens* L. en Viedma (Arg.).

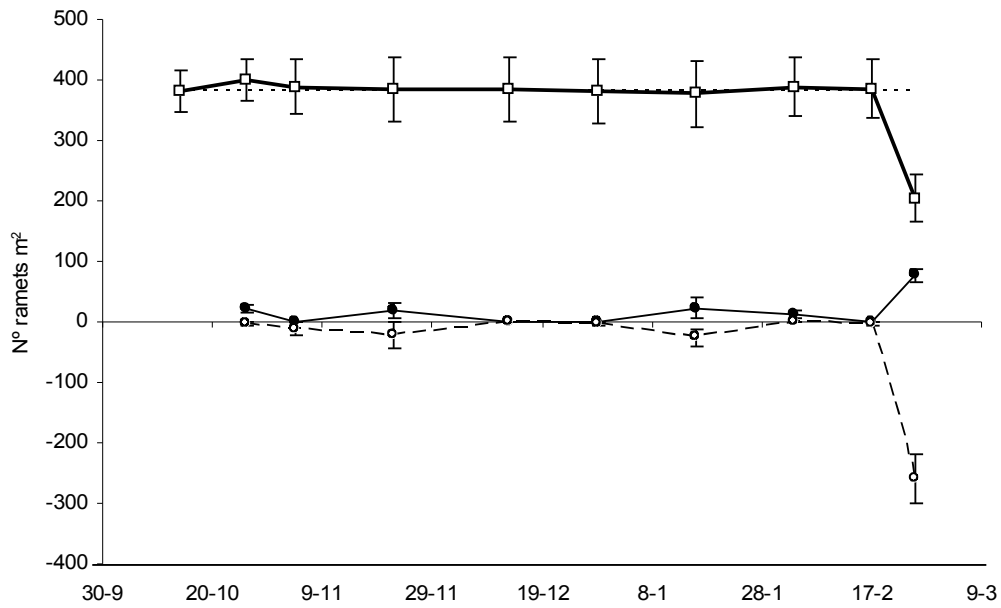


Fig 3.3. Cambio en la densidad de ramets en una población de *Acroptilon repens* L. ubicada en lote de agricultura intensiva bajo riego en el VIRN (sitio DIS) durante el período 14/10/2005 – 25/02/2006. (□ línea llena) recuento total; (■) nuevos; (□ línea punteada) muertos. La línea punteada horizontal (apenas perceptible en esta figura) refiere a la densidad inicial. Las barras indican error estándar de la media (n = 3).

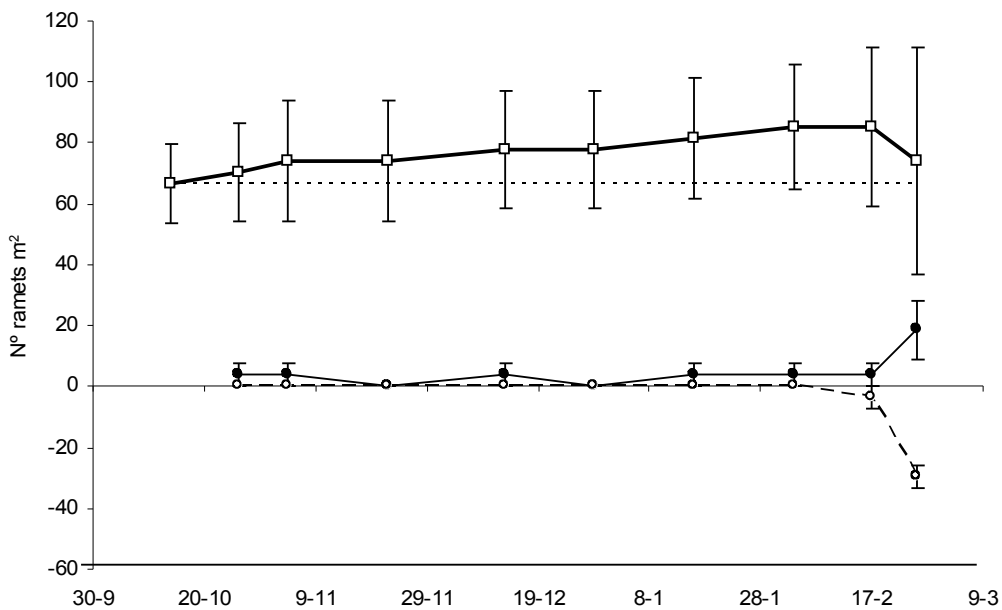


Fig 3.4. Cambio en la densidad de ramets en una población de *Acroptilon repens* L. ubicada en campo de secano en el VIRN (sitio HER) durante el período 14/10/2005 – 25/02/2006. (□ línea llena) recuento total; (■) nuevos; (□ línea punteada) muertos. La línea punteada horizontal refiere a la densidad inicial. Las barras indican error estándar de la media (n = 3).

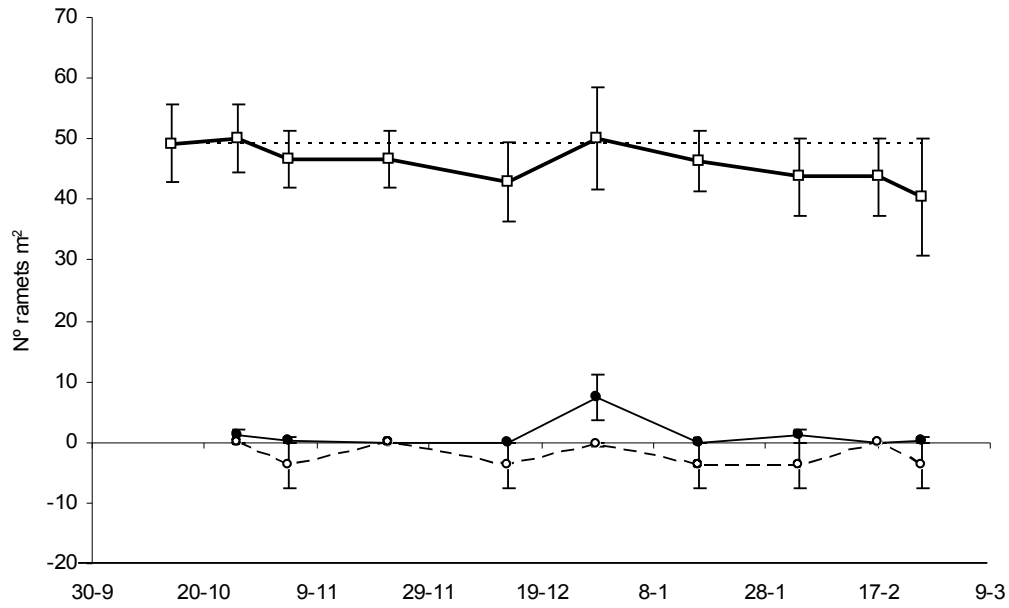


Fig 3.5. Cambio en la densidad de ramets en una población de *Acroptilon repens* L. ubicada bajo canopia de cortina forestal de eucaliptos en el VIRN (sitio SOM) durante el período 14/10/2005 – 25/02/2006. (□ línea llena) recuento total; (■) nuevos; (□ línea punteada) muertos. La línea punteada horizontal refiere a la densidad inicial. Las barras indican error estándar de la media (n = 3).

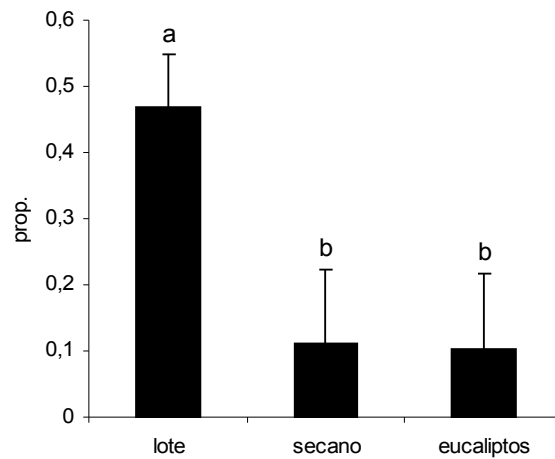


Fig 3.6. Proporción de disminución de la densidad de ramets de *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro (Arg.) entre fechas 9 (17-feb) y 10 (25-feb). Las diferencias son significativas para $\alpha = 0,10$ en la aplicación de la prueba de Mann-Witney (Infostat 2009).

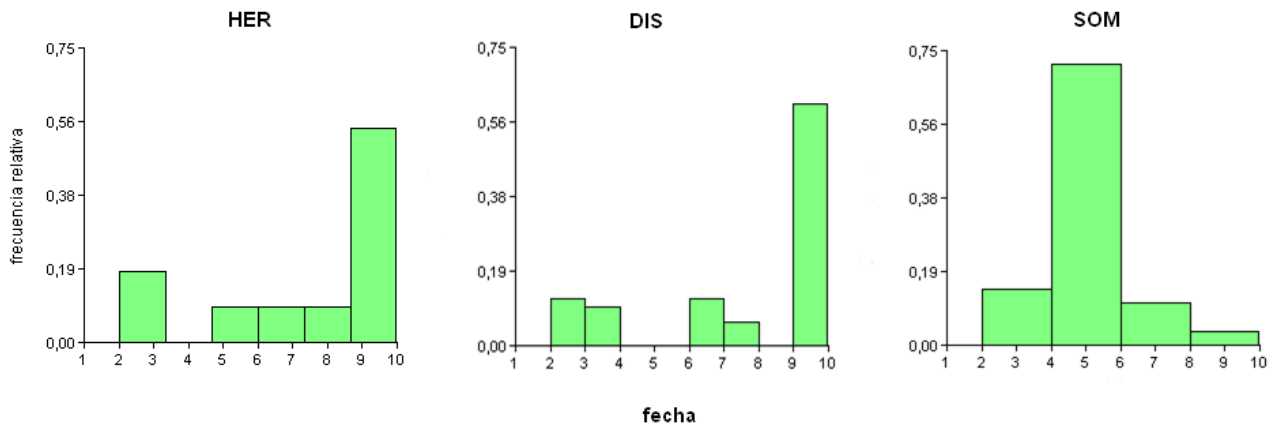


Fig 3.7. Histogramas de frecuencia relativa de reclutamiento de ramets de *A. repens* en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro para el período de observación (14/10/05 – 25/2/06) dividido en 10 fechas de muestreo.

Tabla 3.1. Cuadro de eventos de reclutamiento y mortalidad en 9 micro-sitios localizados en 3 hábitats (HER, DIS y SOM) en el Valle Inferior de Río Negro. Las siglas indican: r = reclutamiento menor (< 1/3 de la densidad actual); R = reclutamiento intenso (pulso > 1/3 de densidad actual); m = mortalidad leve; M = mortalidad intensa.

Micro-sitio	Transición entre pares de fechas sucesivas									N° eventos (*)
	1 → 2	2 → 3	3 → 4	4 → 5	5 → 6	6 → 7	7 → 8	8 → 9	9 → 10	
HER 1				r		r	r	r	r	4
									m	0
HER 2		r	r						R	2
									m	0
HER 3								m	M	1
										0
DIS 1	r		r			r	r		r	4
	m	m	m			m			M	4
DIS 2	r					r			r	2
					m	m			M	2
DIS 3	r		r				r		r	3
						m		m	M	2
SOM 1							r		r	1
					m					1
SOM 2					r					1
		m		m			m		m	3
SOM 3					r					1
						m				1

(*) Excluida fecha 10

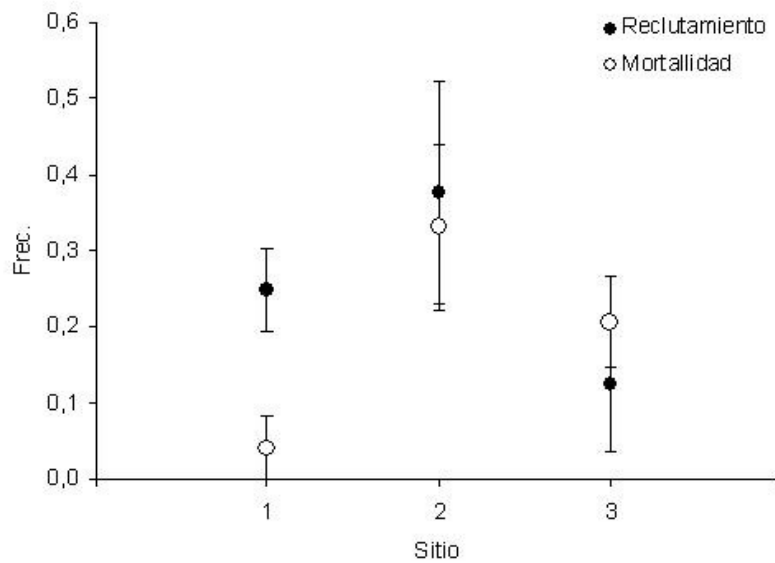


Fig 3.8. Frecuencia espacial de reclutamiento y mortalidad de ramets de *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro: (1) HER; (2) DIS; (3) SOM. Las barras representan el error estándar de la media.

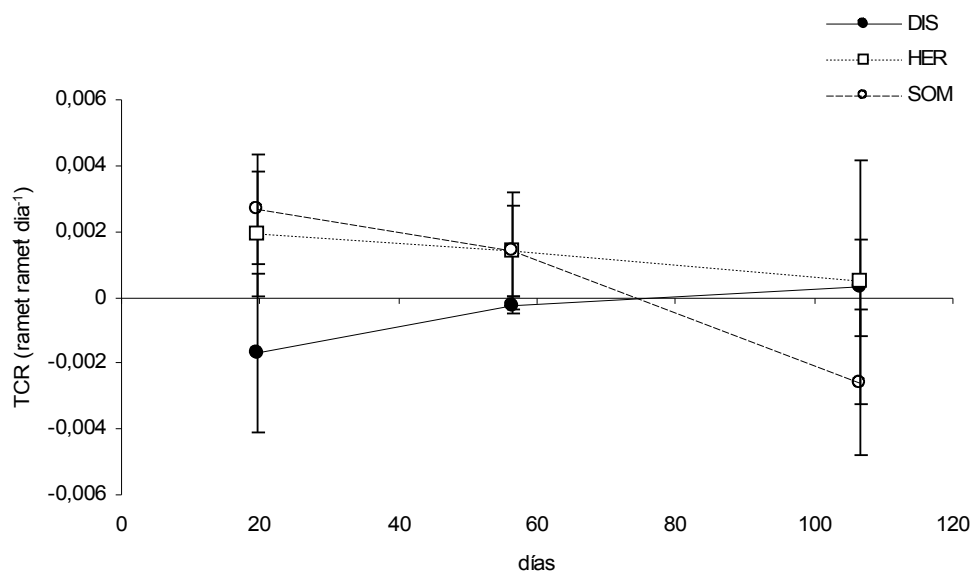


Fig 3.9. Tasa relativa de cambio de la densidad de ramets ($\text{ramets ramet}^{-1} \text{ día}^{-1}$) de *Acroptilon repens* L. en tres sitios (DIS, SOM y HER) del Valle Inferior de Río Negro, para el periodo comprendido entre 14/10/05 – 17/2/06. Las barras representan el error estándar de la media.

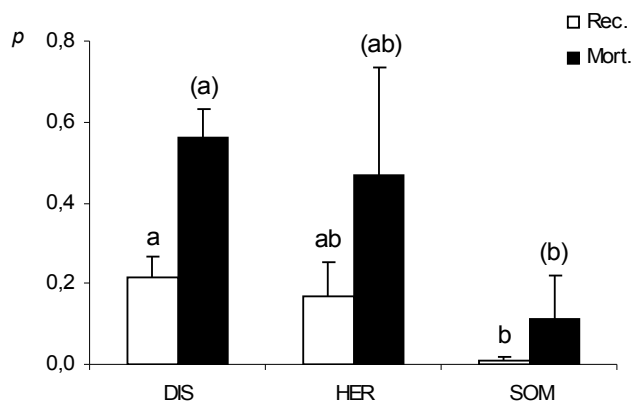


Fig 3.10. Intensidades de reclutamiento ($p = \text{ramets nuevos} / \text{ramets iniciales}$) y mortalidad ($p = \text{ramets muertos} / \text{ramets totales}$) de ramets de *Acroptilon repens* L. en tres sitios de observación en el Valle Inferior de Río Negro, correspondientes a la última fecha del período estudiado (25-feb). Las barras representan el error estándar de la media.

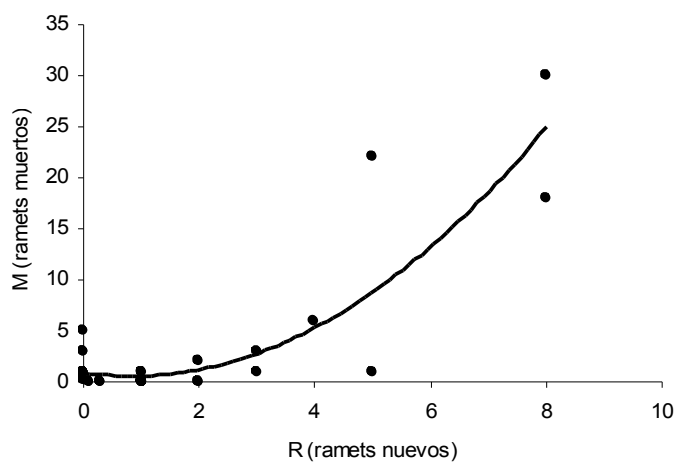


Fig 3.11. Ajuste polinómico a los datos de reclutamiento y mortalidad de ramets de *Acroptilon repens* L. (período completo) en tres sitios de observación ubicados en el Valle Inferior de Río Negro (DIS, SOM y HER). La ecuación de la regresión no lineal es $M = 0,47 - 0,78 R + 0,90 R^2$.

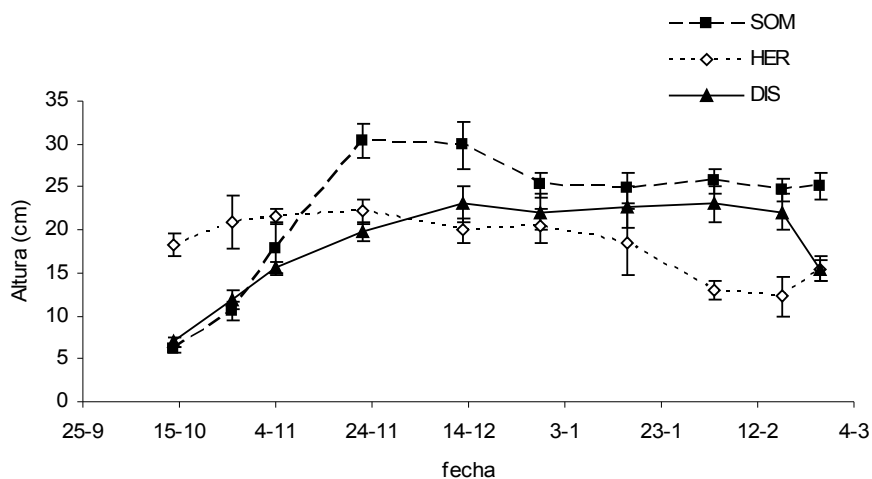
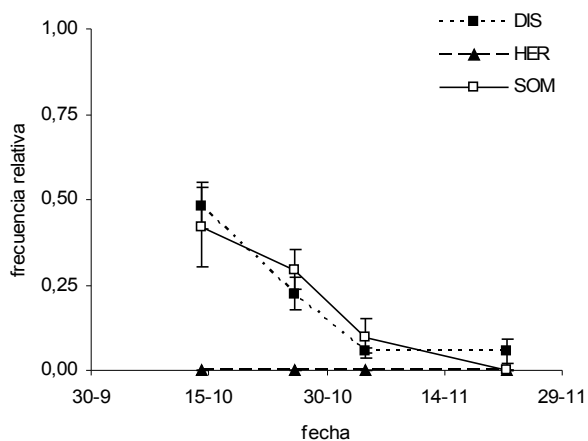


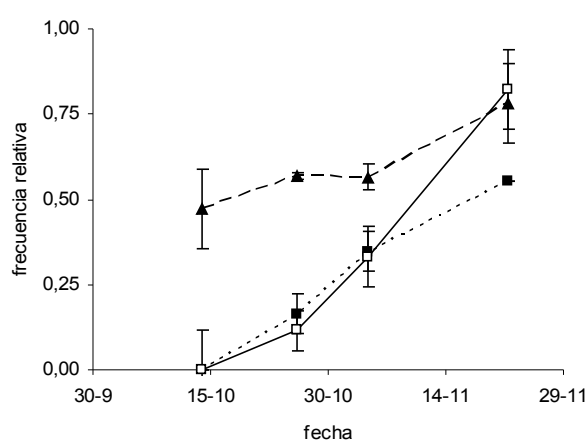
Fig 3.12. Cambio en la altura media de ramets en poblaciones de *Acroptilon repens* L. ubicadas en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro (DIS, SOM, HER) durante el período 14/10/2005 – 25/02/2006. Las barras representan el error estándar de la media (n = 3).

Tabla 3.2. Efecto sitio en análisis de medidas repetidas para altura de ramets en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro.

Sitio	Fechas 1 – 6 (14/10 - 29/12)			p	Sitio	Fechas 5 – 10 (13/12 - 25/2)			p
	BA (1)	n				BA (2)	n		
DIS	99,49	3	a	0,0482	DIS	99,67	3	a	0,0189
SOM	119,80	3	b		SOM	128,43	3	a b	
HER	123,57	3	b		HER	155,27	3	b	



(a)



(b)

Fig 3.13. Frecuencia relativa de alturas de ramets de *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro para dos categorías de tamaño: (a) rosetas; (b) > 20 cm de alto. Las barras representan el error estándar de la media.

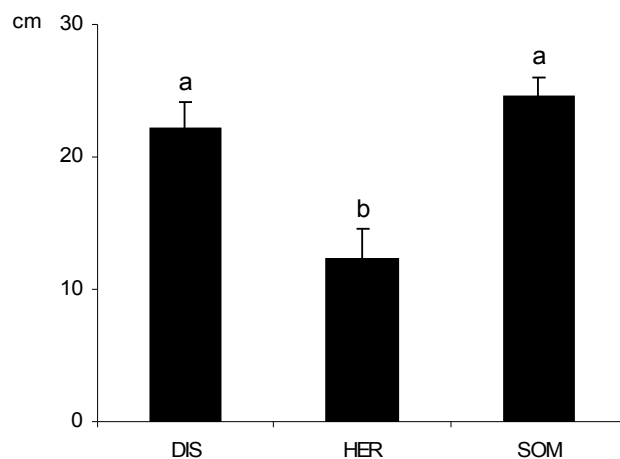


Fig 3.14. Diferencia de altura de ramets de *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro al momento correspondiente a la fecha 9 (17-feb). Las barras representan el error estándar de la media.

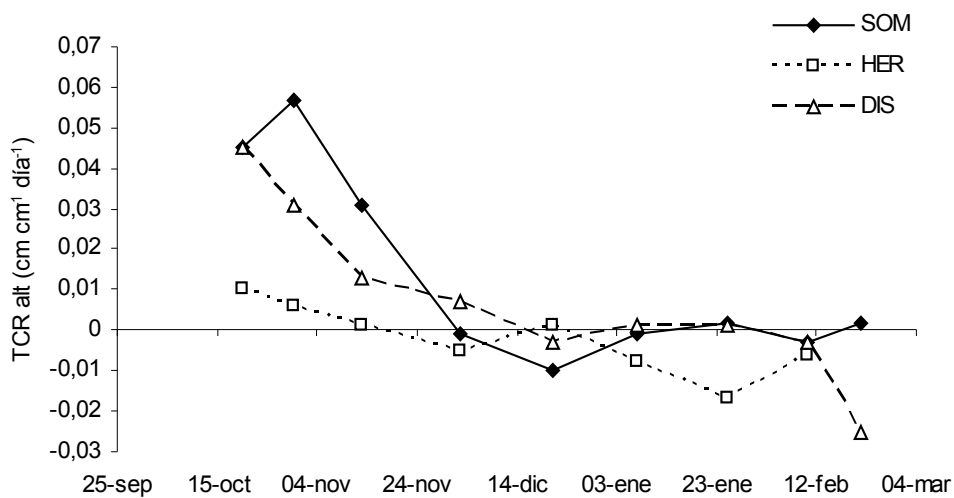


Fig 3.15. Tasa de cambio relativo para altura de ramets ($\text{cm cm}^{-1} \text{ día}^{-1}$) de *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río negro durante una parte del ciclo vegetativo 2005/06.

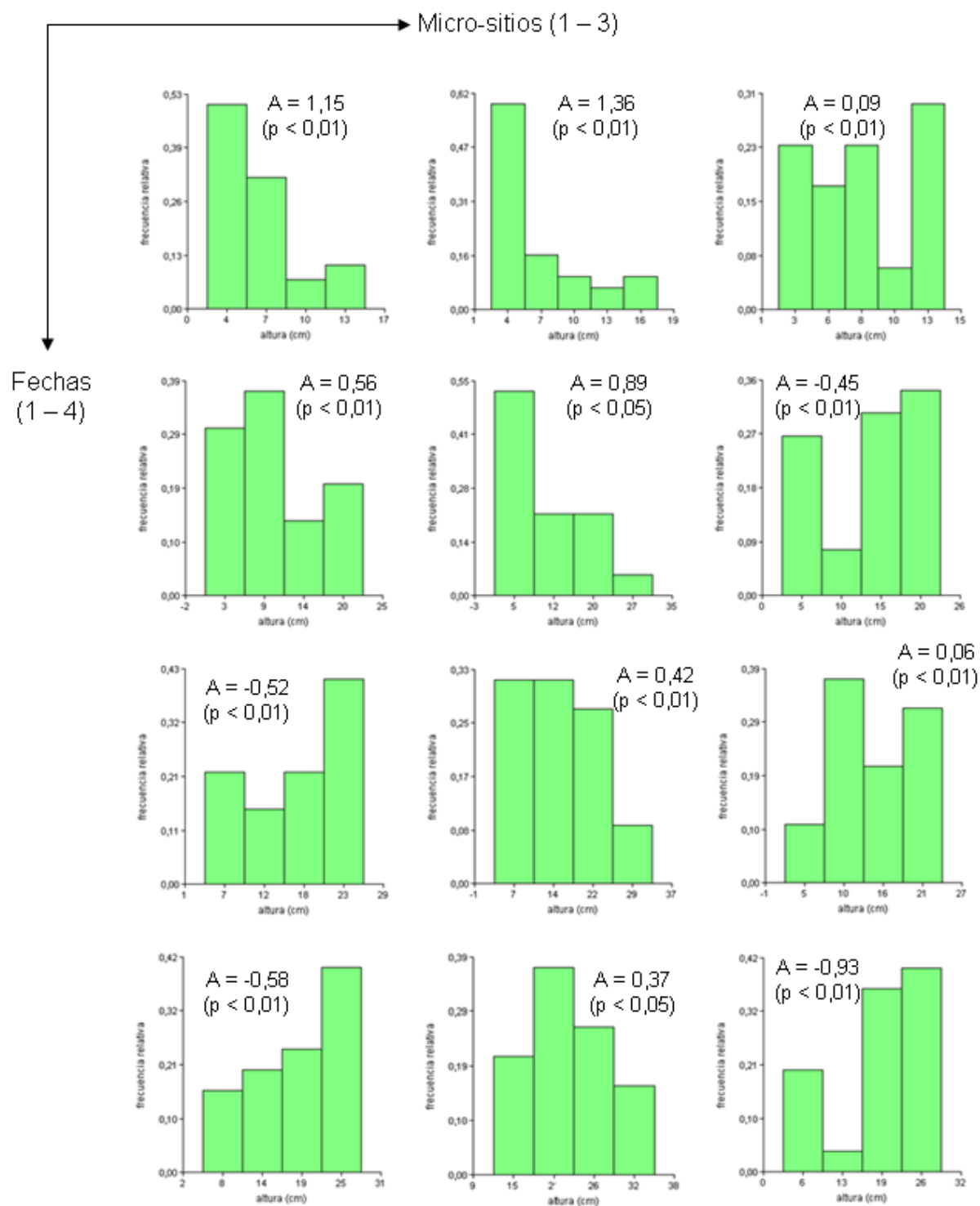


Fig 3.16. Frecuencia relativa de alturas para ramets de *Acroptilon repens* L. en el sitio DIS, correspondiente a las primeras cuatro fechas de muestreo (14/10, 26/10, 4/11 y 22/11) que representan el período exponencial de crecimiento. La letra A indica coeficiente de asimetría de Fisher. Entre paréntesis se indica la p para normalidad según el test de Jarque-Bera.

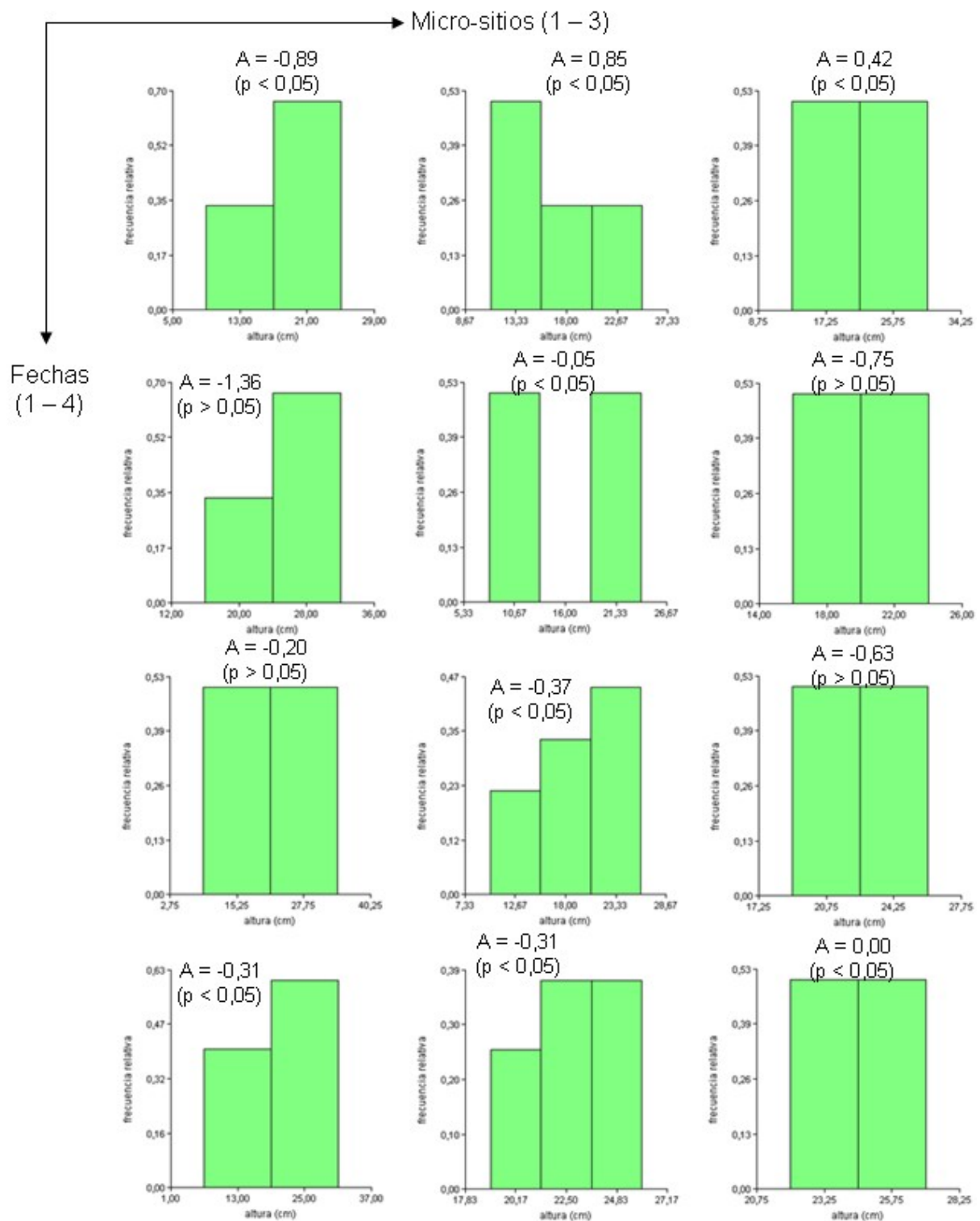


Fig 3.17. Frecuencia relativa de alturas para ramets de *Acroptilon repens* L. en el sitio HER, correspondiente a las primeras cuatro fechas de muestreo (14/10, 26/10, 4/11 y 22/11) que representan el período exponencial de crecimiento. La letra A indica coeficiente de asimetría de Fisher. Entre paréntesis se indica la p para normalidad según el test de Jarque-Bera.

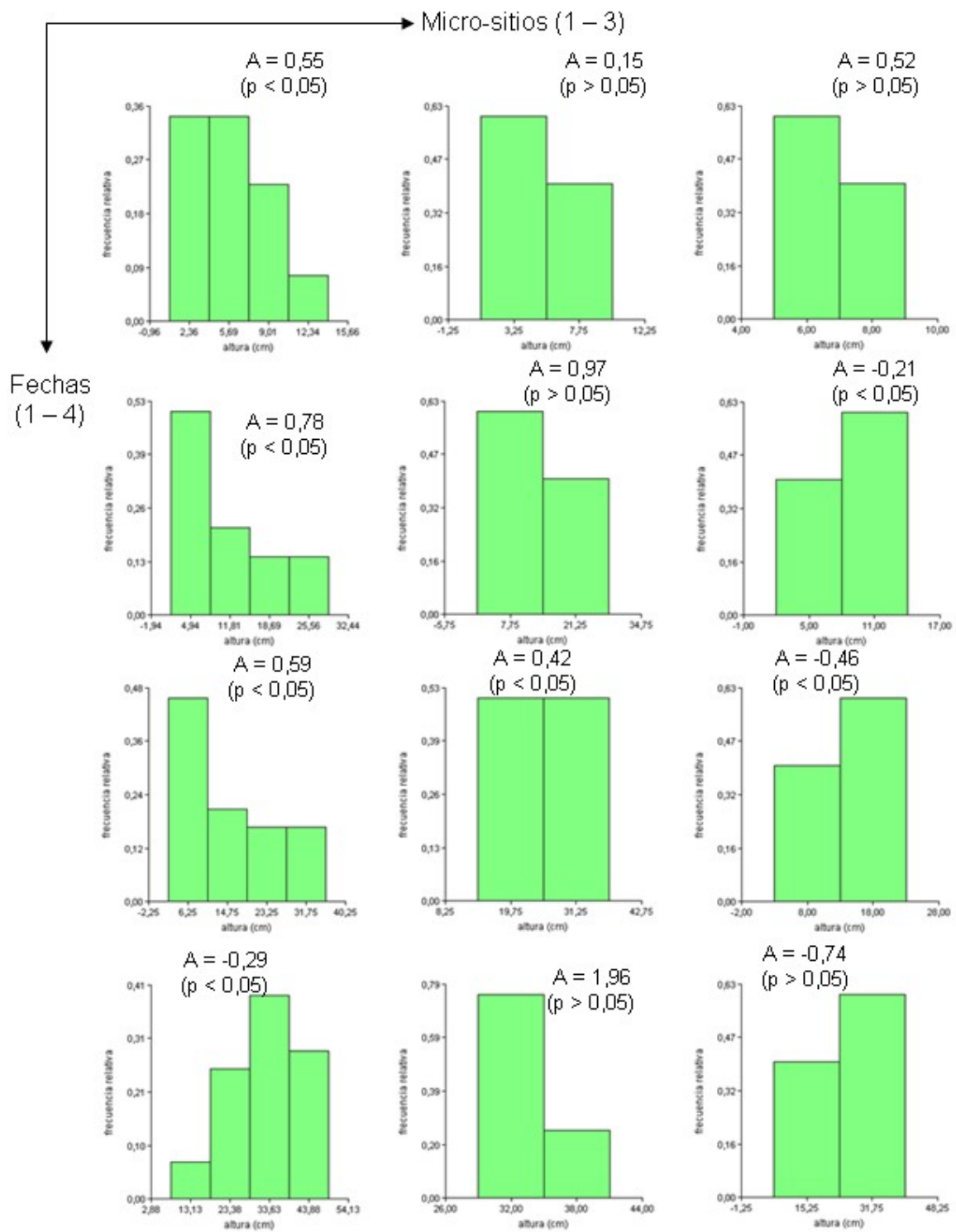


Fig 3.18. Frecuencia relativa de alturas para ramets de *Acroptilon repens* L. en el sitio SOM, correspondiente a las primeras cuatro fechas de muestreo (14/10, 26/10, 4/11 y 22/11) que representan el período exponencial de crecimiento. La letra A indica coeficiente de asimetría de Fisher. Entre paréntesis se indica la p para normalidad según el test de Jarque-Bera.

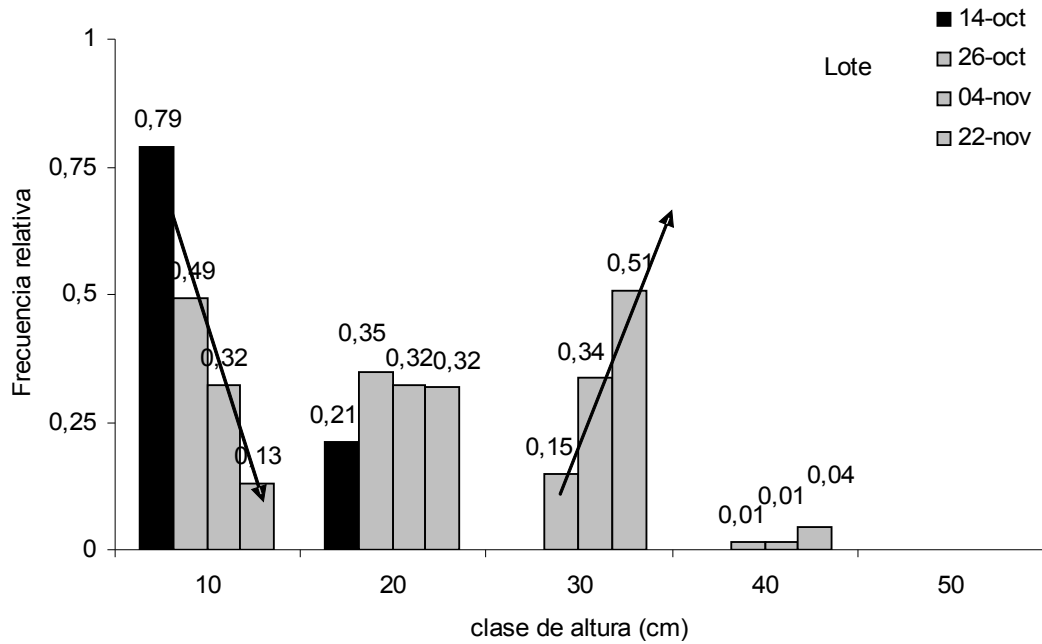


Fig 3.19. Frecuencia relativa de alturas para ramets de *Acroptilon repens* L. ubicados en muestras observadas en el sitio DIS y correspondientes a cinco categorías de tamaño (0-10 cm; 10-20 cm; 20-30 cm; 30-40 cm y + 50 cm.). Las flechas hacen referencia al cambio ocurrido en cuatro fechas sucesivas.

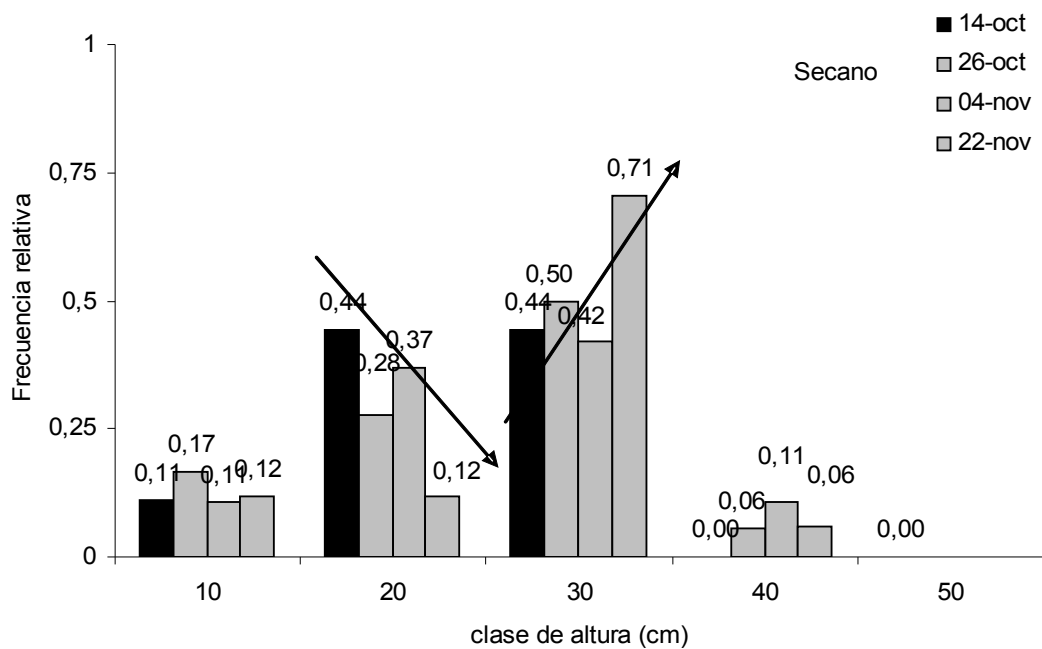


Fig 3.20. Frecuencia relativa de alturas para ramets de *Acroptilon repens* L. ubicados en muestras observadas en el sitio HER y correspondientes a cinco categorías de tamaño (0-10 cm; 10-20 cm; 20-30 cm; 30-40 cm y + 50 cm.). Las flechas hacen referencia al cambio ocurrido en cuatro fechas sucesivas.

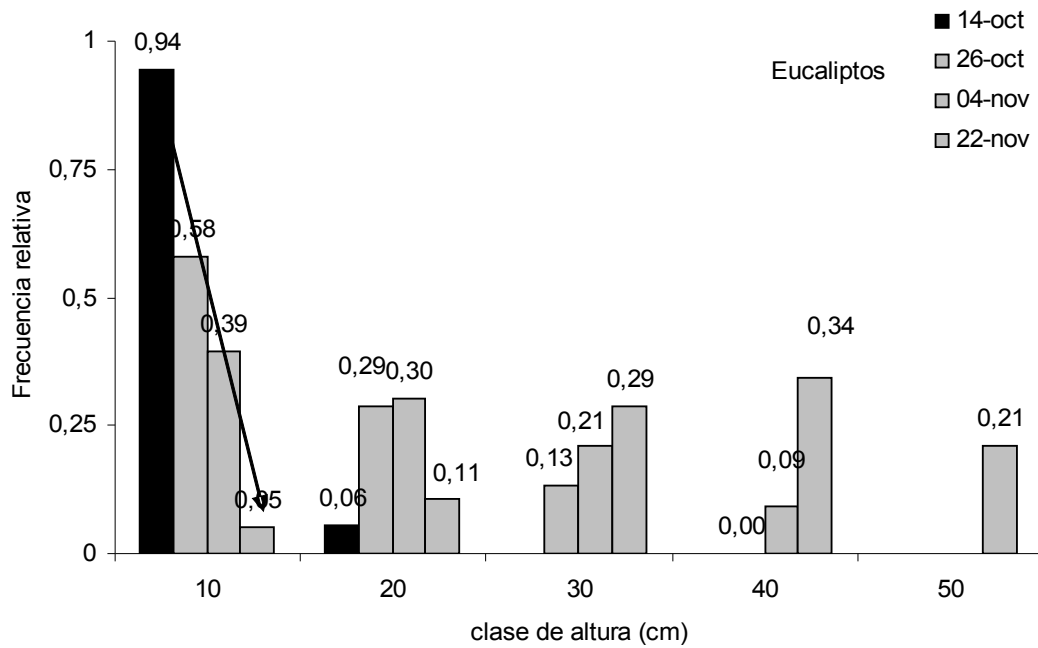


Fig 3.21. Frecuencia relativa de alturas para ramets de *Acroptilon repens* L. ubicados en muestras observadas en el sitio SOM y correspondientes a cinco categorías de tamaño (0-10 cm; 10-20 cm; 20-30 cm; 30-40 cm y + 50 cm.). Las flechas hacen referencia al cambio ocurrido en cuatro fechas sucesivas.

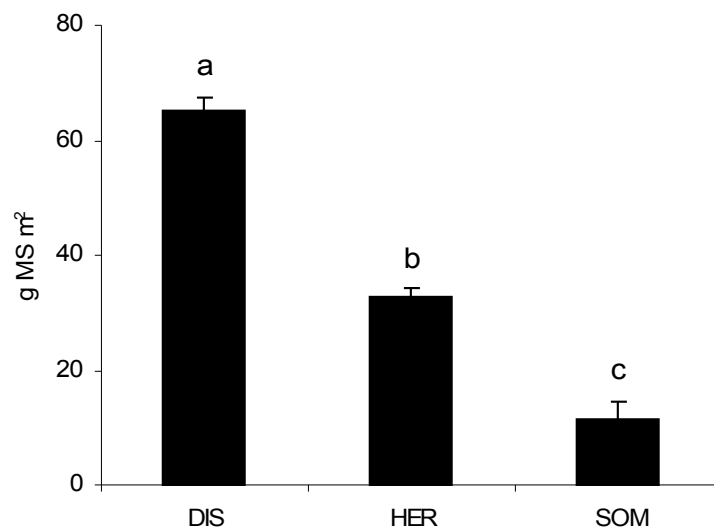


Fig 3.22. Biomasa aérea de *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro al inicio del período de observación (14/10/2005). Las barras indican el promedio (n=3) y el error estándar de la media.

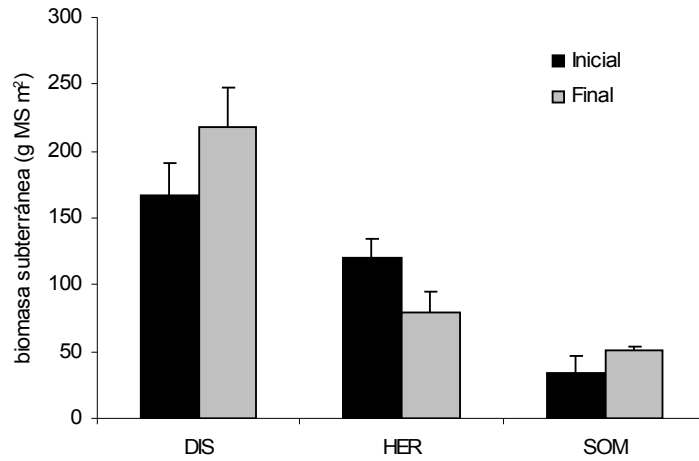


Fig 3.23. Biomasa subterránea de *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro al inicio y fin del período de observación (14/10/2005 y 13/6/2006). Las barras indican el promedio (n=3) y el error estándar de la media.

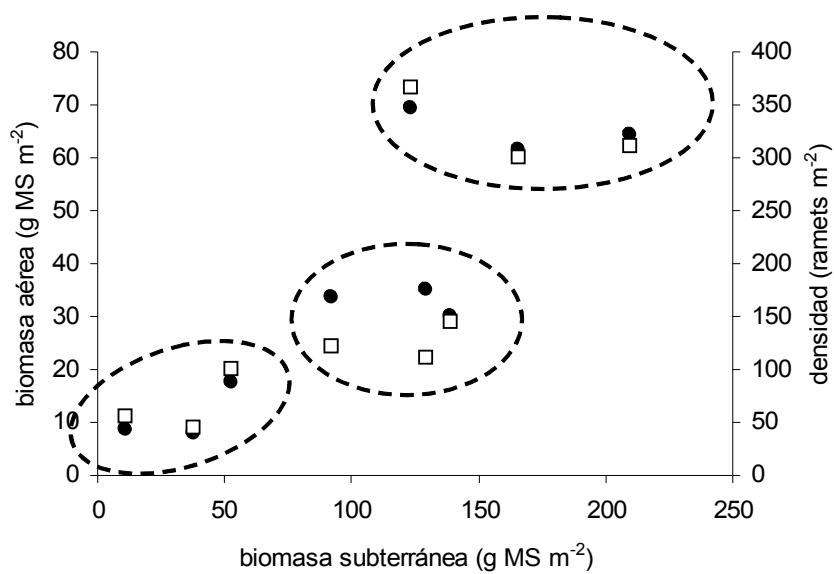


Fig 3.24. Relación entre biomasa aérea, densidad de ramets y biomasa subterránea de *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro. (□) densidad; (●) biomasa aérea.

CAPÍTULO 4

Interferencia maleza – cultivo

(*Acroptilon repens* L. - *Allium cepa* L. cv. Valcatorce INTA)

4.1. Introducción

De los cultivos hortícolas característicos del VIRN, la cebolla ocupa el 3° lugar en importancia con 500 - 1500 ha anuales y es una de las especies que más perjudicada resulta por la competencia de malezas puesto que tiene un lento crecimiento inicial y sus hojas estrechas y erectas producen muy poca sombra. Si se deja a las malezas crecer libremente pueden reducir el rendimiento de la cebolla entre 36 – 96 % (Khan *et al* 2003, Williams *et al* 2005).

El cultivar de cebolla más difundido en el VIRN es valcatorce INTA. Es una cebolla de día largo, con catáfilas cobrizas, alta pungencia y larga conservación a campo (Pozzo Ardizzi *et al* 2005). Para ese cultivo existe una tecnología adecuada que incluye el manejo de herbicidas en dosis reducidas (Dall Armellina 1996), aunque con la misma no es posible controlar las poblaciones de *A. repens*, que en definitiva terminan afectando a la hortaliza. Tampoco es útil la extracción manual debido a que por brotación la maleza restablece muy pronto la canopia removida.

Las primeras brotaciones de la maleza ocurren en el mes de setiembre, coincidentemente con el trasplante de la cebolla tardía, de manera tal que en los manchones de maleza las dos especies comparten el ciclo completo. Se desconoce cuál es la magnitud de la interferencia de la maleza sobre los cultivos hortícolas en general y la cebolla en particular.

El objetivo de este trabajo fue estudiar la producción de biomasa y propagación vegetativa de *A. repens* en un rango de densidad creciente en un cultivo experimental de cebolla a fin de caracterizar la respuesta productiva de la cebolla bajo dichas condiciones.

4.2. Metodología

En este experimento se empleó un diseño aditivo para el estudio de la interferencia de *A. repens* sobre *A. cepa*. La forma más simple y comúnmente aplicada en la experimentación agrícola

refiere al diseño aditivo parcial que mantiene la densidad de una especie constante mientras que varía la de la segunda en un rango determinado. Este es un diseño adecuado para los estudios de competencia cultivo-malezas (Park *et al* 2003) y aunque los datos provean solo una imagen limitada de la interacción entre las especies (no brinda información acerca del efecto del cultivo sobre las malezas), en este caso el diseño se justifica adecuado en su elección ya que se conoce que la cebolla es una especie que carece de capacidad competitiva, razón por la que no tiene interés, en principio, conocer el efecto inverso.

4.2.1. *Sitio y dispositivo experimental*: el experimento se llevó a cabo en el predio de la Universidad Nacional del Comahue (CURZA) en Viedma, Río Negro (40° 03' S; 62° 48' O) bajo condiciones semicontroladas, en un invernadero tipo capilla a dos aguas (6 m x 21 m) con las cortinas laterales abiertas durante todo el período experimental (26/10/04 – 20/03/05). Se utilizaron macetas de 0,49 m² (0,70 x 0,70) y 35 cm de profundidad, construidas en madera de álamo, forradas interiormente con polietileno negro de 200 micrones y perforadas en la base para posibilitar el drenaje del agua. Las macetas estaban apoyadas en bloques de madera a una distancia de 20 cm del suelo. Se utilizó suelo agrícola de textura franco-arenosa (3 % MO; 1,9 RAS) enriquecido con 0,1 kg m⁻³ de 15-15-15 (NPK) al inicio de la experiencia.

4.2.2. *Población experimental de cebolla*: las plantas de cebolla (*cv.* Valcatorce INTA) fueron producidas en almácigo y trasplantadas a raíz desnuda el 26/10/04 en estado de 2 hojas verdaderas a razón de 20 plantas por maceta (408000 pl ha⁻¹) distribuidas en cuadrícula regular en el área de la maceta.

4.2.3. *Población experimental de A. repens*: se obtuvieron plantas clonales de *A. repens* a partir de la brotación de trozos de rizoma poseedores de una yema visible, preformada en su hábitat original. Los mismos fueron obtenidos de una misma población local en el invierno 2004 y conservados en bolsas de polietileno en heladera (5 °C) hasta el 15/09/04, cuando se los hizo brotar en macetas individuales.

4.2.4. *Diseño experimental, variables dependientes y análisis de datos*: se utilizó un diseño en bloques completos al azar con 7 tratamientos para densidad de *A. repens* (AR): AR₀ (testigo sin maleza); AR₂ (2 ramets m⁻²); AR₄ (4 ramets m⁻²); AR₈ (8 ramets m⁻²); AR₁₆ (16 ramets m⁻²); AR₃₂ (32 ramets m⁻²) y AR₆₄ (64 ramets m⁻²) y 3 repeticiones. El trasplante de ambas especies se realizó el mismo día y las poblaciones establecidas coexistieron durante 145 días hasta el momento de la cosecha de la cebolla. En la maleza se evaluaron las siguientes variables: densidad de ramets en el

momento de la cosecha (densidad final, ramets m⁻²), biomasa aérea y subterránea a cosecha (g MS m⁻²) y se calculó la tasa de multiplicación vegetativa (ramets final / ramet inicial). La materia seca se determinó por pesaje de muestra seca a estufa (72 h, 65°C). En la cebolla se determinó: rendimiento total y comercial a cosecha (biomasa en fresco de bulbos, g MS m⁻²), proporción de descarte correspondiente a bulbos menores a 35 mm de diámetro (% de la biomasa de bulbos y de la cantidad total), cambio en la densidad del cultivo experimental (% mortandad de plantas) y distribución por calibres según el rango. Todos los datos analizados mediante ANOVA cumplieron los requisitos de normalidad y homocedasticidad sin transformaciones (Tabla A-4.1) a excepción de la densidad final de ramets de *A. repens*, a la que se aplicó la transformación logarítmica (Ln). Los datos de proporción en número de bulbos de descarte (*p*N), proporción en peso de bulbos de descarte (*p*P) y mortalidad de plantas de cebolla (*p*M) fueron analizados mediante ANOVA no paramétrico (Kruskal Wallis) debido a que no alcanzaron normalidad aún transformados. La comparación de medias se realizó mediante los tests de Tukey ($\alpha = 0,05$) y Duncan ($\alpha = 0,05$).

4.3. Resultados

4.3.1. Crecimiento y multiplicación de *A. repens*

4.3.1.1. *Biomasa final*: la biomasa aérea de *A. repens* no fue diferente entre tratamientos para todo el rango de densidad inicial ($p = 0,2851$; Tabla A-4.2), observándose un promedio de $1,05 \pm 0,07$ ton MS ha⁻¹ (Tabla 4.1). Al observar la biomasa aérea en plantas elongadas (> 10 cm; excluidas las rosetas) se obtuvieron los mismos resultados ($p = 0,4775$; Tabla A-4.3). La proporción de ramets elongados fue igual entre tratamientos ($p = 0,2377$; Tabla A-4.4), involucrando al 63 % de la población con una altura promedio de 34,0 cm ramet⁻¹ sin diferencias entre tratamientos ($p = 0,5822$; Tabla A-4.5; Tabla 4.1). La biomasa subterránea, por su parte, aumentó de una manera directamente proporcional al incremento en la densidad inicial de plantas, observándose diferencias significativas entre tratamientos ($p = 0,0010$; Tabla A-4.6). En este caso los tratamientos AR₂ y AR₄ que no fueron diferentes entre sí evidenciaron la menor biomasa subterránea, con un promedio de 0,74 ton MS ha⁻¹. La mayor biomasa se observó en los tratamientos AR₃₂ y AR₆₄, con una media de 2,89 ton MS ha⁻¹. Tratamientos intermedios evidenciaron una respuesta intermedia (Tabla 4.1).

4.3.1.2. *Densidad final de A. repens*: conforme al avance de la temporada de crecimiento se produjo la emergencia de nuevos ramets de *A. repens* por brotación de raíces gemíferas, lo cual

condujo a un incremento en la densidad de la maleza en comparación con la inicialmente establecida en el experimento. Se observaron diferencias entre tratamientos ($p = 0,0078$; Tabla A-4.7), en las cuales el tratamiento AR₂ tuvo una densidad final menor que los tratamientos AR₃₂ y AR₆₄, iguales entre si (Tabla 4.1). Para los tratamientos intermedios la densidad final de ramets de *A. repens* fue igualmente intermedia y no diferente de los extremos citados. La tasa de multiplicación vegetativa (TMV, ramets final / ramet inicial) resultó decreciente con el aumento de la densidad inicial de plantas de maleza (Fig 4.1), con un máximo de 12,3 para la menor densidad inicial (AR₂) y un mínimo de 2,6 para la densidad mayor (AR₆₄).

4.3.2. Producción de bulbos en cebolla

4.3.2.1. *Rendimiento total y comercial*: para estas dos variables se observó una tendencia decreciente con el aumento de la densidad inicial de ramets de *A. repens* (Fig 4.2). se observaron diferencias entre tratamientos tanto para rendimiento total de bulbos ($p = 0,0041$; Tabla A-4.8) como para rendimiento comercial ($p = 0,0057$; Tabla A-4.9).

El rendimiento de la cebolla no resultó afectado para una baja densidad inicial de maleza en AR₂ (2 ramets m⁻²), observándose una media de $42,3 \pm 2,09$ y $41,1 \pm 2,3$ ton ha⁻¹ para rendimiento total y comercial respectivamente en promedio con el testigo (AR₀). Con densidad de malezas igual o mayor a 32 ramets m⁻² (AR₃₂ y AR₆₄) la producción de bulbos fue menor. Mientras el rendimiento total arrojó una media de $19,6 \pm 0,6$ ton ha⁻¹ (54 % menos que el promedio AR₀, AR₂), la producción comercial fue de $18,1 \pm 0,8$ ton ha⁻¹ (56 % menor). Para densidades intermedias se observó una respuesta intermedia respondiendo a la tendencia decreciente con la densidad que fuera citada.

4.3.2.2. *Descarte*: mientras no se observó descarte por sanidad al momento de la cosecha, el descarte por tamaño, que agrupa a los bulbos con diámetro ecuatorial < 35 mm, no fue diferente entre tratamientos ($p = 0,4579$ para proporción en número; $p = 0,7084$ para proporción en peso; Tabla A-4.10). El promedio de bulbos descartados fue del 14 % de la cantidad total, lo cual representa $1,2 \pm 0,28$ ton ha⁻¹, o sea el 5 % en peso (Tabla 4.2).

4.3.2.3. *Cambios en la densidad del cultivo experimental*: habiendo observado diferencias en rendimiento y no pudiendo atribuir las mismas al descarte, cabe preguntarse si estas pudieran deberse a una disminución en la densidad de plantas que aporte menos cantidad de bulbos a la producción de las parcelas experimentales en algunos tratamientos. En la Tabla 4.2 se observa que la mortalidad de plantas de cebolla para los tratamientos de densidad de *A. repens* no fue diferente

en todo el rango experimental ($p = 0,2332$; Tabla A-4.10), con un promedio de $5,7 \pm 1,4$ % de disminución del stand inicial de plantas.

4.3.2.4. *Cambio en el tamaño de bulbos y la distribución por calibres*: el diámetro promedio de los bulbos comerciales (diámetro ecuatorial ≥ 35 mm) disminuyó con el aumento de la densidad inicial de *A. repens*, repitiendo el patrón de diferencias estadísticas observado en el análisis del rendimiento total y comercial. Se encontraron diferencias entre tratamientos ($p = 0,0398$; Tabla A-4.11), en las que se observan dos grupos. Por un lado el testigo sin malezas que no fue diferente del tratamiento con menor densidad de plantas (AR₂), con un diámetro promedio de 5,6 cm. Por encima de 8 ramets m⁻² de *A. repens* no se encontraron diferencias entre tratamientos, los cuales registraron los diámetros menores (AR₈, AR₁₆, AR₃₂ y AR₆₄) con un promedio de 4,9 cm (Tabla 4.2). Este cambio observado en el calibre medio encuentra una similar representación en términos de peso medio de bulbos, observándose que en los tratamientos AR₃₂ y AR₆₄ el peso de los bulbos individuales ($52,97 \pm 3,31$ g) fue en promedio un 47,3 % menor que el testigo ($100,60 \pm 4,11$ g). Para densidades intermedias vuelve a observarse una respuesta igualmente intermedia respecto de las citadas anteriormente (Tabla 4.2).

Al analizar la distribución por calibres se encuentra una respuesta al efecto descripto, la cual está asociada a la pérdida de calibres medios y grandes con el aumento de la densidad de malezas. En la Fig 4.3 se observa que con más de 16 ramets m⁻² no existe representación del calibre 4 (70-90 mm), en tanto que disminuye notablemente la presencia de bulbos de calibre 3 (50-70 mm). Los tamaños menores se mantuvieron constantes en su representación para todo el rango de densidad de maleza del ensayo.

4.4. Discusión

La cebolla es un competidor débil frente a las malezas. Soares *et al* (2003) reportaron un 95 % de pérdida de rendimiento y 91 % de reducción en el peso medio de bulbos para un período de competencia con malezas de 98 días. Las pérdidas de rendimiento de la cebolla debidas a la interferencia de plantas espontáneas de papa o “papa guacha” (*Solanum tuberosum* L.) ocurren a densidades que son frecuentemente encontradas en el campo. Se comprobó que 1 pl en 14,9 m² produjo una pérdida del 10 % en el rendimiento del cultivo, en tanto que el 100 % del rendimiento se perdió con 4 pl m². La competencia por papa “guacha” limita el tamaño de bulbos, lo cual

condujo a un cultivo de menor valor y calidad (Williams *et al* 2004).

La complejidad del proceso de interferencia aumenta en situaciones donde dominan las malezas perennes. Muchas de estas especies poseen estructuras de multiplicación vegetativa de tipo colonizador, donde mediante rizomas, estolones o raíces gemíferas hacen una ocupación efectiva del espacio en corto tiempo. Poseen normalmente una tasa de crecimiento relativo más alta que la cebolla, con una acumulación de biomasa aérea y subterránea lo suficientemente grande como para competir fuertemente con el cultivo (Zimdahl 1980).

Debido a que *A. repens* no puede ser controlado con herbicidas en el contexto de un cultivo implantado, las pérdidas de rendimiento por interferencia de la maleza pueden ser muy altas. Watson (1980) reportó una caída del 75 % en el rendimiento en grano de trigo para una densidad de *A. repens* equivalente a 64 ramets m⁻² y del 88 % en maíz. Otras técnicas de control como el desmaezado manual o mecánico son poco efectivos porque la maleza tiene la capacidad de rebrotar y extenderse a partir del sistema de raíces gemíferas. En este experimento se han observado pérdidas del 56 % en promedio para la producción comercial con densidades de *A. repens* equivalentes a 32 - 64 ramets m⁻² en el momento del trasplante.

En el descarte se observó una tendencia creciente con la densidad de malezas, aunque la misma no ha resultado en diferencias significativas entre los tratamientos debido a la variabilidad entre las observaciones (CV = 1,10). Esta variabilidad es mayor que la observada en los datos de rendimiento total (CV = 0,37) y comercial (CV = 0,40). Aumentar el número de observaciones seguramente contribuiría a mejorar este parámetro, aunque, considerando que las otras variables presentan una variabilidad aceptable cabría asumir como inherentes al descarte la suya en tanto atributo poblacional. Incursionar, si cabe, en las razones de tales desvíos podría ser parte de un estudio específico.

La mayoría de los autores sobre invasiones vegetales aceptan que ciertos atributos de las especies invasoras serían responsables de la prevalencia de la maleza invasora en las comunidades afectadas. Según lo citan Mashhadi & Radosevich (2004) y Rejmánek *et al* (2005) la lista incluye: i) propagación vegetativa, ii) alta capacidad competitiva en la captura de recursos, iii) alta presión de propágulos, iv) alta tasa de crecimiento relativo y área foliar específica en plántulas, v) dispersión de semillas por vertebrados, vi) alta plasticidad fenotípica y vii) alelopatía. Se estima que *A. repens* posee varios de estos atributos, habiéndose observado en este experimento al menos tres de estos.

4.4.1. *Multiplicación vegetativa*: el cambio en la abundancia relativa en favor de la maleza impuso unas condiciones de interferencia que fueron modificándose durante el transcurso del experimento. La abundancia de *A. repens* fue en aumento durante el período experimental como consecuencia de la multiplicación vegetativa, razón por la cual la densidad final de ramets resultó mayor que la densidad inicial en todos los tratamientos.

Si se extrapola la tasa de multiplicación vegetativa (TMV) a condiciones agrícolas en lotes de producción es posible inferir que aún los manchones nuevos de baja densidad alcanzarían una densidad suficiente como para competir fuertemente con el cultivo, habida cuenta que la biomasa subterránea tiende a aumentar con el paso del tiempo.

Se repite en toda la experiencia y para todas las variables analizadas que los tratamientos medios (AR₈ y AR₁₆ en la mayoría de los casos) presentan una respuesta intermedia entre los menores valores observados para el tratamiento AR₂ y los más altos correspondientes a los tratamientos AR₃₂ y AR₆₄, dando idea de que evidentemente la interferencia de *A. repens* sobre cebolla es un proceso que está en función de la densidad de la maleza o bien que depende de alguna variable, como la biomasa subterránea, que a su vez está asociada a la densidad. Este interrogante abre una incógnita acerca de la naturaleza de la competencia de *A. repens* sobre cebolla.

Se observó que el rendimiento total de la cebolla resultó bastante bien explicado por la densidad de ramets (Fig 4.4, $r = -0,75$) y la biomasa subterránea (Fig 4.5, $r = -0,68$) en forma independiente, aunque evidentemente estas son variables estrechamente relacionadas ya que la brotación de ramets es producto de la extensión del sistema de raíces gemíferas, es decir de la expansión del aparato subterráneo ($r = 0,87$).

Evidentemente, dado el reclutamiento de plantas clonales, los tratamientos inicialmente distintos terminaron por pertenecer a dos categorías relevantes: unidades experimentales con baja densidad y unidades experimentales con alta densidad. La respuesta de la cebolla a la competencia parece bastante bien explicada si se tiene en cuenta este agrupamiento. Desde aquí se puede entender como el rendimiento se vio afectado negativamente para altas densidades de maleza, mientras que la respuesta no fue tan categórica en condiciones de baja densidad donde se vio una tendencia de efecto progresivo.

Esta relación entre biomasa subterránea, densidad y rendimiento no se observa para biomasa aérea de *A. repens* y rendimiento de cebolla. Como la biomasa aérea fue constante para todo el

rango de densidad, se estima que las diferencias en el rendimiento son una consecuencia de la densidad de plantas.

A partir de la discriminación de la biomasa de ramets elongados, que sería una variable más precisa que la biomasa aérea total para explicar la competencia aérea por luz, puede afirmarse con mayor certeza que la interferencia de *A. repens* en cebolla es básicamente subterránea.

4.4.2. *Capacidad competitiva*: la bibliografía indica que los mejores predictores de coeficientes de competencia para pares de especies son: tamaño máximo, partición de biomasa a raíces, momento de emergencia y tamaño de semilla (Freckleton & Watkinson 2001). En los 3 primeros atributos el *A. repens* es claramente superior a la cebolla, e incluso a muchos de los más importantes cultivos hortícolas. Se vislumbra por ende la capacidad competitiva de la especie.

Los atributos de captura de recursos pueden afectar la coexistencia por un efecto de simetría en el tamaño de las especies que compiten. En general se asume que la competencia subterránea es simétrica respecto del tamaño, según lo cual la captura de recursos y la competencia debieran ser proporcionales al tamaño del aparato subterráneo (Schwinning & Weiner 1998). En este contexto es posible argumentar que la intensidad de la competencia de *A. repens* podría ser efectivamente una consecuencia del mayor tamaño relativo de las plantas de maleza. Sin embargo, Rajaniemi & Reynolds (2004), en un trabajo con varias especies herbáceas dentro de las cuales se encontraba una especie de *Centaurea* (*C. maculosa*), muy semejante en biología a nuestra especie del experimento, demostraron la existencia de una relación de competencia asimétrica en cuanto al tamaño del sistema radicular debido al acceso anticipado a los recursos nutricionales.

En manchones establecidos, *A. repens* tiene un extenso sistema radicular pre-existente a la cebolla, aunque la misma sea de trasplante. Las condiciones de competencia obviamente serán mucho más desfavorables para el cultivo.

Salvo para el agua que en sistemas de riego en general se asume que no es limitante, la fertilización tradicional con N se aplica en dos oportunidades y en forma localizada (cerca de la posición de las plantas) en la generalidad de los casos, (aunque existen sistemas en los que se utiliza una fertilizadora de distribución masiva al voleo). Esto significa una concentración puntual del recurso en un momento del ciclo agrícola, según la cual la maleza con ramets que ocupan la mayor parte de las posiciones tendrían prioridad de acceso al recurso. En este caso la diferencia de tamaño de sistema radicular y la anticipación al uso de los recursos implicaría una relación de competencia

asimétrica.

4.4.3. *Presión de propágulos*: como la interferencia debida a la maleza es principalmente subterránea (siendo por ende competencia por agua, nutrientes, o bien alelopatía), se estima que el desmalezado manual, siendo efectivo en la remoción de la biomasa aérea, podría tener un impacto menor al deseado respecto de las pérdidas de rendimiento, sobre todo porque *A. repens* rebrota inmediatamente después del defoliado. Sin que ocurra supresión de ciclo para la maleza, el desmalezado elimina la competencia aérea pero no la subterránea.

Si se extrapola la tasa de multiplicación vegetativa observada en este experimento a una segunda temporada se infiere que los sitios de baja densidad terminarán en una temporada en las condiciones iniciales requeridas para desarrollar parches de alta densidad en el segundo año, con lo cual una segunda temporada de cebolla en el mismo sitio se vería adversamente afectada por la interferencia de la maleza. Estas conclusiones, si bien son generales y probablemente no ocurran en la realidad a este ritmo de multiplicación, sirven para ilustrar el potencial multiplicativo de la especie y con ello su capacidad para excluir otras especies menos competitivas.

La persistencia de un banco de yemas importante permite entender la importancia de controlar el progreso de la invasión de *A. repens* en los lotes de agricultura intensiva del Valle Inferior de Río Negro, teniendo en cuenta el alto costo de la tierra y la magnitud de la pérdida de aptitud agrícola de los suelos invadidos.

Según lo han citado Soukup *et al* (2004), las pérdidas de los cultivos y la degradación del suelo son comunes tanto en sistemas naturales como agrícolas que resultan afectados por plantas invasoras.

En condiciones experimentales se ha demostrado la capacidad competitiva de *A. repens* sobre uno de los cultivos más importantes del sur de Argentina y segunda hortaliza nacional, con más de 25 mil hectáreas sembradas anualmente que reportan unas 700 mil toneladas (FAO 2006).

Asimismo se ha caracterizado la capacidad de propagación vegetativa de *A. repens*, a partir de lo cual resultan constantemente alteradas las relaciones de interferencia cultivo-maleza.

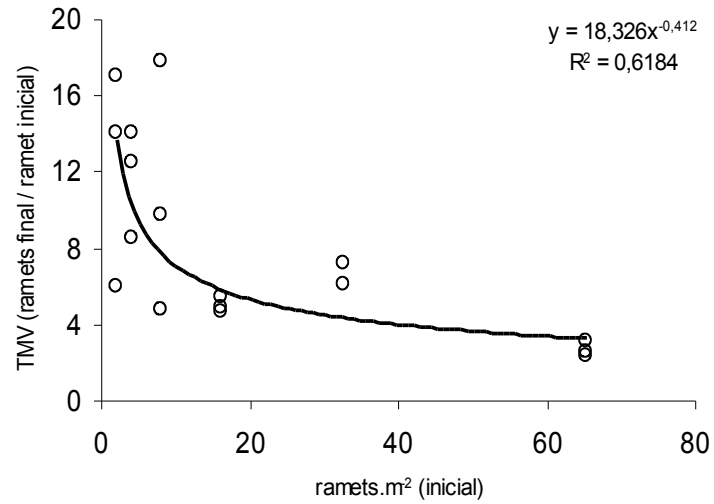


Fig 4.1. Tasa de multiplicación vegetativa (TMV, ramets final por ramet inicial) de *A. repens* en cultivo experimental de competencia con cebolla.

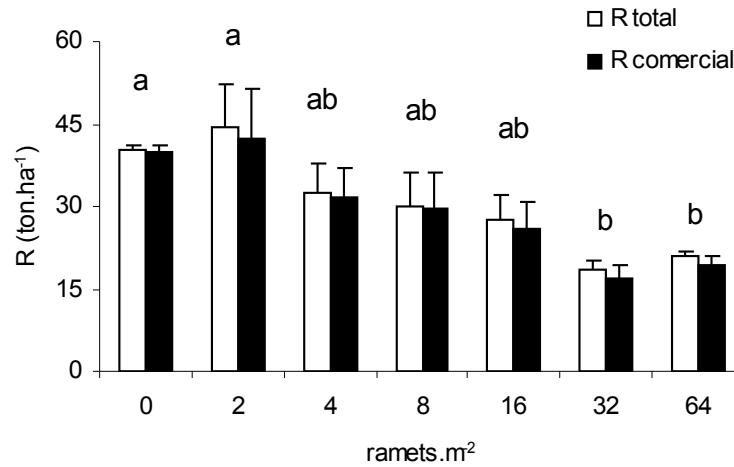


Fig 4.2. Rendimiento total y comercial de cebolla valcatorce expresado en ton ha⁻¹ de bulbos descolados para un rango de densidad de *A. repens* entre 0 – 64 ramets m⁻² al momento del transplante. Las diferencias estadísticas corresponden a cada serie de manera independiente mientras que las referencias son válidas para ambas series de datos.

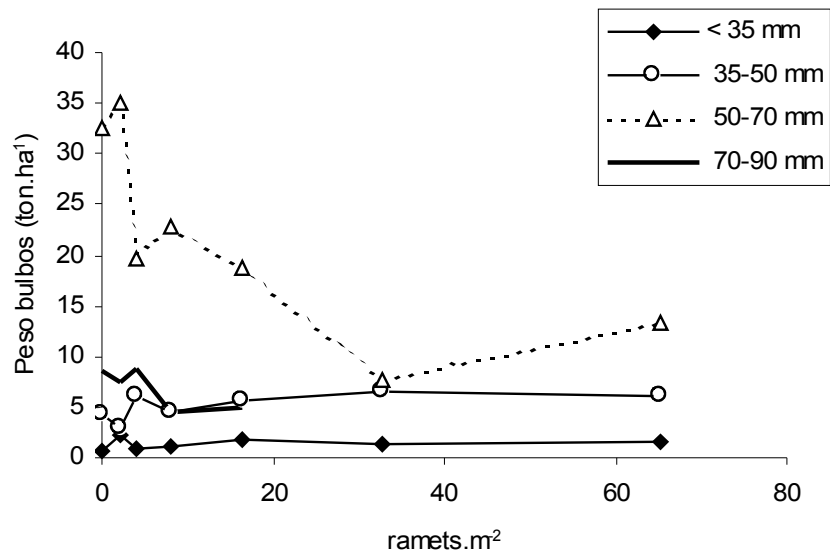


Fig 4.3. Rendimiento en bulbos de la cebolla valcatorce para los calibres estándar y su representación en gradiente de densidad inicial de la maleza *A. repens*.

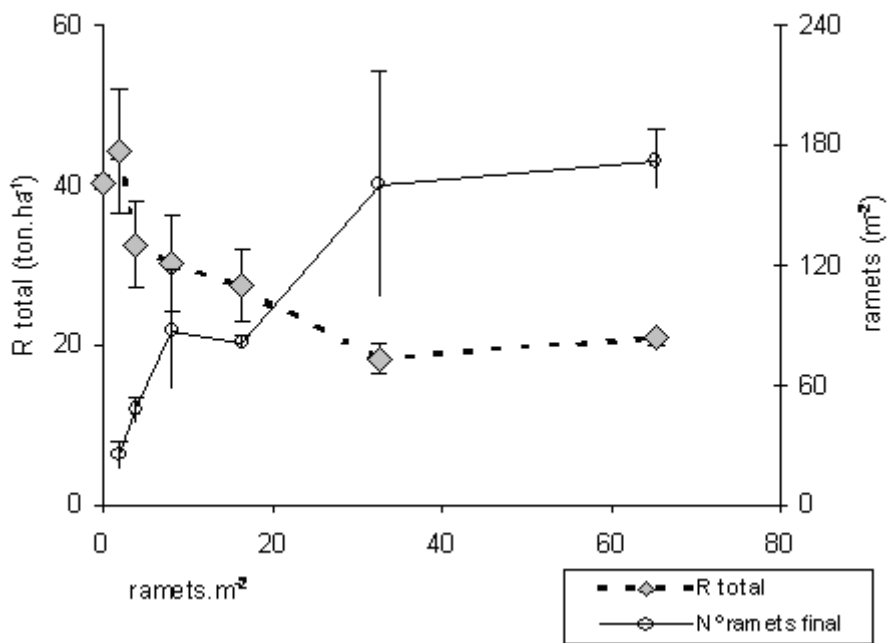


Fig 4.4. Relación entre rendimiento de cebolla y la densidad final de plantas de *A. repens* para un rango de densidad inicial de plantas de la maleza entre 0 – 64 ramets m⁻².

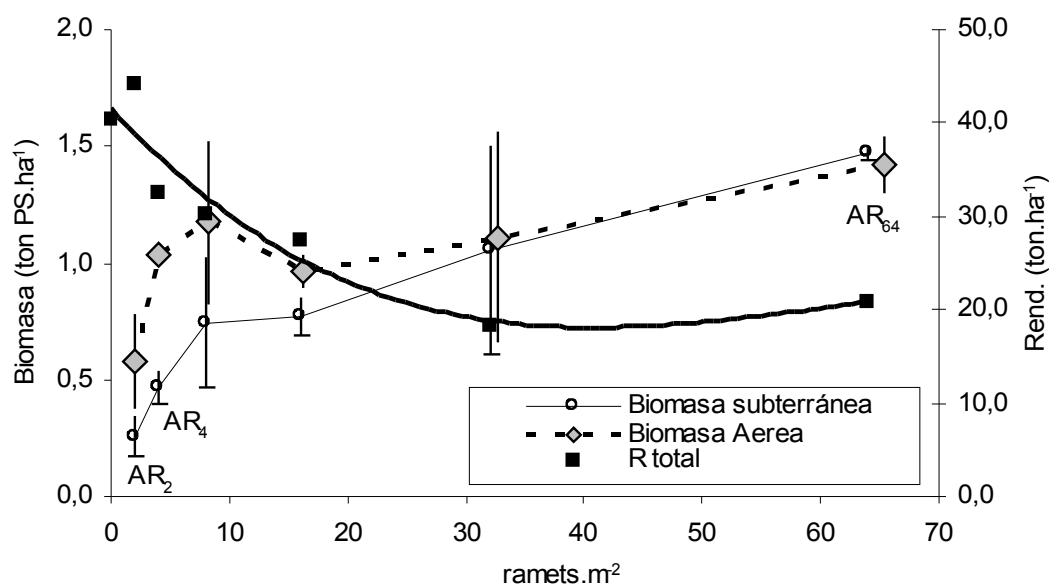


Fig 4.5. Relación entre rendimiento de cebolla (R total) y la biomasa final de *A. repens* para un rango de densidad inicial de plantas de la maleza entre 0 – 65 ramets m².

Tabla 4.1. Parámetros de crecimiento y multiplicación de *Acroptilon repens* L. para rango de densidad inicial entre 0 – 64 ramets m² al momento del trasplante de cebolla (*Allium cepa* L.) en experimento aditivo de interferencia.

Densidad inicial de <i>A. repens</i> (ramets m ²)	Densidad final (ramets m ²)	Proporción de plantas elongadas (p)	Biomasa aérea (g MS m ²)	Biomasa aérea de plantas elongadas (g Ms m ²)	Altura de plantas elongadas (cm)	Biomasa subterránea (g MS m ²)
2	25,2 (6,7) a	0,74 (0,06)	57,9 (20,1)	53,1 (19,2)	32,03 (1,97)	25,8 (8,8) a
4	47,6 (6,7) ab	0,61 (0,05)	103,4 (5,0)	95,2 (6,6)	33,67 (1,23)	47,1 (7,1) a
8	87,8 (30,9) ab	0,66 (0,08)	117,5 (34,9)	103,7 (36,3)	34,27 (2,22)	74,6 (28,0) ab
16	81,0 (3,6) ab	0,56 (0,04)	96,6 (7,3)	82,1 (5,2)	37,80 (3,60)	77,3 (8,4) ab
32	160,5 (52,8) b	0,59 (0,03)	110,7 (45,15)	88,6 (37,5)	30,93 (0,94)	136,5 (26,4) b
64	172,1 (14,9) b	0,58 (0,03)	142,5 (12,1)	119,3 (11,3)	35,23 (3,99)	146,8 (2,4) b
Promedio		0,63	104,8	90,4	34,0	
Significació n estadística	<i>p</i> = 0,0078 Tukey (α = 0,05)	<i>p</i> = 0,2377	<i>p</i> = 0,2851	<i>p</i> = 0,4775	<i>p</i> = 0,5822	<i>p</i> = 0,0010 Tukey (α = 0,05)

Los valores medios fueron calculados cuando no se observó diferencia estadística entre tratamientos.

Tabla 4.2. Parámetros de rendimiento de la cebolla *Allium cepa* L. para rango de densidad de *Acroptilon repens* L. entre 0 – 64 ramets m⁻² al momento del trasplante.

Densidad inicial de <i>A. repens</i> (ramets m ⁻²)	Proporción en número de bulbos de descarte (p)	Proporción en peso del descarte (p)	Mortalidad de plantas de cebolla (p)	Diámetro de bulbos comerciales (cm)
0	0,067 (0,044)	0,016 (0,011)	0,017 (0,017)	5,6 (0,1) a
2	0,049 (0,029)	0,051 (0,046)	0,0 (0,0)	5,5 (0,3) a
4	0,122 (0,065)	0,030 (0,017)	0,067 (0,033)	5,3 (0,2) ab
8	0,067 (0,067)	0,023 (0,023)	0,050 (0,0)	5,1 (0,2) abc
16	0,183 (0,117)	0,070 (0,036)	0,083 (0,083)	5,0 (0,2) abc
32	0,241 (0,130)	0,085 (0,043)	0,100 (0,0)	4,6 (0,1) c
64	0,230 (0,117)	0,075 (0,039)	0,083 (0,044)	4,7 (0,1) bc
Promedio	0,14	0,05	0,06	
Significación estadística	$p = 0,4579$ (Kruskal Wallis)	$p = 0,7084$ (Kruskal Wallis)	$p = 0,2332$ (Kruskal Wallis)	$p = 0,0398$ * Duncan ($\alpha = 0,05$)

Los valores medios fueron calculados cuando no se observó diferencia estadística entre tratamientos.

CAPÍTULO 5

Plasticidad fenotípica en gradiente de luz

5.1. Introducción

La invasión de especies exóticas está ocurriendo a una tasa sin precedentes como resultado de las actividades humanas que aumentan el número de introducciones y la tasa de dispersión de muchas especies. Estas invasiones tienen un gran impacto biológico, económico y social (Soukup *et al* 2004), lo cual ha motivado un creciente interés por identificar los atributos morfológicos, de crecimiento y reproducción asociados con la capacidad invasora. Varios estudios han revelado que las especies invasoras a menudo presentan plasticidad morfológica, fisiológica y demográfica, al punto que la plasticidad ha sido sugerida como un carácter predictivo para potencial invasivo (Allaie *et al* 2005).

La sombra es un factor que limita la distribución y abundancia de las especies vegetales. Entre otros factores, la luz juega un rol importante en el ambiente al controlar los procesos asociados con la acumulación de materia seca y por ende por contribuir con el crecimiento vegetal. La tolerancia al sombreado parece una estrategia común en especies invasoras y ha sido definida como la capacidad que tienen algunas plantas de sobrevivir con muy bajos niveles de radiación fotosintética (Reich *et al* 2003; Valladares & Niinemets 2008).

La naturaleza de la tolerancia a la sombra define los nichos potencialmente ocupables por las especies vegetales (Schrader *et al* 2006), siendo la plasticidad fenotípica, en tanto capacidad de cambiar el fenotipo en respuesta al ambiente, un atributo importante de las plantas que puede mejorar su respuesta biológica en hábitats heterogéneos, así como aumentar su capacidad competitiva e invasora (Claridge & Franklin 2002; Myers *et al* 2005; Chen *et al* 2009).

La capacidad de las plantas de ajustar rápida y eficientemente su patrón de distribución de biomasa, así como su comportamiento fisiológico en respuesta a la sombra es clave para determinar su crecimiento potencial en este ambiente específico.

Las plantas que persisten en ambientes sombreados logran aclimatarse al ambiente lumínico de diversas maneras. Pueden cambiar la fracción de biomasa invertida en hojas, tallos y raíces, así

como también modular el área foliar por unidad de biomasa invertida en hojas alterando su anatomía (Evans & Pooter 2001). Esta respuesta en los atributos de desarrollo, morfológicos, fisiológicos, anatómicos o reproductivos, les permite realizar ajustes funcionales para compensar el efecto adverso del estrés (Puijalon & Bornette 2006).

En general se reconocen dos tipos de respuestas de las plantas a la baja irradiancia. Una de estas incluye cambios en la morfología de hojas y tallos, tales como un aumento en la longitud de los vástagos, aumento del área foliar específica²⁴ y cambios en el contenido de pigmentos fotosintéticos, elongación de entrenudos y pecíolos, aumento de la relación perímetro/área y área foliar específica de hojas, ausencia de ramificación y disminución de la relación biomasa subterránea / biomasa aérea (Vermaat & Hootsmans 1994). Sin embargo, no todas las plantas exhiben el mismo repertorio de respuestas plásticas (Gianoli 2001). La otra involucra cambios metabólicos en el funcionamiento del aparato fotosintético conduciendo a un aumento de la tasa fotosintética en condiciones de baja irradiancia. Por lo tanto, se compensa con mayor eficiencia la escasez del recurso luz (Maberly 1993).

La plasticidad adaptativa de las especies a la radiación solar depende del ajuste del aparato fotosintético a fin de mantener la eficiencia en la conversión de la energía radiante en carbohidratos para promover un activo crecimiento (Alves de Alvarenga *et al* 2003). La radiación fotosintéticamente activa a nivel de una hoja sombreada puede ser hasta 20 veces menor que la que incide en una hoja expuesta al sol. La plasticidad morfológica puede reducir esta diferencia de intercepción más de 12 veces, lo que representa un aumento en la eficiencia de intercepción de la luz (Delagrange *et al* 2006; Leonardo do Santos *et al* 2006).

El conocimiento de la respuesta de la especie invasoras en ambientes con diferentes disponibilidad de luz puede ayudar a explicar y predecir sus patrones de ocurrencia y abundancia bajo determinadas condiciones ambientales. Esta información puede ser útil para explicar el potencial invasivo y la capacidad competitiva de estas plantas bajo diferentes manejos, sobre todo en áreas agrícolas (Dias-Filho 1995).

Existen antecedentes que califican a la especie como sensible al sombreado. En un experimento de invernadero, Dall Armellina & Zimdahl (1988) encontraron que la disponibilidad de luz afectó el crecimiento y desarrollo de *A. repens*. La producción de flores decreció con la disminución de la irradiancia. El área foliar de las plantas aumentó con la disminución de la luz

24 AFE: relación entre el área foliar y el peso de la hoja (cm² g⁻¹).

desde 520 a 325 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pero sin embargo la biomasa aérea y subterránea disminuyeron con la reducción de la luz. Los autores concluyeron que las plantas de *A. repens* que emergen contemporáneamente con otras plantas serían más competitivas que las que emergen bajo la canopia de plantas establecidas.

La utilización de cultivos en cobertura puede ayudar a prevenir la invasión de malezas. La idea está basada en el supuesto de que la vegetación preexistente limitaría la disponibilidad de luz y con ello el crecimiento y multiplicación de las mismas (Severino & Christoffoleti 2004; Wilsey & Blong 2005).

Como los patrones de covariación entre atributos fenotípicos no son fijos y únicos dentro de las especies pues dependen tanto del genotipo como del contexto ambiental (Bossdorf 2004), es posible que el grado de tolerancia a la sombra no sea el mismo en ambientes diferentes.

En este marco, el objetivo del presente trabajo fue medir la producción, partición de biomasa y otros atributos fenotípicos de *A. repens* en respuesta al estrés por sombreado en condiciones naturales y semi-controladas del Valle Inferior de Río Negro con la finalidad de i) caracterizar la tolerancia a la sombra que poseen las poblaciones locales de *A. repens*; ii) obtener argumentos para explicar la distribución y abundancia de la especie en ambientes con diversa disponibilidad de luz y ii) entender el posible rol de la competencia por luz en vistas a la factibilidad de utilizar cultivos competidores en programas de manejo.

La hipótesis de trabajo fue que el atributo de plasticidad morfológica permite a *A. repens* mantener una alta producción fotosintética con bajos niveles de intensidad lumínica, lo que se traduce en una alta capacidad de la maleza para ocupar diferentes tipos de hábitat y así contribuir con su invasividad.

5.2. Metodología

Con el objetivo de estudiar el efecto de la sombra sobre el crecimiento aéreo y subterráneo de plantas de *Acrotilon repens* L en el Valle Inferior del Río Negro se condujeron dos experimentos de sombreado, uno en parcelas ubicadas sobre una población invasora de un lote agrícola (campo) y el otro bajo condiciones semicontroladas, en macetas ubicadas en el predio experimental de la Universidad Nacional del Comahue (macetas). En ambos experimentos se compararon tres niveles

de sombra (0, 50 y 80 % de sombra) durante 135 (campo) y 120 días (macetas).

Para realizar el sombreado se construyeron cubos de madera de 0,70 m de lado y cada una de las caras se cubrió con una o dos láminas de tejido plástico de mediasombra, a fin de alcanzar la proporción deseada de sombra. Durante el período experimental la irradiancia media osciló entre 638 – 1302 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en la condición sin sombra (Fig 5.1a), 319 – 622 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en los cubos de 50 % de sombra y 128 – 269 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en los de 80 % de sombra.

5.2.1. *Parcelas a campo*: se trabajó sobre una población de *A. repens* invasora de un lote perteneciente a la chacra de la empresa “Ferrero Corilícola S.A.” ubicada a 5 km de la ciudad de Viedma (40° 49' 51.53" S; 63° 03' 46.70" O). El lugar posee suelo franco-arcilloso de buena aptitud agrícola (pH : 7,18; CE: 1,89 dS m^{-1} ; N_{total}: 0,14 %). El lote seleccionado había sido nivelado con láser y durante tres años cultivado con avena (*Avena sativa*). En la última temporada había sido trabajado con labranza superficial consistente en una pasada de rastra de discos. El lote se encontraba severamente afectado por la maleza desde hace varios años como consecuencia de la dispersión de raíces gemíferas merced al movimiento de suelo a instancias de la nivelación inicial del predio y al laboreo superficial sistemático.

El período de sombra fue de 120 días, entre el 30/10/2005 – 13/03/2006, durante el cual la lluvia acumulada fue de 190 mm^{25} (Fig 5.1b).

5.2.2. *Predio invernadero*: el experimento bajo condiciones semicontroladas se llevó a cabo al aire libre en el predio de la Universidad Nacional del Comahue (CURZA) en Viedma, Río Negro (40° 03' S; 62° 48' O), en un sector contiguo a un invernadero tipo capilla a dos aguas de 120 m^2 de superficie cubierta (6 m x 21 m). La población experimental se obtuvo de plantas clonales de *A. repens* a partir de la brotación de trozos de rizoma poseedores de una yema visible, preformada en su hábitat original. Estos fueron obtenidos de la población invasora del sitio a campo, durante el mes de julio de 2005 y conservados en heladera (5 °C, 90 % HR) dentro de bolsas de polietileno hasta el 08/10/05, cuando se los hizo brotar en macetas individuales. Se utilizaron macetas de polietileno negro de 6 litros de capacidad (0.20 m de diámetro x 0,20 m de profundidad) con drenaje inferior. Se utilizó suelo agrícola de textura franco-arenosa (3 % MO; 1,9 RAS; CE = 2.3 dSm^{-1} ; pH 7,2) enriquecido con 0,1 kg m^{-3} de 15-15-15 (NPK) al inicio de la experiencia. Se realizó riego según la demanda de las plantas durante todo el período que duró el experimento. El 10 de noviembre se dispusieron los cubos en el área experimental y debajo de cada uno de ellos se

25 Fuente: Est. Exp. Agropecuaria RN-INTA

colocaron 8 macetas tomadas al azar, en cuatro de las cuales se realizaron las determinaciones correspondientes. El período de sombra fue de 135 días, entre el 10/11/2005 – 09/03/2006.

5.2.3. *Diseño experimental*: en ambos casos se empleó un diseño completamente aleatorizado con 3 tratamientos: i) testigo sin sombra (S_0); ii) 50 % de sombra (S_{50}) y iii) 80 % de sombra (S_{80}) y 4 repeticiones.

5.2.4. *Variables medidas*: se comparó la altura de ramets al final de cada experimento (promedio de altura de 4 ramets elegidos al azar dentro de cada una de las unidades experimentales). Se determinó la biomasa aérea y subterránea de todas las plantas de las macetas y de las existentes en un marco de 30 x 30 cm (0,09 m²) en el experimento de campo, secando en estufa a 65 °C durante 72 h. El área foliar se calculó con un medidor Licor LI 3100 utilizando la totalidad de las hojas de la muestra.

5.2.5. *Análisis de datos*: todos los datos analizados cumplieron los requisitos de normalidad y homocedasticidad. Densidad de ramets (Tabla A-5.1), altura (Tabla A-5.2 para datos de campo y Tabla A-5.3 para macetas), área foliar específica (AFE) para ambas condiciones experimentales (Tabla A-5.4), producción y partición de biomasa a campo y en macetas (Tabla A-5.5 y Tabla A-5.6), número de inflorescencias (Tabla A-5.7), índice de área foliar²⁶ (Tabla A-5.8) y número de hojas (Tabla A-5.9). Para estudiar el cambio en la densidad de ramets de *A. repens* a campo se aplicó análisis de medidas repetidas a fin de determinar si hubo cambio significativo en el tiempo (inicio y final del experimento). El resto de las variables se analizaron mediante análisis de la varianza y test de comparación de medias (Tukey y LSD-Fisher).

5.3. Resultados

5.3.1. *Cambio en la densidad a campo*: No se encontró interacción significativa Sombra x Tiempo ($p = 0,3500$). El efecto tiempo fue altamente significativo ($p < 0,0001$), sin que se observen diferencias entre tratamientos de sombra ($p = 0,7672$; Tabla A-5.10). La densidad media al inicio del experimento fue de 231 ± 22 ramets m⁻² y al final de 357 ± 27 ramets m⁻² (Fig 5.2a). Esto corresponde a una tasa absoluta de reclutamiento promedio de 0,93 ramets día⁻¹ para el período completo de 136 días de sombra²⁷. El análisis de la varianza para densidad final de ramets no arrojó

²⁶ IAF: área foliar por unidad de superficie (m² m⁻²)

²⁷ Notar que la densidad al inicio del experimento es menor que la capacidad de carga (K) estimada para el sitio lote en el capítulo anterior. La densidad final similar a la K. Por esa razón se da en este sitio una tasa absoluta de

diferencias entre tratamientos ($p = 0,8454$; Tabla A-5.11). Se compararon las tasas relativas de reclutamiento ($\text{ramets ramet}^{-1} \text{ día}^{-1}$)²⁸ con datos sin transformar pues se cumplieron los requisitos de normalidad y homocedasticidad (Tabla A-5.12).

5.3.2. *Tasa de reclutamiento a campo*: No se encontraron diferencias entre los tratamientos de sombra ($p = 0,3273$; Tabla A-5.13; Fig 5.2b), con una tasa relativa de reclutamiento de ramets promedio de $334 \pm 35 \cdot 10^{-5} \text{ ramets ramet}^{-1} \text{ día}^{-1}$. Se puede afirmar que durante el período experimental de 136 días se registró una variación positiva en la densidad poblacional de la especie y que esta variación no se ha visto alterada por el tratamiento de sombra.

5.3.3. *Producción y partición de biomasa (campo y macetas)*: la distribución de materia seca a las diferentes partes de la planta se debe al proceso fisiológico de traslado de fotoasimilados que ocurre a lo largo del ciclo de la planta. Se encontraron diferencias significativas entre tratamientos para biomasa aérea en las parcelas de campo ($p = 0,0458$; Tabla A-5.14). Los tratamientos S_{50} ($124,98 \pm 21,86 \text{ g MS m}^{-2}$) y S_{80} ($116,64 \pm 8,80 \text{ g MS m}^{-2}$), que no fueron diferentes entre sí (test LSD-Fisher; $p < 0,05$), por efecto de la sombra acumularon menos biomasa durante el período experimental que S_0 ($197,89 \pm 28,24 \text{ g MS m}^{-2}$). En el experimento en macetas no se encontraron diferencias entre tratamientos ($p = 0,1876$; Tabla A-5.15), con una media de $131,52 \pm 11,14 \text{ g MS m}^{-2}$.

No se encontraron diferencias entre tratamientos para la proporción de biomasa total (Tabla A-5.16 y Tabla A-5.17) en los dos experimentos, como así tampoco la biomasa asignada a componentes subterráneos en las parcelas a campo ($p = 0,0628$; Tabla A-5.18). Sin embargo y a los fines de validar la tendencia observada en los datos se aplicó el test de LSD-Fisher ($\alpha = 0,05$) que arrojó diferencias entre los tratamientos $S_{80} = 58,2 \%$ y $S_0 = 45,0 \%$, mientras que S_{50} ($50,5 \%$) evidenció una respuesta intermedia que no fue diferente de ninguno de los anteriores (Fig 5.3). La biomasa subterránea absoluta fue igual entre tratamientos ($p = 0,5888$; Tabla A-5.19) con promedio de $153,43 \pm 15,27 \text{ g MS m}^{-2}$. En macetas no se encontraron diferencias en la comparación de tratamientos de sombra para partición de biomasa a estructuras subterráneas ($p = 0,2965$; Tabla A-5.20), con una media del $67,4 \%$ ($p = 0,674 \pm 0,042$). La biomasa subterránea absoluta fue igual entre tratamientos ($p = 0,3600$; Tabla A-5.21) con promedio de $277,22 \pm 21,72 \text{ g MS m}^{-2}$.

La relación BS:BA no fue distinta entre tratamientos de sombra en ambos experimentos

reclutamiento bastante más alta que la que se calculó en el capítulo anterior para el sitio lote, puesto que en aquel caso la densidad inicial era la de K.

28 $TREC = (\text{LN}(\text{densidad final}) - \text{LN}(\text{densidad inicial})) / (dT)$, con $dT = 136$ días

(Tabla 5.1 y anexos en Tabla A-5.22; Tabla A-5.23; Tabla A-5.24). En las parcelas de campo la biomasa subterránea fue un 10 % mayor que la biomasa aérea ($1,11 \pm 0,12$), mientras que en las macetas resultó ser el doble ($2,26 \pm 0,25$).

5.3.3.1. *Tallos*: se encontraron diferencias altamente significativas entre niveles de sombra ($p = 0,0069$; Tabla A-5.25) en las parcelas a campo, siendo mayor la proporción de biomasa asignada a tallos en el testigo sin sombra ($S_0 = 29,7\%$) respecto de los tratamientos sombreados que no se diferenciaron entre sí para el test de Tukey ($S_{50} = 17,0\%$; $S_{80} = 19,5\%$; Fig 5.3a). En términos de valores absolutos de biomasa se vió la misma respuesta, con diferencias entre tratamientos ($p = 0,0150$; Tabla A-5.26), donde S_0 ($197,89 \pm 16,30$ g MS m^{-2}) fue mayor que S_{50} ($124,98 \pm 12,62$ g MS m^{-2}) y S_{80} ($116,64 \pm 5,08$ g MS m^{-2}), los cuales no resultaron diferentes entre sí según el test de LSD $\alpha = 0,05$ (Tabla 5.1). En macetas no se encontraron diferencias entre tratamientos ($p = 0,1407$; Tabla A-5.27), con un promedio de biomasa asignada a tallos equivalente al 16,4 % del total producido ($p = 0,164 \pm 0,029$; Fig 5.3). La biomasa absoluta de tallos en macetas tampoco fue diferente entre tratamientos ($p = 0,0779$; Tabla A-5.28), con una media de $131,51 \pm 11,14$ g MS m^{-2} (Tabla 5.1).

5.3.3.2. *Hojas*: en el experimento de campo no se encontraron diferencias entre tratamientos para la proporción de biomasa asignada al total de hojas, es decir verdes y secas ($p = 0,1025$; Tabla A-5.29), con un promedio del 18 % (p hojas = $0,180 \pm 0,041$; Fig 5.3b). La biomasa absoluta para el total de hojas fue de $50,25 \pm 9,99$ g MS m^{-2} ($S_0=S_{50}=S_{80}$; $p = 0,5836$; Tabla A-5.30; Tabla 5.1). En el caso de las hojas que estuvieron verdes a fin de ciclo tampoco se encontraron diferencias entre tratamientos ($p = 0,5836$; Tabla A-5.31), con un promedio de $13,67 \pm 2,76$ g MS m^{-2} (Tabla 5.1) que equivale al 27 % del total. En el experimento realizado con plantas de *A. repens* cultivadas en macetas tampoco se observó respuesta de partición de biomasa distinta entre tratamientos de sombra ($p = 0,1066$; Tabla A-5.32), con una media de 14,3 % ($p = 0,143 \pm 0,019$; Fig 5.3b). La biomasa absoluta del total de hojas fue de $56,23 \pm 5,45$ g MS m^{-2} ($S_0=S_{50}=S_{80}$; $p = 0,4698$; Tabla A-5.33), mientras que para el remanente de hojas verdes de fin de ciclo fue de $50,19 \pm 4,01$ g MS m^{-2} ($S_0=S_{50}=S_{80}$; $p = 0,1359$; Tabla A-5.34), aunque se validó una tendencia significativa (LSD $_{0,01}$) donde la biomasa de hojas verdes a fin de ciclo fue proporcionalmente mayor según la intensidad de sombra (Tabla 5.1).

La relación de masa foliar (RMF; g MS hojas / g MS aérea) presentó diferencias entre tratamientos en los dos sitios (Tabla A-5.35; Tabla A-5.36; Tabla A-5.37). En líneas generales se observó un efecto del sombreado por el cual las plantas expuestas a mayor intensidad de sombra presentaron una RMF más alta (Tabla 5.1). Así, en las parcelas a campo se observó que la RMF

pasó del 23 % al 45 % (LSD_{0,05}), mientras que en las macetas del 34 % al 50 % (LSD_{0,05}).

5.3.3.3. *Inflorescencias*: no se encontraron diferencias entre tratamientos para la asignación de biomasa a inflorescencias en las parcelas a campo ($p = 0,0786$; Tabla A-5.38). Sin embargo y a los fines de validar la tendencia observada en los datos se aplicó el test de LSD-Fisher ($\alpha = 0,05$) que arrojó diferencias entre los tratamiento $S_{80} = 5,7$ % y $S_0 = 12,6$ % (Fig 5.3), mientras que S_{50} (8,0 %) evidenció una respuesta intermedia que no fue diferente de ninguno de los anteriores. Sin embargo, en relación con la biomasa absoluta de inflorescencias estas diferencias entre tratamientos fueron significativas ($p = 0,0350$; Tabla A-5.39), con S_{50} y $S_{80} < S_0$ según el test LSD-Fisher para $\alpha = 0,05$ (Tabla 5.1). En macetas no se encontraron diferencias en la comparación de tratamientos de sombra para proporción de asignación ($p = 0,1602$; Tabla A-5.40), con una media del 2 % ($p = 0,020 \pm 0,013$). La biomasa absoluta de las inflorescencias fue igual entre tratamientos ($p = 0,1298$; Tabla A-5.41) y equivalente a $8,44 \pm 3,34$ g MS m⁻².

En líneas generales se observó que el modelo de partición de biomasa no fue alterado por la sombra en el experimento realizado en macetas, mientras que en el caso de las parcelas a campo el único efecto fuerte que se comprobó fue una menor asignación a tallos en las plantas sombreadas, tanto al 50 % como al 80 %. Se observó asimismo un efecto menor que da cuenta de una asignación diferencial a inflorescencias menor en plantas sombreadas al 80 %, así como de mayor asignación a componentes subterráneos en este tratamiento.

5.3.4. *Altura de ramets (campo)*: se efectuó el ANOVA (Tabla A-5.42) que para el experimento de campo arrojó diferencias entre tratamientos de sombra ($p = 0,0044$; Tabla A-5.43). Las plantas sombreadas al 80 % fueron más altas que las demás (Fig 5.4). Mientras estas alcanzaron una altura media de $43,6 \pm 3,6$ cm, los ramets no sombreados midieron $26,0 \pm 1,5$ cm. Las plantas sombreadas al 50 % no se diferenciaron del testigo a plena luz. La sombra condujo a una elongación caulinar 68 % mayor con relación al testigo. Las plantas en macetas fueron proporcionalmente más altas que las plantas de campo en todos los tratamientos. A pesar de esta diferencia que pudo estar asociada con las mejores condiciones de crecimiento en si del sitio invernadero, se mantuvo la tendencia observada a campo, según la cual las plantas bajo sombra del 80 % fueron más altas que las plantas testigo según el test de Tukey ($\alpha = 0,05$). En este caso la altura media de ramets bajo el tratamiento de alta sombra (80 %) fue de $57,13 \pm 3,85$ cm mientras que fue de $38,50 \pm 3,71$ cm para los ramets testigo. En esta oportunidad los ramets bajo sombra baja (50 %) fueron diferentes del testigo e iguales al tratamiento de sombra alta (Fig 5.4). Si bien los ramets fueron más altos que a campo, en este medio la sombra condujo a una elongación caulinar un poco más baja puesto que

resultó un 48 % mayor que en el testigo.

5.3.5. *Índice de área foliar de hojas verdes (campo y macetas, fin de ciclo)*: se observaron diferencias significativas entre tratamientos en las parcelas de sombreado a campo ($p = 0,0255$; Tabla A-5.44). Para las parcelas bajo 80 % de sombra se calculó un IAF = $0,2181 \pm 0,1543 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$, que resultó mayor que el observado bajo los otros dos tratamientos ($S_{50} = 0,0435 \pm 0,0089$ y $S_0 = 0,0889 \pm 0,0832$) no diferentes entre sí para el test LSD-Fisher ($\alpha = 0,05$). Por su parte en el experimento en macetas se encontró la misma respuesta, es decir diferencias altamente significativas entre tratamientos ($p = 0,0088$; Tabla A-5.45) y valores de $S_{80} > S_0, S_{50}$ (LSD-Fisher, $\alpha = 0,05$). Aquí, mientras en las macetas de alta sombra (S_{80}) se observó un IAF = $0,7875 \pm 0,2503 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$, en los tratamientos S_0 y S_{50} el IAF fue de $0,2899 \pm 0,1254$ y $0,4734 \pm 0,1104 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ respectivamente (Fig 5.5).

5.3.6. *AFE (campo y macetas)*: el análisis de la varianza no arrojó diferencias significativas entre tratamientos de sombra en el experimento de campo ($p = 0,2243$; Tabla A-5.46), calculándose un AFE promedio de $75,38 \pm 6,45 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$. En el experimento en macetas se observaron diferencias significativas entre tratamientos de sombra ($p = 0,0026$; Tabla A-5.47), en las cuales se aprecia que las plantas del tratamiento “ALTA” tuvieron un AFE mayor ($133,71 \pm 9,37 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$) que los ramets bajo los otros dos tratamientos, LUZ y BAJA, que no fueron diferentes entre sí ($73,96 \pm 10,87$ y $89,69 \pm 5,10 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ respectivamente). La Fig 5.6 ilustra la respuesta descripta.

5.3.7. *Número total de hojas*: solo se encontraron diferencias significativas para número de hojas en el experimento de campo ($p = 0,0396$; Tabla A-5.48), donde las plantas sombreadas presentaron un número menor (Fig 5.7). Mientras en los tratamientos de sombra, S_{50} y S_{80} , se observaron 5861 ± 1832 y 8367 ± 370 hojas m^{-2} respectivamente, en el testigo (S_0) hubieron 14077 ± 2789 hojas m^{-2} (37 hojas ramet⁻¹). En el experimento en macetas no se observaron diferencias entre tratamientos (Tabla A-5.49), con un promedio de 11414 ± 1504 hojas m^{-2} (83 hojas ramet⁻¹).

5.3.8. *Número de inflorescencias (campo y macetas)*: En el experimento de campo se encontraron diferencias altamente significativas entre tratamientos de sombra ($p = 0,0009$; Tabla A-5.50), donde $S_0 > S_{50}, S_{80}$ (Fig 5.8). En las plantas sombreadas se encontraron en promedio $29,63 \pm 4,93$ flores por unidad experimental en las parcelas de campo, el equivalente a 329 flores m^{-2} . Mientras tanto en las parcelas sin sombra la cantidad de flores fue de $79,25 \pm 5,79$ flores, es decir 880 flores m^{-2} , una cantidad casi tres veces mayor que en las primeras. En el experimento en macetas no se encontraron diferencias significativas al nivel del 5 % ($p = 0,2225$; Tabla A-5.51),

aunque según se aprecia en la Fig 5.8 ocurre una tendencia similar a la que se observó en las parcelas a campo y que fue validada mediante el test LSD-Fisher ($\alpha = 0,15$), el cual arrojó los mismos resultados que la prueba efectuada a los datos a campo ($S_0 > S_{50}, S_{80}$). Se observó que en las plantas sombreadas se encontraron en promedio $2,88 \pm 0,64$ flores por unidad maceta, equivalente a 92 flores m^{-2} . Mientras tanto en las parcelas sin sombra la cantidad de flores fue de $9,00 \pm 4,26$ flores, es decir 287 flores m^{-2} , una cantidad tres veces mayor que en las primeras.

5.4. Discusión

La respuesta de *A. repens* a la sombra puede ser descrita en base a dos categorías de efectos. Por un lado los efectos consistentes entre experimentos, que pueden ser agrupados en i) variables que no experimentan cambios por la sombra tales como la densidad de ramets (y tasa de reclutamiento), la biomasa total y la biomasa asignada a hojas (tanto en proporción como en valor absoluto), y ii) variables que cambiaron con la sombra tales como la altura de ramets y el índice de área foliar que resultaron mayores en plantas sombreadas (S_{80}) y, asimismo, el número de inflorescencias que fue menor en la sombra. Por otro lado se observaron efectos que no resultaron consistentes entre experimentos y merecen un análisis particular, tales como el área foliar específica y la estrategia de partición de biomasa.

En este trabajo se ha observado un grado importante de tolerancia a la sombra en plantas clonales de *A. repens*. Esta afirmación se basa en el hecho de que las plantas sombreadas y las plantas expuestas a la luz alcanzaron la misma biomasa total para las condiciones estudiadas (no se vio afectada la captura de carbono). Esto da cuenta de que la respuesta plástica de la especie fue suficiente para compensar la menor disponibilidad de luz, lo cual fue posible en principio mediante un aumento de la altura de ramets que no solo posicionaría una mayor superficie fotosintética en estratos más altos, sino que al separar las hojas entre sí permitiría reducir las áreas de sombra y la competencia entre hojas por la luz, alcanzando más eficiencia en la captura de fotones.

Un ejemplo notable de plasticidad fenotípica en organismos modulares es el fenotipo elongado que producen muchas plantas vasculares en respuesta al sombreado por plantas vecinas. La sombra reduce la cantidad de luz disponible para el crecimiento y fotosíntesis, alterando el ambiente espectral de los individuos sombreados. Las plantas sombreadas experimentan una relación R/RL baja en comparación con los individuos expuestos a plena luz solar. Estas

condiciones de competencia lumínica determinan una respuesta morfológica mediada por el fitocromo que conduce a una redistribución del crecimiento posibilitando la elongación caulinar (Monro & Poore 2005).

Usualmente se considera que el aumento en la altura de las plantas sombreadas es posible merced a un aumento en la asignación de biomasa a tallos (Anten & Hirose 1998; Huber *et al* 1998). Esa mayor inversión representa un costo comparativamente mas alto en estructuras de sostén respecto de plantas no sombreadas, de modo tal que la plasticidad es una respuesta que implica para las especies vegetales una solución de compromiso entre el beneficio que reporta la captura de fotones y el costo de alcanzarlos (Schmitt *et al* 2003). En este trabajo no se observó una inversión adicional en biomasa caulinar ya que tanto la biomasa absoluta como la proporción del componente en la biomasa total no fueron diferentes entre tratamientos en el experimento en macetas, e incluso resultaron menores en las parcelas a campo. Esto indica que mientras la altura de tallos es una variable que posee plasticidad fenotípica, la misma no se logra merced a la inversión de biomasa adicional, que es por su parte una variable sin plasticidad que puede o no ser afectada por la sombra de acuerdo a las condiciones del hábitat. Esto significa que la respuesta plástica en altura tendría un límite dado por la capacidad de elongación sin inversión de biomasa adicional, al menos de manera significativa.

El área foliar es una característica usada frecuentemente para evaluar la tolerancia de las plantas sombreadas. Generalmente, el aumento del área foliar con la sombra es una de las vías que permite a las plantas aumentar la superficie fotosintética, asegurando un rendimiento más eficiente en condiciones de baja irradiancia y por lo tanto compensando las bajas tasas de fotosíntesis por unidad de área foliar que las mismas experimentan (Alves de Alvarenga *et al* 2003).

El aumento del AFE es una respuesta común al sombreado e indica hojas finas menos costosas en su producción y una estrategia para aumentar la captura de fotones por unidad de biomasa (Westbody *et al* 2000; Pereira Souza & Válio 2003). Las hojas que se desarrollan en sombra no solo tienen típicamente un mayor AFE, sino también una mayor longevidad en comparación con las hojas observadas a pleno sol. Este patrón se ha comprobado dentro y entre especies (Westbody *et al* 2000; Mehrotra *et al* 2004) y podría estar explicando la tendencia observada en las plantas sombreadas a mantener una mayor proporción de hojas verdes hacia fin del período experimental.

A campo no se observó este efecto, situación que podría estar relacionada con uno de los

fenómenos que se mencionará a continuación, o una combinación de ambos: i) integración clonal; ii) una diferencia en la tasa de transpiración en las dos condiciones experimentales. El primer efecto posibilitaría el sustento de ramets sombreados a partir de la migración de carbohidratos desde ramets ubicados en posiciones de mejor insolación ((Li & Takahashi 2003). El segundo efecto aparece propuesto en algunos trabajos (Givnish *et al* 2004; Dahlgren *et al* 2006), según el cual una mayor área foliar específica en el invernadero se deba posiblemente no solo a bajos niveles de luz sino también a otros factores ambientales como una alta humedad relativa y baja velocidad de viento, factores estos que caracterizan al sitio invernadero en comparación con las parcelas a campo que tienen un mayor grado de exposición.

En la mayoría de las especies, los individuos expuestos a gradiente de irradiancia muestran mayor área foliar específica con la reducción de la luz y mayor área foliar. Sin embargo, ninguna especie aumenta la masa foliar con la irradiancia (Montgomery 2004). Evans (1998) argumentó que las plantas generalmente mantienen una cantidad constante de Rubisco²⁹ por unidad de masa foliar y por ende una cantidad constante de biomasa foliar aunque varíe el área foliar específica y la superficie foliar total. La biomasa foliar de las plantas de *A. repens* no cambió entre tratamientos en ambos experimentos en una respuesta que es congruente con el postulado antes mencionado. Teniendo en cuenta la diferencia en el valor de biomasa aérea entre tratamientos que se ha observado en el experimento de campo, donde las plantas sombreadas acumularon menor biomasa que las no sombreadas, en este caso el mantenimiento de la masa foliar ha sido posible merced a una respuesta plástica asociada con el aumento de la asignación proporcional de biomasa a las hojas. Hemos de recordar que la relación de masa foliar (RMF) fue mayor en plantas sombreadas que en plantas expuestas a la luz en las dos condiciones de trabajo. Este aumento en la asignación proporcional de biomasa a las hojas como respuesta a la sombra es una estrategia reconocida por la literatura (Montgomery 2004).

Según el modelo de partición óptima se espera que las plantas que crecen con baja disponibilidad de luz tiendan a asignar una mayor proporción de biomasa a tallos y las plantas que crecen con alta disponibilidad de luz lo hagan a raíces. En la sombra, la falta de luz limita la fijación de CO₂ respecto de los nutrientes y del agua, ocurriendo lo inverso a pleno sol donde el agua y los nutrientes se vuelven más limitantes. Con alta irradiancia, el costo de adquisición de agua y

29 RuBisCO es la forma abreviada con que normalmente se designa a la enzima cuyo nombre completo es ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa oxigenasa. Esta enzima tiene un doble comportamiento que justifica su nombre, catalizando dos procesos opuestos. Primero la fijación del CO₂ a una forma orgánica, lo que justifica su clasificación como carboxilasa. Segundo, la fotorrespiración, en la que actúa como oxigenasa del mismo sustrato. La RuBisCO es la proteína más abundante en la biosfera.

nutrientes que se requieren para sostener una alta capacidad fotosintética puede no verse equilibrado por el retorno en carbono fijado. En otras palabras, en la medida que aumenta la disponibilidad de luz, invertir en capacidad fotosintética adicional puede conducir a retornos decrecientes. Esta predicción se basa en la teoría del equilibrio funcional de partición de biomasa (Brouwer 1983) que postula que cuando los recursos aéreos son limitantes, las plantas asignan más recursos a las funciones de la canopia y cuando los recursos subterráneos son limitantes, estas asignan más recursos a la función radical (Montgomery 2004).

En un estudio con 17 especies de diferente hábitos de crecimiento, Mehrotra *et al* (2004) observaron que las hierbas que prefieren ambientes sombreados poseen una mayor proporción de su peso seco (> 60 %) invertido en estructuras aéreas, con la excepción de dos especies rizomatosas (*Hedychium spicatum* y *Onychium contiguum*) en las cuales la proporción de componentes subterráneos ascendía al 55 %. En *A. repens* la estrategia de partición a estructuras subterráneas no se vio alterada en ninguno de los experimentos bajo ninguno de los tratamientos de sombra, aunque se validó una tendencia hacia mayor asignación en el tratamiento de alta sombra (S₈₀) en el experimento de campo. En este caso se vio que las plantas sombreadas presentaban una asignación del 58 % de la biomasa a componentes subterráneos contra 45 % de las plantas expuestas a plena luz solar, sin que entre estos se den diferencias en el valor absoluto de biomasa. Esta asignación mayor a componentes subterráneos en la sombra ha sido seguramente consecuencia de la menor asignación aérea que ocurrió en las parcelas a campo a partir de una menor partición a tallos e inflorescencias.

La sombra produjo una disminución de la cantidad de inflorescencias en las dos condiciones experimentales. En plantas clonales, la reproducción sexual y asexual compiten por recursos, de modo tal que bajo condiciones limitantes del crecimiento como es la sombra, las plantas clonales tienden a asignar proporcionalmente más biomasa a la propagación vegetativa y menos a la reproducción sexual por ser esta última es más costosa. Este cambio en la partición se explica sobre la base de que la propagación vegetativa es considerado un mecanismo de “bajo riesgo” para el reclutamiento (Verburg & Grava 1998).

Una menor asignación proporcional a tallos es evidencia de una magnífica estrategia de economía de carbono orientada a maximizar la captura de fotones sin inversión de recursos en biomasa adicional, alcanzándose un equilibrio funcional para las condiciones ambientales del sitio de crecimiento. En macetas se registraron las mayores diferencias puesto que la biomasa subterránea representó 2/3 partes del total y no resultó afectada por la sombra.

Las especies no invasoras pueden o no mostrar plasticidad morfológica en la asignación de biomasa cuando crecen en gradiente de luz. Parece que ese atributo depende del tipo de especies y no necesariamente está asociado con la invasividad. Otros parámetros de crecimiento también varían a través de los gradientes de luz. Así por ejemplo, el área foliar específica y la relación de área foliar aumentan en la mayoría de las especies con la reducción de la luz, de manera que se considera que no sean factores excluyentes de la capacidad invasora (McAlpine & Jesson 2007). La plasticidad fenotípica evidentemente no es atributo excluyente de invasividad, aunque las especies invasoras tienden a ser altamente plásticas (Masshadi & Radosevich 2004).

Pareciera ser que el AFE es central en la manifestación de la respuesta plástica de *A. repens*. Mientras en el experimento en macetas se observó un aumento significativo en plantas sombreadas, que redundó en un mayor índice de área foliar, no hubo efecto de la sombra sobre los valores de acumulación y partición de biomasa, así como sobre el número de hojas. Por otro lado, en las condiciones de campo, un hábitat con mayor exposición, no se observó un cambio en el AFE y, probablemente por esta causa las plantas desarrollaron estrategias de plasticidad fenotípica distintas, aunque con similar resultado en términos de a captura global de carbono, mediante cambio del patrón de asignación de biomasa a las diferentes partes de la estructura clonal, viéndose favorecida la partición a hojas en detrimento de los tallos e inflorescencias, sin compromiso para la biomasa subterránea.

La capacidad de una especie de crecer con éxito en un ambiente con baja o alta disponibilidad de luz puede estimarse al determinar cuán eficiente y rápidamente pueden ajustarse las variables fisiológicas y el patrón de asignación de biomasa en respuesta a un ambiente lumínico particular (Dias-Filho 1999). Estos resultados sugieren que *A. repens* puede maximizar el crecimiento y la reproducción en hábitats con disponibilidad heterogénea de luz. Esta información puede ser crucial para desarrollar estrategias de manejo y modelos predictivos de distribución.

En este estudio no se vieron afectadas las características de reclutamiento y captura global de carbono, como así tampoco la asignación de biomasa a estructuras subterráneas. Los ramets desarrollaron respuestas plásticas asociadas con la tolerancia al sombreado (aumento en altura).

Dado el grado de tolerancia observado, se desestima la posibilidad de control de poblaciones establecidas de *A. repens* empleando exclusivamente cultivos competidores. La modificación del ambiente lumínico tendría una importancia relativamente baja como estrategia de manejo de las poblaciones establecidas, aunque aparece como relevante en cuanto a su efecto sobre la producción

de inflorescencias y por ende, se asume, de semillas y su impacto en las posibilidades de dispersión.

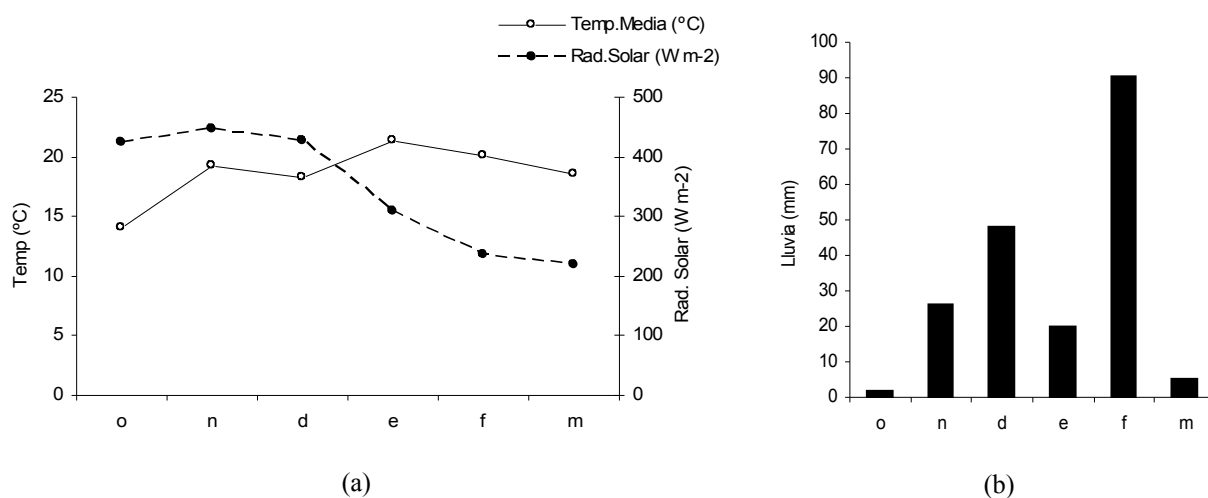


Fig 5.1. Variables ambientales del clima local durante el desarrollo de los experimentos de sombreado en plantas de *Acroptilon repens* L. en el Valle Inferior de Río Negro (media mensual; temporada 2005/06).

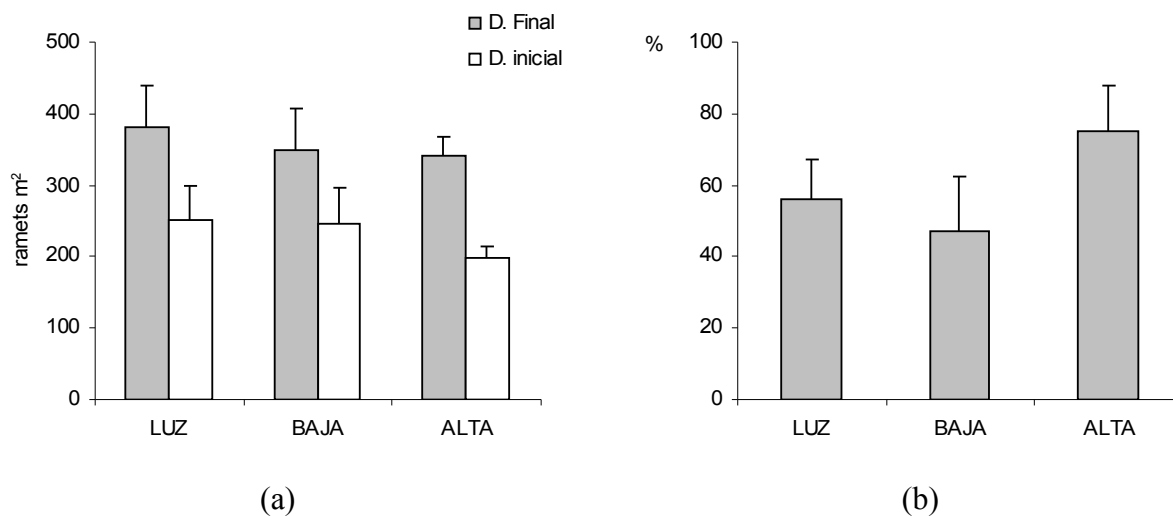


Fig 5.2. Cambio en la densidad de ramets (a) y tasa relativa de reclutamiento (b) de *Acroptilon repens* L. en experimento de sombra a campo. Se representa el promedio más el error estándar de la media ($n = 4$) para tres tratamientos de sombreado (Luz = plena luz solar; Baja = baja sombra 50 %; Alta = alta sombra 80 %). El porcentaje de sombreado se expresó con respecto al testigo a plena luz.

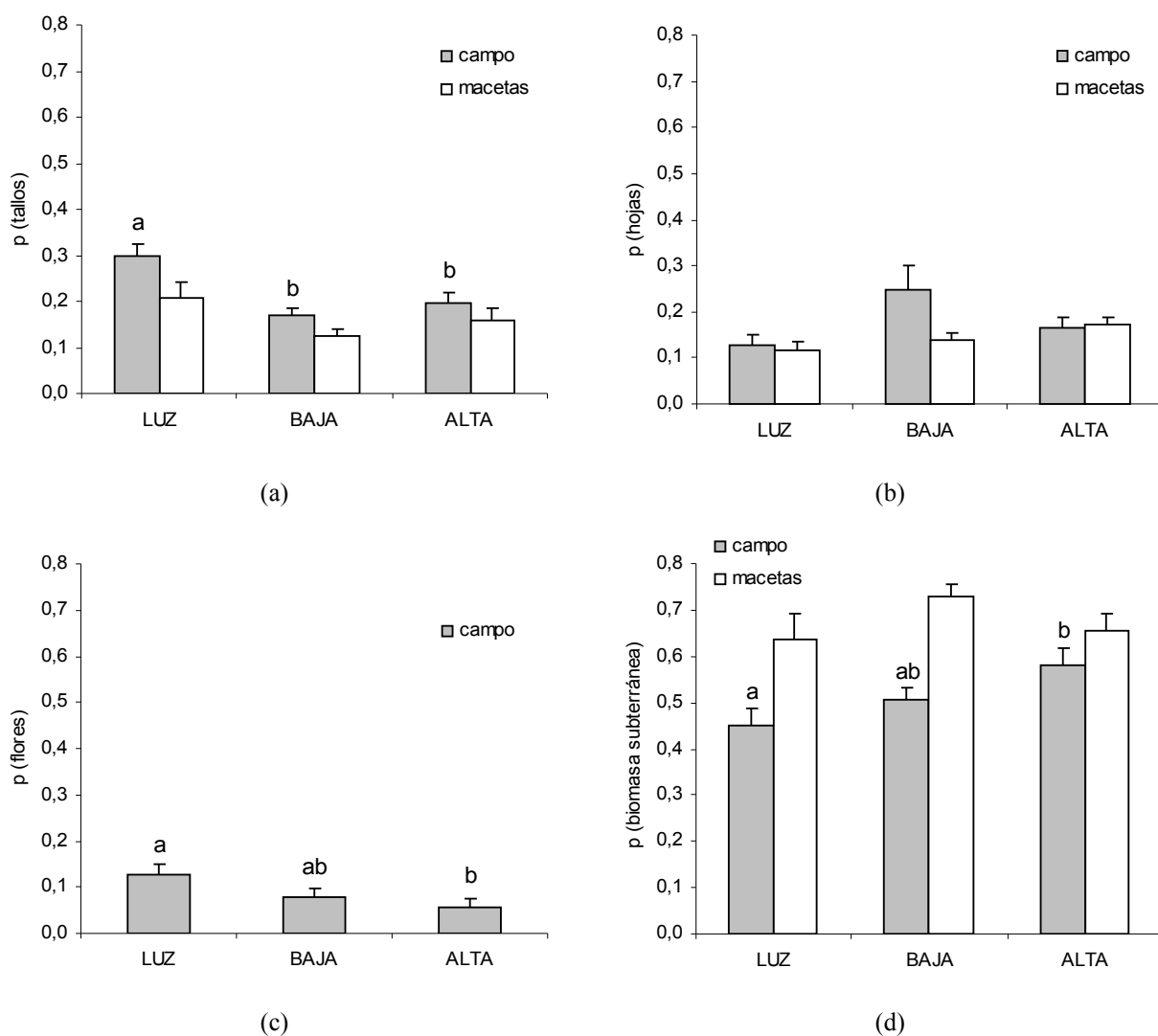


Fig 5.3. Partición de biomasa en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (LUZ = 0 %; BAJA = 50 % y ALTA = 80 %) en dos condiciones experimentales (parcelas a campo y macetas en invernadero). Los gráficos corresponden a la proporción asignada a: (a) tallos; (b) hojas; (c) inflorescencias; (d) biomasa subterránea. Las letras sobre las barras indican diferencia estadística para la comparación de tratamientos dentro de cada condición experimental: (a) test de Tukey ($\alpha = 0,05$); (c) test LSD-Fisher ($\alpha = 0,05$)³⁰; (d) test LSD-Fisher ($\alpha = 0,05$)³¹. Ausencia de letras indica ausencia de diferencia estadística.

30 Test LSD-Fisher utilizado porque en tabla de ANOVA resultó $0,05 < p < 0,10$.

31 Test LSD-Fisher utilizado porque en tabla de ANOVA resultó $0,05 < p < 0,10$.

Tabla 5.1. Asignación de biomasa a componentes aéreos y subterráneos en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0; 50 y 80 %) en dos experimentos (campo y macetas) en el Valle Inferior de Río Negro. Los valores indican media (error estándar).

Variable	Campo			Macetas		
B. subterránea	S ₀	166,69 (34,67)	a	S ₀	285,52 (34,62)	a
	S ₅₀	129,61 (29,19)	a	S ₅₀	312,18 (49,76)	a
	S ₈₀	163,97 (15,02)	a	S ₈₀	233,96 (21,51)	a
B. aérea	S ₀	197,89 (28,24)	a	S ₀	160,14 (24,17)	a
	S ₅₀	124,98 (21,86)	b	S ₅₀	112,57 (14,70)	a
	S ₈₀	116,64 (8,80)	b	S ₈₀	121,83 (11,88)	a
B. inflorescencias	S ₀	42,67 (4,46)	a	S ₀	17,11 (9,05)	a
	S ₅₀	21,72 (8,37)	ab	S ₅₀	3,74 (1,26)	a
	S ₈₀	16,39 (5,13)	b	S ₈₀	4,46 (1,20)	a
B. tallos	S ₀	110,72 (23,51)	a	S ₀	91,51 (15,57)	a
	S ₅₀	43,17 (9,40)	b	S ₅₀	53,16 (9,80)	a
	S ₈₀	54,08 (5,30)	b	S ₈₀	55,86 (7,86)	a
B. hojas (total)	S ₀	44,50 (6,38)	a	S ₀	51,52 (6,11)	a
	S ₅₀	60,09 (16,06)	a	S ₅₀	55,67 (4,67)	a
	S ₈₀	46,17 (4,28)	a	S ₈₀	61,51 (5,74)	a
B. hojas verdes	S ₀	12,47 (3,30)	a	S ₀	39,47 (6,88)	a
	S ₅₀	5,81 (0,53)	a	S ₅₀	52,52 (4,63)	ab
	S ₈₀	22,72 (4,90)	a	S ₈₀	58,57 (6,71)	b
BS:BA	S ₀	0,85 (0,14)	a	S ₀	1,95 (0,43)	a
	S ₅₀	1,04 (0,11)	a	S ₅₀	1,99 (0,28)	a
	S ₈₀	1,45 (0,24)	a	S ₈₀	2,83 (0,49)	a
RMF	S ₀	0,23 (0,03)	a	S ₀	0,34 (0,05)	a
	S ₅₀	0,49 (0,08)	b	S ₅₀	0,50 (0,03)	b
	S ₈₀	0,40 (0,03)	b	S ₈₀	0,51 (0,03)	b

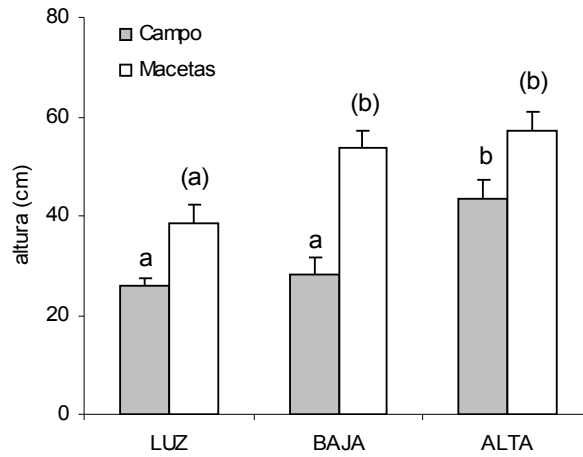


Fig 5.4. Diferencia de altura de ramets al finalizar el experimento de sombreado de *A. repens* en dos condiciones experimentales (parcelas a campo y macetas) bajo tres niveles de sombra: Luz (0 % sombra); Baja (50 % sombra); Alta (80 % sombra). Las letras sobre las barras indican diferencia estadística ($p < 0,05$) según el test de Tukey para la comparación de tratamientos dentro de cada condición experimental.

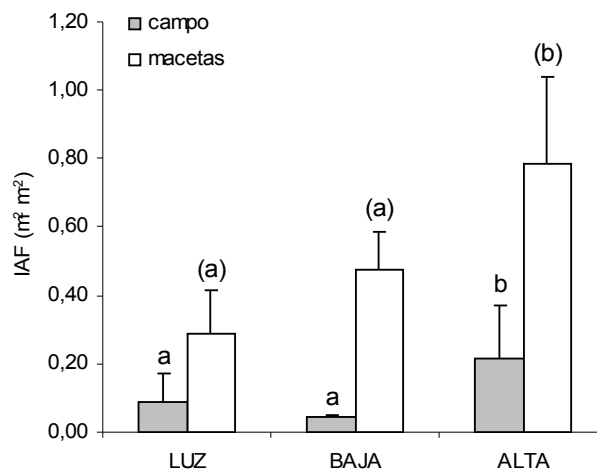


Fig 5.5. Cambio en el índice de área foliar (IAF, $m^2 m^{-2}$) en ramets de *Acroptilon repens* L. al finalizar el experimento de sombreado en dos condiciones experimentales (parcelas a campo y macetas) bajo tres niveles de sombra: Luz (0 % sombra); Baja (50 % sombra); Alta (80 % sombra). Las letras sobre las barras grises indican diferencia estadística ($p < 0,05$) según de LSD-Fisher ($\alpha = 0,05$).

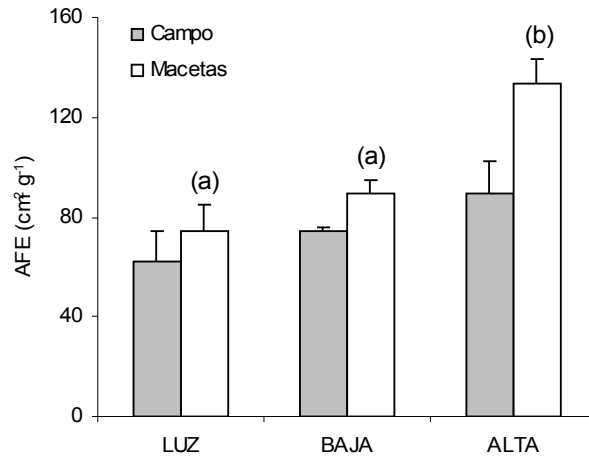


Fig 5.6. Diferencia en el área foliar específica en ramets de *Acroptilon repens* L. al finalizar el experimento de sombreado en dos condiciones experimentales (parcelas a campo y macetas) bajo tres niveles de sombra: Luz (0 % sombra); Baja (50 % sombra); Alta (80 % sombra). Las letras sobre las barras indican diferencia estadística ($p < 0,05$) según el test de Tukey para la comparación de tratamientos dentro de cada condición experimental (ausencia de letras indica ausencia de diferencia estadística).

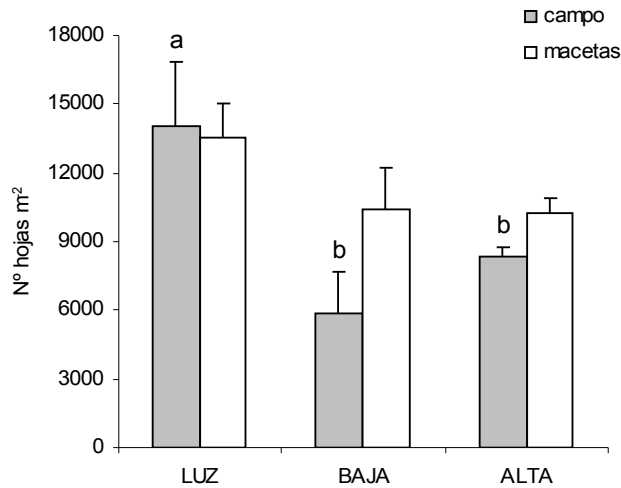


Fig 5.7. Diferencia en el número de hojas (m^{-2}) en ramets de *Acroptilon repens* L. al finalizar el experimento de sombreado en dos condiciones experimentales (parcelas a campo y macetas) bajo tres niveles de sombra: Luz (0 % sombra); Baja (50 % sombra); Alta (80 % sombra). Las letras sobre las barras grises indican diferencia estadística ($p < 0,05$) según de LSD-Fisher ($\alpha = 0,05$).

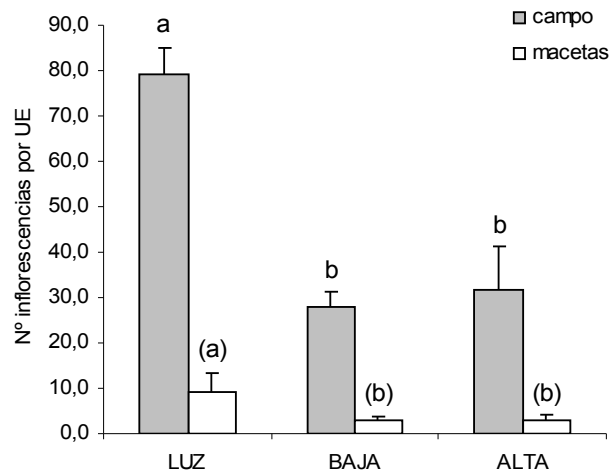


Fig 5.8. Diferencia en el número de inflorescencias por unidad experimental en ramets de *Acroptilon repens* L. al finalizar el experimento de sombreado en dos condiciones experimentales (parcelas a campo y macetas) bajo tres niveles de sombra: Luz (0 % sombra); Baja (50 % sombra); Alta (80 % sombra). Las letras sobre las barras grises indican diferencia estadística ($p < 0,05$) según el test de Tukey para la comparación de tratamientos. La diferencia entre tratamientos sobre las barras blancas corresponde a test de LSD-Fisher ($\alpha = 0,15$).

CAPÍTULO 6

Control de *A. repens* mediante cultivos de maíz y soja tolerantes a glifosato

6.1. Introducción

El manejo de las poblaciones de *A. repens* no es sencillo dada su biología. Las principales estrategias de control se basan en el empleo de herbicidas sistémicos que luego de repetidas aplicaciones (2-3 por año), logran controlar alrededor del 80 % del problema (Sozeri & Madsen 1994, Feuz *et al* 1999), aunque si no se es persistente en la aplicación de las medidas de control, ese 20 % restante vuelve en poco tiempo a restablecer las condiciones anteriores. Los mejores resultados se han logrado mediante la utilización del herbicida arbusticida *picloran* (Laufenberg *et al* 2005), aunque lo elevado de la dosis (0,48 kg i.a. ha⁻¹) y su elevada persistencia en el ambiente (Herr *et al* 1966; Merkle *et al* 1967) limitan severamente la actividad productiva en el sitio tratado y nos lleva a descartar la recomendación desde el punto de vista de la sustentabilidad ecológica.

Dentro de las opciones no contaminantes se cuenta a la supresión biótica mediante cultivos competidores. Los cultivos y las prácticas de manejo asociadas a los mismos crean una matriz de estrés, riesgos de mortalidad y disponibilidad de recursos dentro del cual las malezas están incluidas y deben sobrevivir y proliferar. La supresión biótica de las malezas por competencia del cultivo podría modificar tanto la diversidad específica como la representatividad de las especies particulares, según sea su tolerancia a la competencia impuesta (Fiska *et al* 2001; Sullivan 2003).

La idea de manejo supresor viene de los manejos de cultivos orgánico e integrado (MIP, manejo integrado de plagas), donde se logra el control de malezas como una consecuencia que se deriva del establecimiento de un cultivo capaz de competir ventajosamente contra la flora espontánea (Isik *et al* 2008). Sin embargo no es cierto que cualquier cultivo, aún en la más alta densidad posible, sea capaz de alcanzar un control efectivo de malezas. La efectividad del control dependerá fuertemente de la capacidad competitiva del cultivo, donde la tasa de crecimiento vegetativo, sobre todo en las etapas tempranas del ciclo, la altura y el cierre de la canopia jugarán un rol central. Aún en las mejores condiciones de desarrollo del cultivo, tampoco es cierto que eso solo sea suficiente a los fines del control exitoso puesto que dependerá también del tipo de comunidad de malezas objeto de control (Upadhyaya & Blackshaw 2007).

Evidentemente, la presencia de especies perennes representa uno de los escenarios de mayor dificultad en orden a la supresión biótica, especialmente en especies con cierta tolerancia al sombreado como *A. repens* según se ha demostrado en el capítulo 5 de esta tesis. En este contexto solo resultaría eficaz la utilización de herbicidas sistémicos indicados para el control de las especies citadas. Por lo tanto, si a la presencia de un cultivo competidor fuerte se suma la posibilidad de utilizar herbicidas sistémicos adecuados, podría integrarse una estrategia de manejo de malezas en general y perennes en particular, que permita: i) cultivar sitios afectados severamente por especies perennes y ii) contribuir a reducir los niveles de enmalezamiento en estos sitios.

Se sabe que el crecimiento clonal de *A. repens* es la base de mantenimiento de las poblaciones establecidas y el factor clave en el proceso de colonización y supervivencia de la población después de una perturbación (Jacobs & Denny 2006). Este vínculo necesario entre el crecimiento del sistema de raíces y el desarrollo de la población de ramets conduce a asumir que el proceso de crecimiento subterráneo es de importancia central para explicar y predecir la productividad de *A. repens* y su crecimiento clonal.

Dentro de las opciones de control, el uso de *glifosato*³² es la más extendida aunque con una eficiencia de control de la biomasa subterránea de *A. repens* menor al 50 % (Laufenberg *et al* 2005). Sin embargo, su empleo en el contexto de un cultivo transgénico de canopia cerrada podría significar una opción, no solo agrícola (en orden a la rentabilidad), sino de recuperación de sitios degradados por la invasión de especies perennes como la citada.

El objetivo del presente trabajo fue estudiar la respuesta que las poblaciones de *A. repens* establecidas en lotes de agricultura intensiva tienen frente a la combinación de laboreo, cultivo de especies competidoras y aplicación de un herbicida sistémico en vistas de construir una recomendación de manejo válida para los productores locales.

32 El *glifosato* (sal isopropilamina de - N - fosfometil glicina) actúa sobre la síntesis de aminoácidos ya que inhibe la 5-enolpiruvil-shiquimato-3-fosfato sintetasa (EPSPS), enzima responsable de la formación de los aminoácidos aromáticos fenilalanina, tirosina y triptófano en la vía del ácido shiquímico. El shiquimato (anión del ácido shiquímico) es el precursor clave y común en la biosíntesis de todos los aminoácidos aromáticos, esenciales para la síntesis de proteínas y el crecimiento vegetal (<http://es.wikipedia.org/wiki/Glifosato>). Este herbicida se absorbe exclusivamente por vía foliar y posee efecto sistémico. Esto significa que puede trasladarse a otras partes de la planta, incluso acumularse en órganos reservantes para más tarde removilizarse y tener efecto de manera diferida. Como consecuencia de su efecto se observan síntomas de paralización del crecimiento debido a que el triptófano es un intermediario de la síntesis de ácido indolacético, importante hormona del crecimiento. Además los otros dos aminoácidos son precursores de compuestos fenólicos (lignina), así como de la síntesis de las clorofilas (síntomas cloróticos). Con posterioridad a la aplicación, los efectos del herbicida pueden verse en las plantas a partir de los 10 - 15 días y ya a las 3 semanas se observará la muerte completa de la parte aérea.

6.2. Metodología

Se trabajó en dos chacras bajo riego del Valle Inferior de Río Negro (ESFA y LUNA) sobre manchones³³ de *A. repens* localizados en espacios de uso agrícola, o sea, con dominio de riego y potencialidad productiva.

El manchón existente en el sitio ESFA poseía aproximadamente 1750 m² (70 x 25 m) y una densidad de 66 ramet m⁻². El lugar poseía suelo franco arcilloso y no ha registrado uso agrícola en los últimos 10 años como consecuencia del grado de enmalezamiento, recibiendo dos pasadas anuales de desmalezadora (Fig 6.1a). El sitio LUNA está localizado en el campo de un productor de la zona de San Javier, epicentro de la invasión local y área bajo riego severamente afectada por la maleza. El lote en cuestión posee una superficie de 2 hectáreas y está invadido en un 100 % de su superficie, reportando la población de *A. repens* una densidad de 93 ramets m⁻² (Fig 6.2a).

Durante los ciclos agrícolas 2006/07 y 2007/08 se condujo el mismo experimento en el sitio ESFA³⁴, repitiendo cada año, no solo el diseño experimental sino la asignación de tratamientos a las unidades experimentales, a fin de valorar al segundo año el efecto debido a la historia reciente de manejo. El mismo criterio se empleó en el sitio LUNA³⁵ durante las temporadas 2007/08 y 2008/09.

6.2.1. *Experimento ESFA, año 1 (2006/07)*: la preparación de la cama de siembra se inició 20 días antes de la siembra con una pasada de arado de cincel en el sentido del riego, seguida por dos pasadas de rastra de discos. Los surcos se hicieron con aporcador a 70 cm entre sí. Los cultivos de soja (*cv* Ayelén de Relmó) y maíz (*cv* Dekalb 684 RR) se sembraron el 21/12/06 en forma manual. La soja se sembró a doble hilera sobre el surco y 7 cm entre golpes (408000 pl ha⁻¹), mientras que el maíz lo fue a hilera simple y 20 cm entre golpes (71400 pl ha⁻¹). Se empleó un diseño en parcelas divididas dispuestas en bloques completos al azar (n = 4), con factor principal “cultivo” de tres niveles (SC = sin cultivo; S = soja; M = maíz) y factor secundario “control” de cuatro niveles (TS = testigo sucio; LM = limpio manual; 4L = *glifosato* 48 % en dosis de 4 litros PC ha⁻¹; 8L = *glifosato* 48 % en dosis de 4 litros PC ha⁻¹). Las parcelas principales (15 x 12 m; 21 surcos; 180 m²) a las que se asignó el tratamiento SC (sin cultivo) recibieron la misma preparación del suelo y manejo del riego que las parcelas con maíz (M) y soja (S). Dentro de las parcelas secundarias “control” (5 x 3 m; 7 surcos; 15 m²), el tratamiento TS (testigo sucio) no recibió

33 Manchón = parche en sentido ecológico.

34 Las siglas ESFA indican “Escuela Secundaria de Formación Agraria”, nombre con el que se conoce al CEM N° 69 dependiente del Ministerio de Educación de la provincia de Río Negro.

35 Apellido del productor.

control de malezas. Por su parte el tratamiento LM (limpio manual) fue desmalezado con azada en dos oportunidades, siendo la primera de estas coincidente con la aplicación del herbicida en las parcelas correspondientes. La otra se efectuó 20 días después de la primera. Las parcelas que recibieron herbicida fueron tratadas con *glifosato* 48 % en una sola oportunidad (07/02/2007) a los 48 días después de la siembra, con la maleza en estado de prefloración o botón floral cerrado (Fig 6.1b), en dos dosis (4 y 8 litros de PC ha⁻¹), utilizando una mochila pulverizadora de accionamiento manual dotada de manómetro, a 2 bares de presión con pico de abanico plano (8003), utilizando un volumen de aspersión equivalente a 195 litros por hectárea. Para evitar la influencia probable de la integración clonal en la respuesta de las plantas de *A. repens* al tratamiento herbicida, antes de la aplicación del mismo se separaron entre sí las parcelas principales dentro de cada bloque mediante láminas de polietileno ALDT³⁶ (IPESA) de 150 micrones enterradas hasta 60 cm de profundidad (Fig 6.1c y Fig 6.1d). Un sector sin disturbio (TA = testigo absoluto) fue conservado en cada bloque experimental.

Se registraron 213,2 mm de lluvia durante el ciclo de los cultivos, del los cuales el 65 % estuvo concentrado en el mes de marzo³⁷. Los riegos por gravedad se efectuaron con una frecuencia aproximada de 10 días durante el período seco, dando un total de 9 riegos en la temporada. La temperatura media mensual fue decreciente a lo largo del ciclo, con 21,6 °C en enero, 20,3 °C en febrero, 18,4 °C en marzo y 14,9 °C en abril. Se aplicó urea (46 % N) en dosis de 150 kg N ha⁻¹ en una sola aplicación realizada en el estado fenológicos de 5 hojas desplegadas en maíz, aplicándose en ese momento también a la soja. La cosecha se efectuó el 20/04/2007 (120 días después de la siembra), estimándose los parámetros de rendimiento sobre una muestra de 1 metro lineal de un surco central, tomada al azar en cada unidad experimental (parcela secundaria).

6.2.2. *Experimento ESFA, año 2 (2007/08)*: no se efectuó laboreo de suelo al inicio de esta temporada, empleándose los mismos surcos del ciclo precedente luego de una completa desmalezada con azada para posibilitar la siembra, que fue realizada en forma manual el 29/12/2007. Se emplearon las mismas cv y marcos de plantación que en la temporada anterior, repitiéndose la asignación espacial de las unidades experimentales. El tratamiento LM (limpio manual) fue desmalezado con azada en dos oportunidades, siendo la primera de estas coincidente con la aplicación del herbicida en las parcelas correspondientes. La otra se efectuó 30 días después de la primera. Las parcelas que recibieron herbicida fueron tratadas con *glifosato* 48 % en una sola

36 ALDT, denominación asignada al polietileno transparente de uso en invernaderos con propiedades de alta transparencia, larga duración y térmicas. IPESA = firma comercial.

37 Datos provistos por la estación meteorológica de la EEA VALLE INFERIOR (Convenio Prov. RN – INTS), Lat: 40° 47' 52" S - Long: 63° 03' 49" O, a 7 m.s.n.m.

oportunidad (12/02/08), 45 días después de la siembra, con la maleza en estado de prefloración (botón floral cerrado) del modo indicado para la temporada anterior.

Se registraron 56,7 mm de lluvia durante el ciclo de los cultivos, con mayor concentración en el mes de enero (63 %). La frecuencia de riegos fue igual que la indicada para el ciclo anterior, dando un total de 15 riegos en la temporada. La temperatura media mensual fue decreciente a lo largo del ciclo, con 22,0 °C en enero, 22,2 °C en febrero, 19,0 °C en marzo y 13,7 °C en abril. Se aplicó urea (46 % N) en dosis de 150 kg N ha⁻¹ en una sola aplicación realizada en el estado de 5 hojas desplegadas en maíz. La cosecha se efectuó el 28/05/2008, estimándose los parámetros de rendimiento sobre una muestra de 1 ml de un surco central, tomada al azar en cada unidad experimental (parcela secundaria).

6.2.3. *Experimento LUNA, año 1 (2007/08)*: para este experimento se preparó la cama de siembra solo con dos pasadas de rastra de discos pesada debido a que la labranza primaria de desfonde se realizó en el mes de julio de ese año con la finalidad de implantar un cultivo de cebolla tardía y otro de zanahorias, los cuales finalmente fueron abandonados por el productor a raíz de la competencia con *A. repens* (Fig 6.2a). La siembra de maíz se realizó el 15/12/2008 a hilera simple sobre surcos a 0,70 m. Se empleó una sembradora mecánica de grano grueso dotada de dos cuerpos de siembra. En las dos temporadas se empleó el mismo cv utilizado en el experimento del sitio ESFA, realizando el productor el manejo convencional propio del cultivo, salvo lo referente al control de la maleza en las parcelas experimentales. Se aplicaron 5 tratamientos de control: TS (testigo sucio; cultivo de maíz sin control de *A. repens*), LM (limpio manual desmalezado con azada), *glifosato* 4 L (*glifosato* 48 %; 1,92 kg i.a. ha⁻¹); *glifosato* 4 Lx2 (dos aplicaciones de *glifosato* 48 %; 1,92 kg i.a. ha⁻¹)y *glifosato* 8 L (*glifosato* 48 %; 3,84 kg i.a. ha⁻¹). Un sector sin disturbio fue conservado en cada bloque experimental. Se empleó un diseño en bloques completos aleatorizados (n=5). El tratamiento LM (limpio manual) fue desmalezado con azada en una sola oportunidad coincidente con la aplicación del herbicida en las parcelas correspondientes. Las parcelas que recibieron herbicida fueron tratadas con *glifosato* 48 %. La primer aplicación en todas las parcelas se realizó el 08/01/2008 con la maleza en estado de prefloración (botón floral cerrado). En las parcelas “4Lx2” se efectuó la segunda aplicación el 06/02/2008 (29 días después de la primera) cuando el rebrote se encontraba en el mismo estado fenológico indicado para la primera aplicación. Todas las aplicaciones se realizaron con la misma técnica indicada en el experimento ESFA año 1.

Se aplicó urea (46 % N) en dosis de 150 kg N ha⁻¹ en dos aplicaciones realizadas en los

estados fenológicos de 5 y 7 hojas desplegadas. La cosecha se efectuó el 19/07/2008, estimándose los parámetros de rendimiento sobre una muestra de 1 ml de un surco central, tomada al azar en cada unidad experimental.

6.2.4. *Experimento LUNA, año 2 (2008/09)*: no se efectuó laboreo de suelo al inicio de esta temporada, empleándose los mismos surcos del ciclo precedente, sembrándose el 31/10/2008 (Fig 6.2b). Se empleó la misma *cv* y marco de plantación que en la temporada anterior, repitiéndose la asignación espacial de las unidades experimentales. Los tratamientos LM y 4Lx2 no fueron realizados esta temporada, por lo cual solo tomaron parte del experimento los tratamientos TS, 4L y 8L, en base a la siguiente secuencia temporal respecto de la asignación en la temporada previa: i) SC-SC, ii) TS-TS, iii) TS-4L, iv) LM-TS, v) 4L-4L, vi) 4Lx2 – 4L, vii) 8L-8L. Las parcelas que recibieron herbicida fueron tratadas con *glifosato* 48 % en una sola oportunidad (02/01/2009), con la maleza en estado de prefloración (botón floral cerrado) del modo indicado para la temporada anterior (Fig 6.2c y Fig 6.2d).

Se aplicó urea (46 % N) en dosis de 150 kg N ha⁻¹ en dos aplicaciones realizadas en los estados fenológicos de 5 y 7 hojas desplegadas. La cosecha no se efectuó porque el productor procedió a realizar el corte del cultivo para forraje.

6.2.5. *Variables dependientes*:

6.2.5.1. *ESFA año 1*: biomasa subterránea de *A. repens* inicial (29/11/06) y final (20/04/07), densidad de ramets inicial (29/11/06) y posterior a la aplicación de *glifosato* (26/03/07), cantidad de inflorescencias a fin de ciclo (20/04/07), densidad de plantas de soja a cosecha (20/04/07), rendimiento en grano de maíz (14 % H) y soja (13,5 % H). Se calculó el % de control de la biomasa subterránea respecto de TA y se midió la transmisión de luz bajo canopia de los cultivos (22/02/2007).

6.2.5.2. *ESFA año 2*: biomasa subterránea de *A. repens* final (28/05/2008). El rendimiento de los cultivos no pudo ser evaluado en esta temporada porque el lote fue involuntariamente pastoreado por bovinos.

6.2.5.3. *LUNA año 1*: densidad de ramets de *A. repens* luego de la aplicación del herbicida y de efectuada la limpieza manual (10/03/2008), biomasa subterránea de *A. repens* inicial (29/11/08) y final (19/07/2008), número de plantas de maíz a cosecha (19/07/08), altura de plantas de maíz, biomasa aérea plantas de maíz, cantidad de mazorcas (Nº mazorcas por metro lineal de surco),

biomasa total de mazorcas (peso seco natural de mazorcas por metro lineal de surco), biomasa relativa de mazorcas (peso seco natural de mazorcas por planta), partición de biomasa a mazorcas (BM:BA) y rendimiento del cultivo de maíz en kg ha⁻¹ de grano al 14 % de humedad (19/07/2008).

6.2.5.4. *LUNA año 2*: biomasa aérea, densidad de ramets y biomasa subterránea final de *A. repens*, evaluados el 16/04/2009.

6.2.6. *Análisis de datos*: en todos los casos se observaron las propiedades de normalidad (Shapiro-Wilks) y homocedasticidad (Cochran) de los datos con la finalidad de determinar la necesidad de transformación o su análisis por métodos no paramétricos. Cuando los datos tuvieron normalidad y homocedasticidad fueron analizados mediante ANOVA y las medias comparadas por medio de los test de Tukey o LSD según se indica. Los datos sin normalidad se analizaron mediante ANOVA no paramétrico de Kruskal Wallis.

6.3. Resultados

6.3.1. *Experimento en el sitio ESFA*: la densidad de ramets correspondiente a la población de *A. repens* observada al momento del inicio del experimento, previo a la implantación de los cultivos (29/11/2006) fue de $66,7 \pm 20,5$ ramets m⁻² con una biomasa subterránea de $78,8 \pm 19,8$ g MS m⁻².

6.3.1.1. *Efecto del manejo supresor sobre la población de A. repens*

6.3.1.1.1. *Biomasa subterránea*

6.3.1.1.1.1. *Temporada 2006/07*: luego de aplicarse la transformación logarítmica, $Ln(PS)$, los datos presentaron normalidad y homocedasticidad (Tabla A-6.1). El análisis de la varianza arrojó solamente diferencias altamente significativas ($p < 0,0001$) para el factor “control”, mientras que no se encontraron diferencias para el factor “cultivo” ($p = 0,2758$) ni para la interacción “cultivo x control” ($p = 0,7845$; Tabla A-6.2). La mayor biomasa subterránea correspondió a los tratamientos “LM” y “TS” que no fueron diferentes entre sí según el test de Tukey ($\alpha = 0,05$), con una media de $66 \pm 8,3$ g MS m⁻². Una biomasa menor ocurrió en el tratamiento “4L” con $17,7 \pm 4,2$ g MS m⁻², mientras que en el tratamiento “8L” se encontró el menor registro con 4 g MS m⁻² (Tabla 6.1).

Al comparar cada uno de los tratamientos “control” (TS, LM, 4L y 8L) en forma individual con el testigo absoluto (TA) mediante el test t-Student, previo análisis para normalidad y homocedasticidad (Tabla A-6.3), se encontró que el tratamiento “TS” no difirió de “TA” ($p = 0,6463$), mientras que si lo hicieron los demás. Así fue para la comparación “LM” vs “TA” ($p = 0,0275$), “4L vs TA” ($p = 0,0128$) y “8L vs TA” ($p = 0,0077$). En virtud de esto se ha calculado que en el tratamiento “LM” se observó un 50 % de reducción de la biomasa subterránea, 81 % para el tratamiento “4L” y 96 % para “8L” (Tabla 6.2).

6.3.1.1.1.2. *Temporada 2007/08*: el resultado más importante de esta temporada es la ausencia de biomasa subterránea de *A. repens* en las parcelas tratadas con herbicida. Solo en 2 de 32 muestras se observó la presencia de una reducida cantidad de biomasa, arrojando las demás observaciones valor de cero (Fig 6.3). Esta situación torna imposible la comparación por la vía paramétrica, haciéndola incluso innecesaria a datos vista, aunque a fin de argumentar lo antedicho se procedió a la aplicación de ANOVA no paramétrico (Kruskal Wallis) para la comparación entre tratamientos de control, en forma independiente para cada situación de cultivo. Se encontraron diferencias entre tratamientos para las tres situaciones ($p = 0,0055$ en maíz; $p = 0,0087$ en soja y $p = 0,0025$ sin cultivo; Tabla A-6.4). En las tres comparaciones se observó que los tratamientos “4L” y “8L” fueron menores que “TS”, mientras que “LM” presentó diferencias diversas, siendo no diferente de “4L” en soja y sin cultivo, en tanto que igual a “TS” en maíz (Fig 6.3).

Las diferencias entre “TS” y “LM” se analizaron mediante ANOVA paramétrico con requisitos cubiertos de normalidad y homocedasticidad (Tabla A-6.5). No se encontraron diferencias significativas para el factor cultivo ($p = 0,1622$), ni para la interacción cultivo x control ($p = 0,3001$). Los tratamientos de control fueron diferentes entre si ($p = 0,0301$; Tabla A-6.6), observándose que $TS > LM$ para el test de Tukey ($\alpha = 0,05$). En el primero se colectaron $52,6 \pm 1,1$ g MS m⁻², mientras que en el segundo fueron $21,7 \pm 5,7$ g MS m⁻².

La aplicación del test t-Student a la comparación de “TS” y “LM”, para cada situación de cultivo, respecto de “TA” (requisitos de normalidad y homocedasticidad cubiertos, Tabla A-6.7) mostró diferencias significativas en la mayoría de los casos (Tabla A-6.8). En referencia al “TA” se observaron los siguientes porcentajes de control de la biomasa subterránea de *A. repens*: $TS_{soja} = 72$ % ($p = 0,0039$); $TS_{maiz} = 47$ % ($p = 0,0195$); $TS_{sin_cultivo} = 14$ % ($p = 0,7049$ NS); $LM_{soja} = 86$ % ($p = 0,0010$); $LM_{maiz} = 68$ % ($p = 0,0102$); $LM_{sin_cultivo} = 77$ % ($p = 0,0010$), siendo del 100 % en las parcelas “4L” y “8L” para las tres condiciones de cultivo.

Cambio en el TA inicial vs TA final (año 2) por test t-Student ($p = 0,5404$; Tabla A-6.9; Tabla A-6.10).

6.3.1.1.2. *Densidad de ramets en la temporada 2006/07*: los datos cumplieron los requisitos de normalidad y homocedasticidad (Tabla A-6.11). Mediante el análisis de la varianza solo se encontraron diferencias significativas para el factor control ($p = 0,0001$; Tabla A-6.12), donde los tratamientos “8L” ($27,8 \text{ ramets m}^{-2}$) y “4L” ($29,6 \text{ ramets m}^{-2}$) presentaron menor densidad final de ramets que el testigo “TS” ($64,8 \text{ ramets m}^{-2}$) (Tabla 6.1).

6.3.1.1.3. *Cantidad de inflorescencias a fin de ciclo en año 1*: los datos reunieron los requisitos de normalidad y homocedasticidad (Tabla A-6.13), encontrándose diferencias tanto para el factor “cultivo” ($p = 0,0412$) como para el factor “control” ($p = 0,0002$; Tabla A-6.14). La interacción cultivo x control fue no significativa ($p = 0,8306$).

La comparación de medias para el factor “cultivo” arrojó diferencias entre “maíz” ($5,33$ inflorescencias por ramet) y “sin cultivo” ($12,93$ inflorescencias por ramet). El tratamiento “soja” fue intermedio y no diferente de ambos (Tukey $\alpha = 0,05$; Tabla 6.1). Esto representa, para el caso del tratamiento “maíz”, una reducción significativa de un 59 % en la cantidad de inflorescencias.

Al comparar los tratamientos de “control” se encontraron diferencias significativas según el test de Tukey ($\alpha = 0,05$), donde los tratamientos “4L” y “8L”, iguales entre sí, presentaron la menor cantidad de inflorescencias ($4,8 \text{ ramet}^{-1}$ en promedio) en comparación con el “TS” que produjo $17,07$ inflorescencias por ramet. El herbicida condujo a una reducción en la cantidad de inflorescencias del orden del 72 % (Tabla 6.1).

6.3.1.2. *Efectos sobre los cultivos*

6.3.1.2.1. *Maíz*

6.3.1.2.1.1. *Rendimiento en grano en la temporada 2006/07*: los datos reunieron los requisitos de normalidad y homocedasticidad (Tabla A-6.15) necesarios para el análisis de la varianza. El mismo arrojó diferencias no significativas entre tratamientos ($p = 0,6993$; Tabla A-6.16), con un promedio de $681,7 \pm 48,6$ g por metro lineal de surco, equivalentes a $9,74 \text{ ton ha}^{-1}$.

6.3.1.2.2. *Soja*

6.3.1.2.2.1. *Densidad de plantas a cosecha para la temporada 2006/07*: los datos

cumplieron los requisitos de normalidad y homocedasticidad (Tabla A-6.17) y no se encontraron diferencias entre tratamientos mediante el análisis de la varianza ($p = 0,7193$; Tabla A-6.18). La densidad media fue de $19,1 \pm 1,0$ plantas por metro lineal de surco, equivalentes a $273214 \text{ pl ha}^{-1}$.

6.3.1.2.2. *Rendimiento en grano para la temporada 2006/07*: fue necesario transformar los datos por $\text{Ln}(\text{peso})$ para alcanzar normalidad y homocedasticidad (Tabla A-6.19). Mediante el análisis de la varianza no se encontraron diferencias entre tratamientos ($p = 0,0620$; Tabla A-6.20) con una media de $124,9 \pm 29,0$ g por metro lineal de surco, equivalentes a $1,78 \text{ ton ha}^{-1}$.

6.3.1.3. *Luz bajo canopia*: los datos de porcentaje de transmisión de luz incidente (%) cumplieron los requisitos de normalidad y homocedasticidad (Tabla A-6.21) y en el análisis de la varianza solo se encontraron diferencias significativas para el factor cultivo ($p = 0,0002$; Tabla A-6.22). La transmisión de luz bajo canopia de maíz fue menor (24,4 %) que bajo canopia de soja (42,3 %) según el test de Tukey ($\alpha = 0,05$) (Tabla 6.3). De acuerdo a esto se tiene que la radiación media incidente a nivel de las plantas de *A. repens* que crecen bajo la canopia de estos cultivos sería equivalente a 301 y $522 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para maíz y soja respectivamente.

6.3.2. Experimento en el sitio LUNA

6.3.2.1. Efectos sobre la población de *A. repens*

6.3.2.1.1. Biomasa subterránea

6.3.2.1.1.1. *Temporada 2007/08*: los datos fueron transformados por Ln (PS) para asegurar normalidad y homocedasticidad (Tabla A-6.23). El análisis de la varianza arrojó diferencias altamente significativas entre tratamientos ($p < 0,0001$; Tabla A-6.24), donde se observa una notable separación de los mismos. Así, la mayor biomasa subterránea se observó en los tratamientos sin herbicida (LM, TS y SC) que no fueron diferentes entre si según el test de Tukey ($\alpha = 0,05$), reportando una media de $65,8 \pm 9,8 \text{ g MS m}^{-2}$. Los tratamientos con herbicida fueron diferentes de los anteriores y resultaron tanto más efectivos según el aumento de la intensidad de uso de *glifosato* (Fig 6.4a). La menor biomasa se observó en las parcelas “8L” con $1,2 \pm 0,7 \text{ g MS m}^{-2}$, equivalente al 1,9 % de la biomasa media observada en las parcelas sin herbicida (representa un 98 % de control de la biomasa subterránea). Por su parte las parcelas bajo el tratamiento “4Lx2” finalizaron la temporada con $1,9 \pm 3,8 \text{ g MS m}^{-2}$, que representa un 89 % de control, mientras que bajo “4L” se observaron $18,4 \pm 4,4 \text{ g MS m}^{-2}$, es decir un 72 % de control.

6.3.2.1.1.2. *Temporada 2008/09*: los datos reunieron los requisitos de normalidad y homocedasticidad para el análisis paramétrico (Tabla A-6.23). Las diferencias entre tratamientos en el análisis de la varianza fueron altamente significativas ($p < 0,0001$; Tabla A-6.25), observándose una clara separación entre los tratamientos con dos años de herbicida (independientemente de la intensidad de uso del mismo) por un lado y los tratamientos que no tuvieron herbicida en ninguno de los dos períodos o solo lo tuvieron en uno de estos, por el otro. Así, la biomasa subterránea de las parcelas pertenecientes al primer grupo (“8L-8L”, “4L-4L” y “4Lx2-4L”) no fueron diferentes entre sí según el test de SNK ($\alpha = 0,05$), con una media de 5 g MS m⁻², en tanto que en las parcelas testigo absoluto (SC-SC) se registró la biomasa más alta equivalente a 105,1 g MS m⁻². El porcentaje de control de la biomasa subterránea con *glifosato* aplicado en dos temporadas fue del 95 %. El tratamiento “TS-4L” un porcentaje de control del 66 %, mientras que el tratamiento “LM-TS” un 37 % respecto del testigo absoluto (Fig 6.4b).

6.3.2.1.2. *Densidad de ramets*

6.3.2.1.2.1. *Temporada 2007/08*: la densidad posterior a la aplicación del herbicida evalúa el rebrote. En este caso los datos cumplieron los requisitos de normalidad y homocedasticidad (Tabla A-6.26), de modo que no fue necesario efectuar ninguna transformación. El análisis de la varianza arrojó diferencias altamente significativas entre tratamientos ($p = 0,0002$; Tabla A-6.27), diferenciándose los que recibieron *glifosato* independientemente de la dosis (4L y 8L) por un lado, de los que no recibieron glifoasto (TS y LM) por el otro. Mientras los primeros tuvieron una densidad media de $18,9 \pm 4,1$ ramets m⁻², los segundos $43,9 \pm 3,8$ ramets m⁻², lo cual significa un 61 % de disminución en la densidad de ramets para las parcelas con *glifosato* en el primer año de su empleo.

6.3.2.1.2.2. *Temporada 2008/09*: en virtud de que los datos de densidad de ramets al final del experimento no alcanzaron normalidad se aplicó el análisis de la varianza no paramétrico (Kruskal Wallis) que arrojó diferencias altamente significativas entre tratamientos ($p = 0,0076$; Tabla A-6.28). Los mismos se agruparon en dos categorías, donde los valores más altos pertenecieron a los tratamientos “TS-TS”, “LM-TS” y “SC-SC”, que no fueron diferentes entre si con una media de 79,0 ramets m⁻², en tanto que los más bajos pertenecieron a los tratamientos “8L-8L”, “4Lx2-4L” y “4L-4L” con un promedio de 8,7 ramets m⁻² (Fig 6.4d). La reducción en la densidad de ramets de *A. repens* como consecuencia de la aplicación del herbicida *glifosato* durante dos temporadas sucesivas condujo, independientemente de la intensidad de uso del mismo, a una reducción del 89 % en la densidad poblacional.

6.3.2.1.3. *Biomasa aérea para la temporada 2008/09*: los datos fueron transformados por $\ln(PS)$ a fin de garantizar normalidad y homocedasticidad (Tabla A-6.23). El análisis de la varianza arrojó diferencias altamente significativas entre tratamientos ($p = 0,0001$; Tabla A-6.29). La mayor biomasa aérea ocurrió en el testigo absoluto “SC-SC” con $384,2 \text{ g MS m}^{-2}$, mientras que la menor perteneció a los tratamientos “4Lx2-4L”, “4L-4L” y “LM-TS” que no fueron diferentes entre si, con un promedio de $13,1 \text{ g MS m}^{-2}$. El tratamiento “8L-8L” fue excluido de la comparación puesto que al no encontrarse ramets vivos en las parcelas bajo el mismo no sería posible aplicar el ANOVA paramétrico. El valor cero en biomasa aérea ubica a este tratamiento en una posición ordinalmente menor que el mencionado previamente (Fig 6.4c).

6.3.2.2. *Efectos sobre el cultivo de maíz*

6.3.2.2.1. *Número de plantas de maíz a cosecha en la temporada 2007/08*: como los datos carecieron de normalidad y ninguna transformación pudo alcanzar una corrección significativa, se aplicó ANOVA no paramétrico (Kruskal Wallis; Tabla A-6.30) encontrándose un menor número final de plantas por metro lineal en las parcelas “8L” = $7,8 \text{ pl ml}^{-1}$, mientras que en los otros tratamientos se observó una media de $9,1 \text{ pl ml}^{-1}$ (Tabla 6.4).

6.3.2.2.2. *Altura de plantas de maíz (2007/08)*: no fue necesario efectuar ninguna transformación de datos puesto que se cumplieron los requisitos de normalidad y homocedasticidad (Tabla A-6.31). El análisis de la varianza no encontró diferencias entre tratamientos ($p = 0,1103$; Tabla A-6.32), aunque mediante la aplicación del test de LSD ($\alpha = 0,05$) se encontraron diferencias donde las plantas con manejo “TS” fueron mas pequeñas ($1,75 \text{ m}$) que la plantas pertenecientes a los tratamientos “4L”, “4Lx2” y “LM”, que no fueron diferentes entre sí ($1,95 \text{ cm}$ en promedio). Esta tendencia, donde el tratamiento “8L” tuvo una respuesta intermedia da cuenta de un efecto de interferencia de la maleza perenne sobre el cultivo (Tabla 6.4).

6.3.2.2.3. *Biomasa aérea de las plantas de maíz (2007/08)*: los datos cumplieron los requisitos de normalidad y homocedasticidad (Tabla A-6.33). El análisis de la varianza arrojó diferencias significativas entre tratamientos ($p = 0,0394$; Tabla A-6.34), observándose la menor biomasa en el tratamiento “TS” ($3,7 \text{ kg ml}^{-1}$) y la mayor en el tratamiento “8L” ($5,3 \text{ kg ml}^{-1}$). Los otros tratamientos presentaron una producción de biomasa intermedia y no diferente de los extremos mencionados (Tabla 6.4).

6.3.2.2.4. *Asignación reproductiva en plantas de maíz*³⁸

38 Solo estructura femenina.

6.3.2.2.4.1. *Cantidad de mazorcas (N° mazorcas por metro lineal de surco)*: los datos no cumplieron los requisitos de normalidad ni siquiera bajo las transformaciones usuales. Por esta razón se analizaron mediante ANOVA no paramétrico (Kruskal Wallis) sin que se encuentren diferencias entre tratamientos, con una media de 9,4 mazorcas por metro lineal de surco (Tabla A-6.35).

6.3.2.2.4.2. *Biomasa total de mazorcas como peso seco natural de mazorcas por metro lineal de surco (2007/08)*: no fue necesario efectuar ninguna transformación de datos puesto que se cumplieron los requisitos de normalidad y homocedasticidad (Tabla A-6.36). El análisis de la varianza no encontró diferencias entre tratamientos ($p = 0,3504$; Tabla A-6.37), observándose una media de $2091 \pm 104 \text{ gr ml}^{-1}$.

6.3.2.2.4.3. *Biomasa relativa de mazorcas como peso seco natural de mazorcas por planta (2007/08)*: no fue necesario efectuar ninguna transformación de datos puesto que se cumplieron los requisitos de normalidad y homocedasticidad (Tabla A-6.38). El análisis de la varianza arrojó diferencias significativas entre tratamientos ($p = 0,0496$; Tabla A-6.39), según las cuales la menor biomasa relativa correspondió a “TS” con $195,42 \text{ g pl}^{-1}$, mientras que la mayor al tratamiento “8L” con $303,58 \text{ g pl}^{-1}$ (Tabla 6.4).

6.3.2.2.4.4. *Partición de biomasa a mazorcas (BM:BA)³⁹*: como los datos carecieron de normalidad (Tabla A-6.40), aún luego de transformados por $\text{ArcSen}(\text{Raiz}(p))$, fueron analizados mediante ANOVA no paramétrico (Kruskal Wallis). No se encontraron diferencias entre tratamientos ($p = 0,7039$; Tabla A-6.41), con una asignación promedio del 45 % del peso seco natural aéreo a mazorcas.

6.3.2.2.4.5. *Rendimiento del cultivo de maíz*

6.3.2.2.4.5.1. *Temporada 2007/08*: no fue necesario efectuar ninguna transformación de datos puesto que se cumplieron los requisitos de normalidad y homocedasticidad (Tabla A-6.42). El análisis de la varianza no encontró diferencias entre tratamientos ($p = 0,1060$; Tabla A-6.43), aunque mediante la aplicación del test de LSD ($\alpha = 0,05$) se encontraron diferencias, las cuales dan cuenta de una tendencia cierta en los datos que no alcanzó evidentemente a ser lo suficientemente fuerte, probablemente por la heterogeneidad en la calidad del suelo del espacio productivo. El rendimiento menor ocurrió en las parcelas “TS” con $9,2 \cdot 10^3 \text{ kg ha}^{-1}$, mientras que el mayor correspondió a las parcelas “4L” y “4Lx2” con $12,8 \cdot 10^3 \text{ kg ha}^{-1}$ (Tabla 6.4). Los tratamientos “LM”

39 BM = biomasa de mazorcas; BA = biomasa aérea.

y “8L” presentaron una respuesta intermedia no diferente de las antes mencionadas, probablemente por un efecto de interferencia de la maleza en el primero y de fitotoxicidad del *glifosato* en el segundo.

6.4. Discusión

Se ha demostrado que el establecimiento de los cultivos supresores con que se experimentó, entendidos en el sentido amplio del término que incluye no solo la especie agrícola sino el manejo que acompaña a su producción, es una técnica de manejo efectiva para el control de *A. repens* en parcelas bajo riego del Valle Inferior de Río Negro. La misma ha sido empleada en un escenario agrícola caracterizado por una comunidad dominada por *A. repens*, cuya biomasa subterránea se ha mantenido constante, en el orden de los 90 g MS m⁻² en los sectores que no fueron sometidos a disturbio.

Tanto el maíz como la soja son cultivos de rápido crecimiento y cobertura del suelo, atributo que en principio las califica como especies adecuadas para esta práctica, aunque en este trabajo no se halla podido demostrar la ocurrencia de un efecto supresor concreto solo por interferencia del cultivo sobre la maleza. Dicha respuesta podría estar relacionada con la tolerancia que *A. repens* presentaría a los niveles de sombreado impuestos por estos dos cultivos (301 y 522 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para maíz y soja respectivamente).

Sin embargo se vio una tendencia que otorgaría a la soja un mayor efecto supresor respecto del maíz. En el tratamiento TS del sitio ESFA (testigo sucio) y luego de dos años de haberse repetido el manejo, en las parcelas con soja se observó un 72 % de control de la biomasa subterránea y en las de maíz un 47 %. El TS en ausencia de cultivo no produjo reducción significativa de la biomasa subterránea (Fig 6.2).

Los niveles de control para TS con cultivo no resultarían suficientes en términos prácticos puesto que la biomasa subterránea remanente sería suficiente para que la densidad poblacional no cambie significativamente. Solo con reducciones del orden de mayores a 81 – 96 % de la biomasa subterránea se ha comprobado un descenso al 50 % en la densidad, aunque, teniendo en cuenta la capacidad competitiva de la maleza y su capacidad de recuperación de biomasa subterránea tampoco sería suficiente en términos agronómicos habida cuenta de la capacidad competitiva de la especie puesta de manifiesto en el capítulo 4 de esta tesis así como en antecedentes bibliográficos

(Watson 1980).

En el sitio LUNA el cultivo de maíz sin herbicidas condujo igualmente a un descenso en la biomasa subterránea de *A. repens* después de dos años de labranza, lo que sin embargo no resultaría suficiente en términos prácticos debido a la notable capacidad compensatoria que evidencia la maleza. Así por ejemplo, en la secuencia LM-TS (limpio manual en año 1 seguido por testigo sucio en año 2) se observó que luego de haber ocurrido una reducción importante de la biomasa subterránea en la primer temporada, la población residual alcanza niveles al año siguiente que duplican los iniciales y prácticamente restituyen la biomasa subterránea original.

Solo el hecho de producir disturbio (ej. laboreo del suelo y limpieza manual) produce impacto en la biomasa subterránea de *A. repens*. Pero en términos de control, aunque significativo estadísticamente, no lo es técnicamente puesto que como máximo se alcanza un 50 % de control y deja un banco de yemas suficiente para generar un rebrote significativo. La respuesta del control fue proporcional a la intensidad del disturbio.

Si bien la maleza resulta sensible en cuanto a su respuesta al disturbio, la magnitud del control de la biomasa subterránea que se alcanza con prácticas de cultivo sin herbicidas (o solo control manual), al menos en dos temporadas no producen mermas que conduzcan a situaciones favorables para el cultivo de especies de interés comercial, ya que la maleza posee capacidad de competir a instancias de un notable potencial de ocupación del espacio subterráneo.

En el mejor de los casos el control manual sistemático, aunque reduce sustancialmente el banco de yemas y reservas subterráneas, deja una biomasa remanente entre 14 – 32 %, de lo cual se espera una alta e inmediata capacidad de restauración de la población original (Fig 6.5).

Pareciera que la supresión exclusivamente biótica sería más efectiva en otras condiciones, con cultivos que generen unas condiciones de interferencia mucho más enérgicas.

En experimentos realizados con cultivos competidores, trabajando exclusivamente con pasturas perennes, Dall'Armellina & Iglesias (1984) obtuvieron hasta un 98 % de control de *A. repens* al cabo de dos años para la combinación alfalfa (15 kg ha⁻¹) + festuca (5 kg ha⁻¹), sin embargo advierten explícitamente que la maleza no se ha podido erradicar.

Esto diferencia particularmente a la soja y al maíz de la cebolla, que se manifestó como sensible a la interferencia de *A. repens* con pérdidas significativas en la producción de biomasa,

especialmente de bulbos.

Algunos autores consideran que la metodología de control más eficiente para el manejo de *A. repens* es la combinación del control químico, mecánico y el uso de cultivos competidores (Ferrell *et al* 1995, Benz *et al* 1999; Graham & Johnson 2004).

Sin embargo, esta recomendación no contempla el empleo simultáneo de todas las prácticas citadas sino más bien su aplicación en una secuencia temporal que deja entre estas un tiempo en el que la maleza tiene la posibilidad de recuperar parte de la biomasa perdida.

El uso combinado de cultivos competidores, disturbio del suelo por labranza y herbicida sistémico representa una oportunidad única, a instancias del empleo de cultivares con tolerancia al *glifosato*, en la que por combinación de técnicas de mediana a baja eficiencia particular se logran unos resultados técnicamente óptimos.

El control de *A. repens* se realiza usualmente en base a la aplicación de herbicidas postemergentes sistémicos como *picloran*, *dicamba* y *glifosato* (Sozeri & Madsen 1994, Feuz *et al* 1999), siendo este último el que presentaría un menor impacto ambiental (Jotcham *et al* 1989; Voos & Groffman 1997; Torstensson *et al* 1989). Aunque este procedimiento está bastante generalizado en su utilización, se observa una baja efectividad en el control de la biomasa subterránea, con valores máximos del 50 % para las condiciones generales de aplicación. Para esto se realiza un solo tratamiento en el estado fenológico de prefloración sobre manchones que no reciben ningún tipo de manejo, es decir, en espacios sin uso agrícola actual (Laufenberg *et al* 2005).

El *glifosato* ha demostrado poseer la efectividad suficiente para ser empleado en el manejo supresor de *A. repens* en lotes bajo riego donde la dosis recomendada sería una función de las expectativas de control.

Un solo año de *glifosato* produjo una reducción de la biomasa subterránea que no fue diferente del control manual.

El menor control (50 %) se alcanzó en sectores sin herbicida (aunque con disturbio), luego en sectores que solo recibieron uno de los dos años herbicida (66 %), luego los lugares con una aplicación por temporada a 4L (95 %), posteriormente los lugares donde se aplicó en dos oportunidades en al menos una de las dos temporadas de uso de *glifosato* (hay respuesta en la 1ª temporada 4L = 72 %; 4Lx2 = 89 %, pero no en la segunda 95 % en ambos 4L y 4Lx2), y por

último en los sectores donde se uso en las dos temporadas la dosis mayor de 8 L en que se dió el mayor control (100 %), observándose (altamente probable) la erradicación de la maleza.

En el segundo año de trabajo emerge el atributo “historia de manejo” por lo que se habla en vez de dosis de herbicida, de intensidad de uso del mismo. De esta manera se puede afirmar que la respuesta de *A. repens* al control con cultivos supresores es proporcional a la intensidad de uso de *glifosato*. Este concepto “intensidad de uso” tendría un limite que se encuentra en las parcelas donde se aplicó *glifosato* en las dos temporadas, puesto que entre dosis 4 y 8 L no se encontraron diferencias.

Aunque el efecto sobre la biomasa subterránea que se ubica en los primeros 30 cm del suelo sería proporcional a la dosis aplicada, una dosis de 4 litros por hectárea ha probado ser eficaz en las condiciones de regadío para su empleo durante al menos dos años consecutivos en el contexto de la producción de un cultivo tolerante al *glifosato*. La dosis menor (4 litros PC Ha⁻¹) efectúa un control satisfactorio pero deja una biomasa remanente (5 %) que posibilitaría la restauración de la población original en un plazo menor que la dosis de 8 litros PC Ha⁻¹ si al cultivo supresor siguen alternativas agrícolas que no contemplen la utilización del herbicida como podrían ser los cultivos hortícolas, pasturas, etc. (Fig 6.2).

La mayor efectividad del herbicida *glifosato* en las condiciones experimentales de este trabajo podría quedar explicada en las condiciones ambientales en el sentido amplio del término, es decir, en el escenario agroecológico planteado.

Se ha demostrado que la eficacia de los herbicidas en general y de los sistémicos en particular esta íntimamente relacionada con las condiciones ambientales reinantes en el momento de la aplicación (Archambault *et al* 2001), aunque no se puede generalizar la respuesta para todas las especies de malezas (Johnson & Young 2002). Se sabe asimismo que las condiciones ambientales previas a la aplicación, especialmente la humedad del suelo y la temperatura mínima de los días anteriores estarían determinando la eficacia del tratamiento (Medd *et al* 2001; Zhou *et al* 2007). El ambiente lumínico asimismo ejercería una influencia considerable. Por ejemplo, Riethmuller-Haage *et al* (2007) observaron que la reducción en la irradiancia por sombreado entre 1-4 días previos a la aplicación aumentaba la eficacia en el control de la maleza anual *Persicaria maculosa* con *metribuzin* debido a que el incremento en el área foliar específica contribuía a aumentar la proporción de herbicida absorbido. Sin embargo estos autores no pudieron comprobar que esto mismo ocurra en otras especies anuales como *Solanum nigrum*, *Senecio vulgaris*, *Chenopodium*

album y *Brassica napus* y sugieren, por lo tanto, que no es posible la generalización de la respuesta, siendo necesario conocer cual es el comportamiento para cada especie en particular.

Esto significa, entre otras cosas, que la población de *A. repens* objeto de control crece en unas condiciones ambientales donde la disponibilidad de recursos, especialmente agua, podría limitar la actividad fisiológica necesaria para una alta efectividad de los herbicidas. Esta podría ser una de las razones por las que exista baja efectividad en el tratamiento convencional según se ha mencionado. Esta consideración cobra mayor relevancia en la zona semiárida argentina en períodos secos como los que ocurren en los últimos años.

Si esta causal de falta de efectividad es verdadera, el área de IDEVI presenta una fortaleza por tratarse de una zona bajo riego en la que se podría administrar la utilización de este recurso a fin de aumentar la efectividad en el control de la maleza. En este contexto se desconoce cual sería la dosis adecuada del herbicida o bien que relación existe entre la dosis aplicada y la eficiencia de control.

Por otro lado y habida cuenta que la especie presenta respuesta plástica a la sombra, surge el interrogante acerca de en que medida podría ocurrir que los cambios anatómicos y morfológicos asociados a la sombra ayuden a lograr un mejor control con herbicidas. Esto podría ocurrir como consecuencia de que las hojas de la maleza bajo sombra sean más tiernas, posean mayor área foliar específica o presenten una capa de cutícula menos gruesa que constituya una barrera menos importante a la entrada del herbicida. En todo caso, se esperaría encontrar una efectividad más alta del tratamiento herbicida aplicado a plantas de *A. repens* que crecen bajo sombra, la cual, a fin de que pueda ser incorporada a una estrategia de manejo, debiera lograrse mediante el establecimiento de algún cultivo de interés local que a su vez permita el empleo del herbicida adecuado.

El cultivo de especies transgénicas con tolerancia al *glifosato*, como soja y maíz, en lotes invadidos por *A. repens*, constituye un escenario que integraría los requisitos mencionados: cultivo de canopia cerrada, herbicida sistémico con efectividad en el control de malezas perennes y disponibilidad de agua de riego.

En este trabajo se ha demostrado que si a la presencia de un cultivo competidor fuerte se suma la posibilidad de utilizar herbicidas sistémicos, puede integrarse una estrategia de manejo de *A. repens* que permite cultivar sitios afectados severamente por la maleza, reducir su incidencia de una manera muy importante cercana a la erradicación y recuperar su productividad agrícola del

suelo en una estrategia económicamente rentable habida cuenta que no se observó que en las condiciones experimentales de trabajo la maleza haya ocasionado pérdida de rendimiento de los cultivos o alterado el patrón y módulo de la asignación de biomasa.

En vista de estos resultados entendemos que el empleo de las citadas especies transgénicas constituye una opción agrícola válida para el manejo de los manchones de *A. repens* en parcelas bajo riego puesto que permite, además del control de la maleza y con ello la recuperación del suelo como recurso productivo, efectuar un aprovechamiento económico del espacio agrícola afectado con niveles aceptable en el rendimiento de los cultivos involucrados.

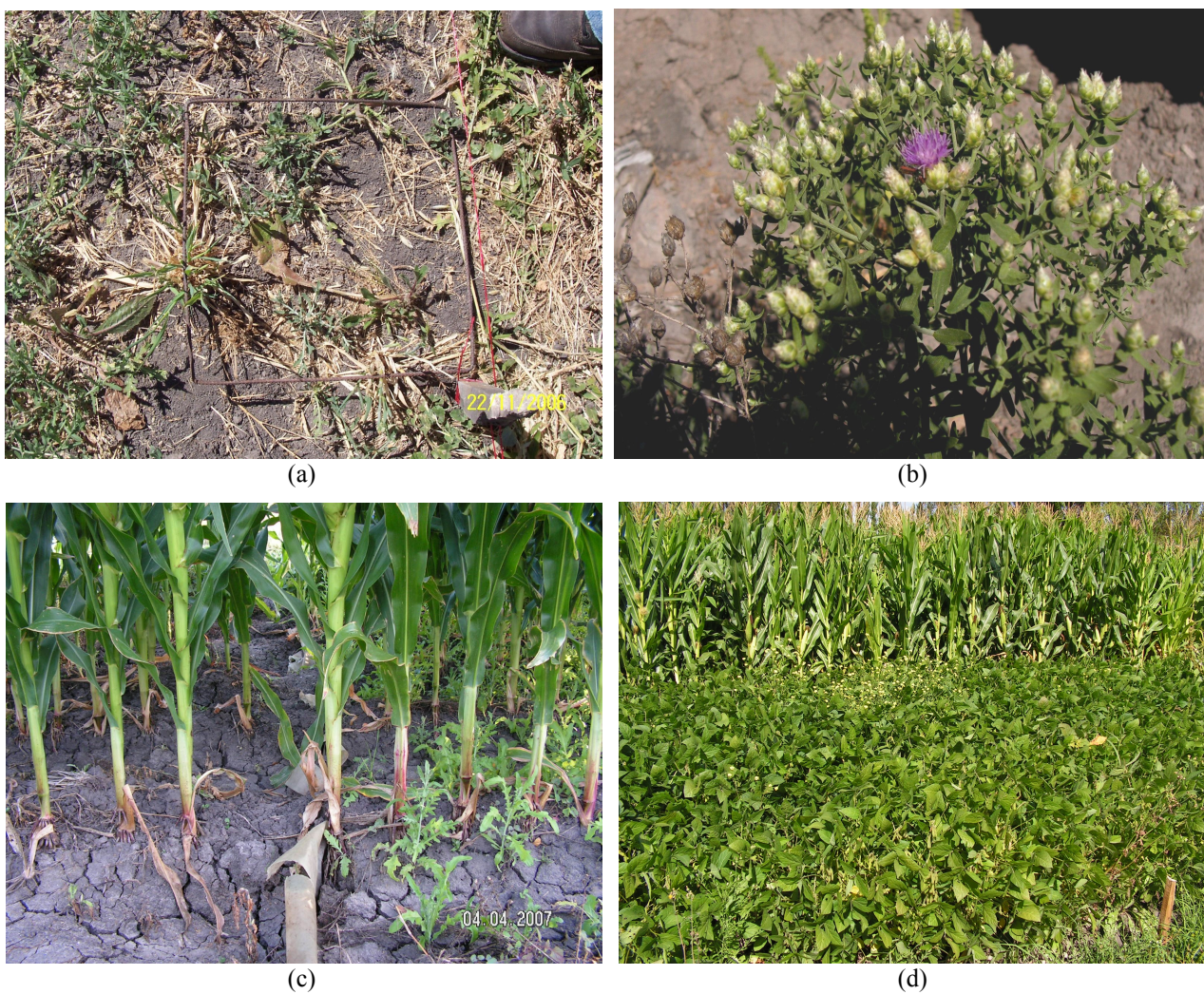


Fig 6.1. Experimento de manejo supresor en el sitio ESFA: (a) condiciones iniciales; (b) estado fenológico de prefloración en el cual se realizaron las aplicaciones de glifosato; (c) parcelas de maíz bajo manejo supresor para los tratamientos 4L (izq.) y LM (der.) con posterioridad a la aplicación del herbicida; (d) vista general de las parcelas principales con maíz y soja.



(a)



(b)



(c)



(d)

Fig 6.2. Experimento de manejo supresor en el sitio LUNA: (a) condiciones iniciales mostrando un cultivo de zanahoria y la población de yuyo moro del sitio; (b) siembra directa de maíz en año 2; (c) momento previo a la aplicación de glifosato en año 2 donde se observa claramente un sector no tratado en la temporada anterior (izq.) y uno que había recibido glifosato en dosis de 4 L PC ha⁻¹; (d) sector de cultivo de maíz tratado con glifosato en dosis de 4 L PC ha⁻¹.

Tabla 6.1. Respuesta de tres variables de crecimiento de *Acroptilon repens* L. en experimento de manejo supresor mediante el cultivo de maíz y soja tolerantes al glifosato. Sitio: ESFA; año 1 (2006/07). 4L = glifosato 4L PC ha⁻¹; 8L = glifosato 8L PC ha⁻¹; LM = limpio manual; TS = testigo sucio (PC = producto comercial, glifosato 48 %). Letras distintas indican diferencia estadística (p ≥ 0,05).

		Cultivo			Control		
Biomasa subterránea (g MS muestra ⁻¹)	Sin cultivo	4,45	a	TS	7,62	a	
	Soja	3,12	a	LM	4,27	a	
	Maíz	2,82	a	4L	1,59	b	
				8L	0,36	c	
Densidad de ramets (ramets m ⁻²)	Sin cultivo	37,95	a	TS	64,82	a	
	Soja	40,73	a	LM	-----		
	Maíz	43,50	a	4L	29,60	b	
				8L	27,76	b	
Número de inflorescencias por ramet	Sin cultivo	12,93	a	TS	17,07	a	
	Soja	8,39	ab	LM	-----		
	Maíz	5,33	b	4L	5,81	b	
				8L	3,78	b	

Tabla 6.2. Comparación de la respuesta en la producción de biomasa subterránea de *Acroptilon repens* L. sin manejo (TA = testigo absoluto) en comparaciones de a pares mediante test t-Student con cuatro opciones de manejo. Sitio: ESFA, año 1 (2006/07). 4L = glifosato 4L PC ha⁻¹; 8L = glifosato 8L PC ha⁻¹; LM = limpio manual; TS = testigo sucio (PC = producto comercial, glifosato 48 %). Letras distintas indican diferencia estadística (p ≥ 0,05).

Grupo 1	Grupo 2	n (1)	n (2)	Media (1)	Media (2)	T	gl	p
TA	TS	4	4	8,57	7,62	0,48	6	0,6463
TA	LM	4	4	8,57	4,27	-2,89	6	0,0275
TA	4L	4	4	8,57	1,59	-5,35	3	0,0128
TA	8L	4	4	8,57	0,36	-6,41	3	0,0077

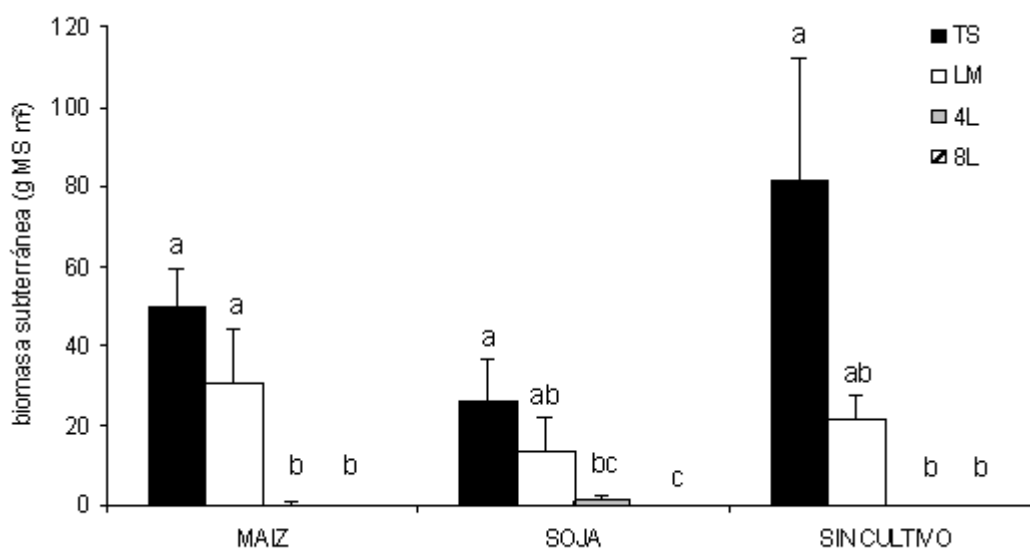


Fig 6.3. Respuesta de la biomasa subterránea de *Acroptilon repens* L. en experimento de manejo supresor. Sitio ESFA, año 2 (2007/08). Comparación entre tratamientos de control en forma independiente para cada situación de cultivo mediante ANOVA no paramétrico (Kruskal Wallis). 4L = glifosato 4L PC ha⁻¹; 8L = glifosato 8L PC ha⁻¹; LM = limpio manual; TS = testigo sucio (PC = producto comercial, glifosato 48 %). Letras distintas indican diferencia estadística ($p \geq 0,05$).

Tabla 6.3. Porcentaje de transmisión de luz bajo canopia de cultivos de soja y maíz en experimento de cultivo supresor de la maleza invasora *Acroptilon repens* L. con cuatro diferentes tratamientos de control (TS = testigo sucio; LM = limpio manual; 4L = glifosato 4L PC ha⁻¹; 8L = glifosato 8L PC ha⁻¹). PC = producto comercial, glifosato 48 %.

	Cultivo		Control			
	MAIZ	SOJA	TS	LM	4L	8L
Promedio	24,38 a	42,31 b	38,99 a	34,36 a	25,43 a	34,60 a

Letras distintas indican diferencias estadísticas ($p \geq 0,05$).

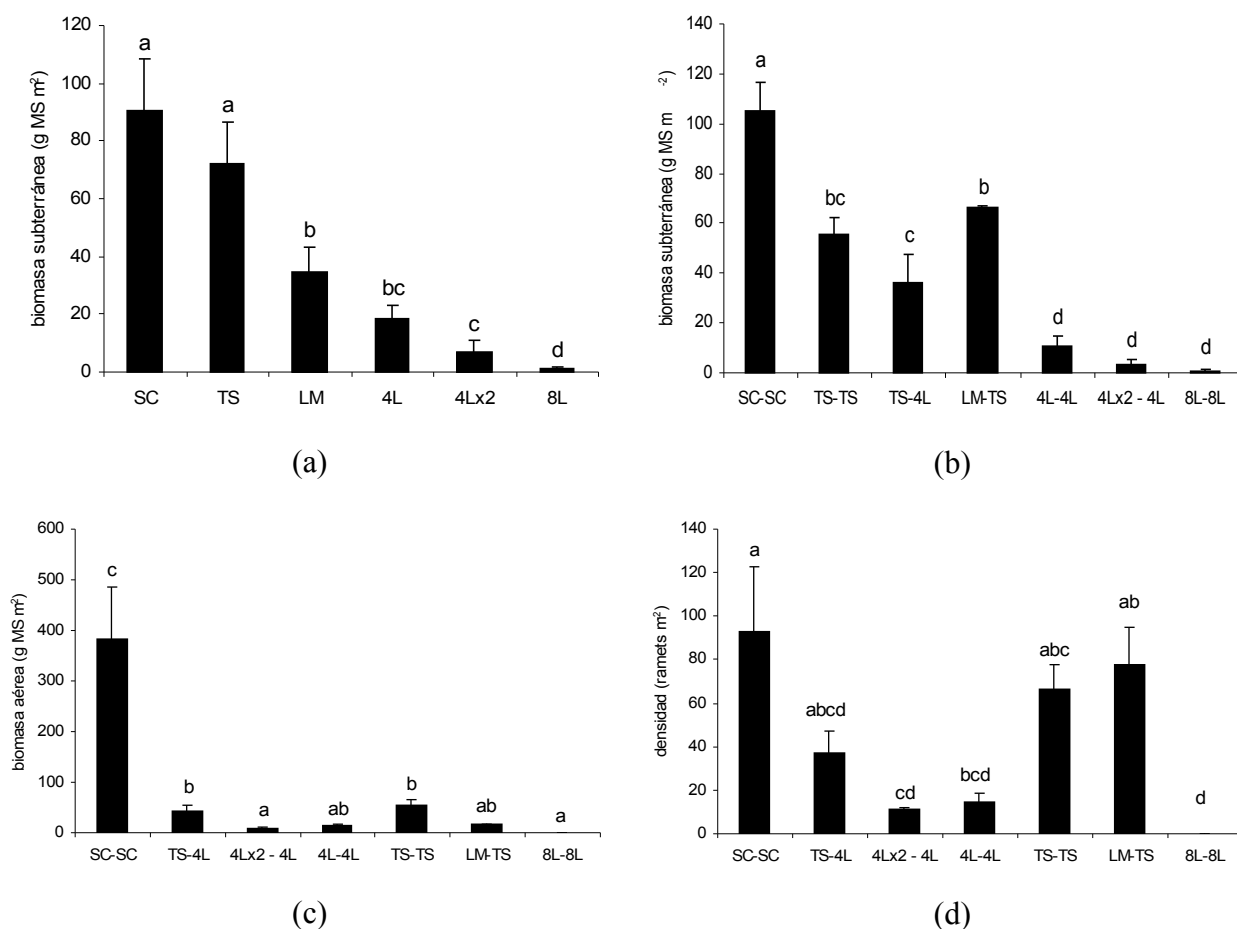


Fig 6.4. Densidad, biomasa aérea y subterránea (0 – 30 cm) de *Acroptilon repens* en parcelas sometidas a diferentes tratamientos durante experimento con cultivo supresor en el campo del productor “Luna” en dos temporadas sucesivas: (a) biomasa subterránea año 1; (b) biomasa subterránea año 2; (c) biomasa aérea año 2; (d) densidad de ramets año 2. (SC: sin cultivo; TS: testigo sucio en cultivo de maíz; LM: limpio manual en cultivo de maíz; 4L: cultivo de maíz con una aplicación de glifosato en dosis de 4 litros ha⁻¹ de producto comercial; 4Lx2: *idem* anterior pero dos aplicaciones en la temporada; 8L: cultivo de maíz con una aplicación de glifosato en dosis de 8 litros ha⁻¹ de producto comercial). Las siglas en las figuras (b, c y d) indican la historia de manejo durante los dos años (Trat AÑO 1 – Trat AÑO 2). Las barras indican media y error estándar. Letras distintas indican diferencia estadística según el test de SNK ($\alpha = 0,05$).

Tabla 6.4. Respuesta del cultivo de maíz en experimento de manejo supresor de *Acroptilon repens* L. Sitio LUNA, año 1 (2007/08). 4L = glifosato 4L PC ha⁻¹; 4Lx2 = dos aplicaciones de glifosato 4L PC ha⁻¹; 8L = glifosato 8L PC ha⁻¹; LM = limpio manual; TS = testigo sucio (PC = producto comercial, glifosato 48 %). Letras distintas indican diferencia estadística ($p \geq 0,05$).

	Nº plantas a cosecha (ml ⁻¹)		Altura de plantas (cm)		Biomasa aérea (g MS m ⁻²)		Biomasa relativa de mazorcas (g pl ⁻¹)		Rendimiento grano de maíz (kg ha ⁻¹)	
TS	12,60	ab	174,46	a	3720,60	a	195,42	a	9246,14	a
LM	14,60	ab	197,20	b	5031,60	ab	219,18	ab	11204,33	ab
4L	11,30	ab	194,14	b	5159,20	ab	259,84	ab	12776,18	b
4Lx2	20,40	b	194,60	b	4429,00	ab	219,40	ab	12842,64	b
8L	6,10	a	189,74	ab	5304,00	b	303,68	b	11954,93	ab
	(Tukey _{0,05})		(LSD _{0,05})		(Tukey _{0,05})					

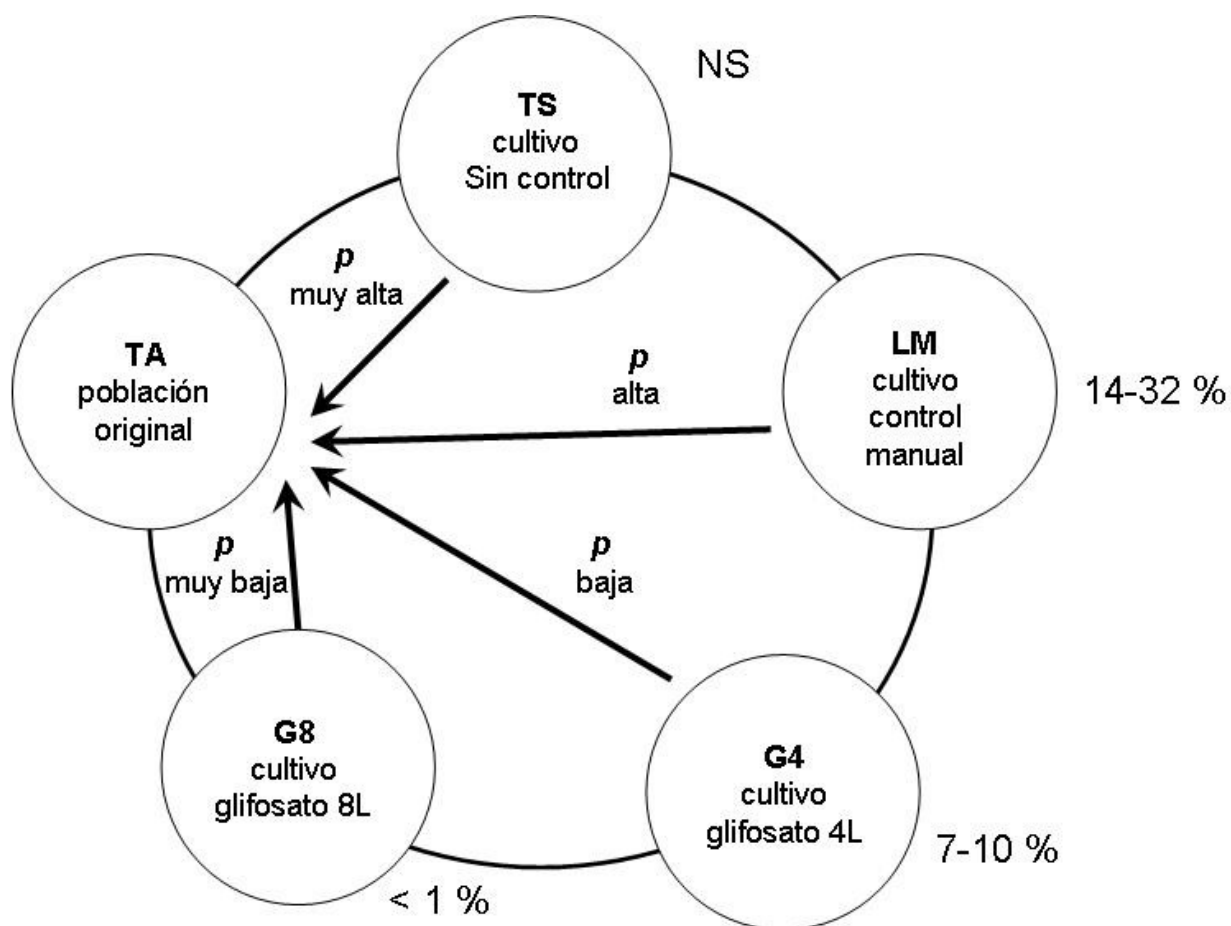


Fig 6.5. Grado de control de *A. repens* y probabilidad de reversión rápida a la condición original para varias alternativas de manejo de sitios invadidos en lotes bajo riego.

CAPÍTULO 7

Discusión final

Durante el siglo pasado, diferentes especies exóticas han sido introducidas en todo el mundo a un ritmo acelerado y muchas de estas se han vuelto invasoras. Se estima que en las áreas continentales poco más del 20 % de las especies vegetales es exótico, mientras que un 10 % de las 260000 especies vasculares tendría potencial invasivo (Sharma *et al* 2005).

Algunas especies exóticas se tornan invasoras cuando expresan una gran capacidad de dispersión en la nueva región (Raghubanshi *et al* 2005; Sharma *et al* 2005). Schnase *et al* (2002) y Booth *et al* (2004) entre otros consideran que una especie exótica es invasora cuando produce, o se prevé que produzca, un daño económico, ecológico o bien que sea perjudicial para la salud humana.

Las especies invasoras tienen la capacidad de afectar sistemas agrícolas y forestales, ocasionando pérdida en el rendimiento de los cultivos en un caso e interfiriendo con el potencial de regeneración de bosques en el otro (Raghubanshi *et al* 2005).

En sistemas agrícolas intensivos, donde el suelo está permanentemente sometido a múltiples eventos de disturbio, en vez de atributos de la comunidad receptora (invasibilidad), en esta tesis se tomó el concepto más genérico de disponibilidad de hábitat y/o adecuación del hábitat. Estos conceptos estarían reflejando en que medida el conjunto de las condiciones del hábitat se adecúan a los requerimientos de la nueva especie en orden a su particular rango de tolerancia ambiental.

Las malezas agrícolas son plantas favorecidas por hábitats sometidos a disturbio reiterado. Es en este sentido que es sumamente conveniente tratar a la ecología de malezas agrícolas a la luz del concepto de las invasiones bióticas donde los cambios relacionados con la elección del cultivo, sistema de manejo y el ambiente producen cambios en la composición específica de las comunidades (Booth *et al* 2004).

Las malezas agrícolas más comunes necesitan una alta disponibilidad de recursos y el estímulo del laboreo de suelo, sin embargo cuando ese estímulo cesa resultan reemplazadas por otras especies mejor adaptadas a las nuevas condiciones. *A. repens* sin embargo, por su naturaleza de perenne y su capacidad de adaptarse a una gran diversidad de ambientes, mantiene sus

poblaciones aún en condiciones adversas para la mayoría de las especies. Se comporta por ende como especie invasora justificando por ello el estudio ecológico desde este punto de vista.

Existe evidencia que indica que la proliferación de *A. repens* en el Valle Inferior es un caso de invasión biótica y como todos los casos de este tipo debe ocurrir en varias etapas y poseer los siguientes elementos en común: i) origen remoto, ii) un vehículo de dispersión el cual es generalmente de naturaleza antrópica, iii) la existencia de un punto correspondiente a la primera introducción, iv) un período de adaptación – naturalización y v) la fase de explosión demográfica en la cual se hace evidente el aumento del área afectada y los perjuicios que ocasiona la presencia de la nueva especie en el lugar (Mack *et al* 2000).

En el caso de las malezas corrientes que afectan los campos de cultivo (ej. correhuela, sorgo de alepo) no es posible identificar un punto concreto de la primera introducción. Son especies de naturaleza cosmopolita que existen en forma más o menos endémica en todos los sistemas agrícolas del mundo. En el caso particular de *A. repens* existe un registro publicado que da cuenta de la individualización del primer foco de la maleza en la zona de San Javier, 30 km al NO de Viedma, mucho antes de que se creara el IDEVI (Ibarra & La Porte 1944), con suposiciones acerca de que el vehículo de introducción fue de naturaleza antrópica (semilla de alfalfa contaminada con semilla de *A. repens*). La dispersión ulterior, a instancias de los trabajos propios del proyecto IDEVI no fue más que un efecto multiplicador de su incidencia. Un caso concreto que marca la capacidad de invasión, especialmente en las áreas bajo riego, es la referencia obtenida de un contratista local de servicios de nivelación láser, el cual, al ser consultado acerca de las razones que podrían haber conducido a que una chacra de 300 ha se vea tan severamente afectada por esta maleza, indicaba que cuando él fue contratado para nivelar el campo, la maleza estaba confinada a un sector del campo. Como consecuencia de que todo el campo fue sometido a grandes movimientos de suelo, las estructuras de propagación vegetativa de la maleza resultaron dispersadas por toda la extensión de la chacra. Hoy en día es una de las explotaciones que presenta uno de los más severos casos de afectación (Bezic *et al* 2005).

Las áreas urbanas se ven afectadas igualmente por la maleza puesto que en la zona se estila comprar suelo agrícola para relleno de lotes bajos o para la preparación de parques y jardines. Muchas veces ese suelo es obtenido de sitios afectados por la especie invasora.

El establecimiento y dispersión de las especies exóticas depende de la disponibilidad inicial de propágulos necesaria para iniciar el proceso de invasión. Para que esta colonización inicial sea

efectiva se requiere la conjunción de dos elementos: i) que los atributos de la comunidad receptora (régimen de disturbio, características bióticas y abióticas del entorno) permitan la proliferación de la nueva especie y ii) que se vean cubiertos los requerimientos ecológicos y fisiológicos de la nueva especie dentro de un rango de tolerancia que permita su expansión (Figuroa *et al* 2004).

Para un manejo efectivo de las especies invasoras se requiere de la integración de conocimientos acerca de su ecología, morfología, fenología, biología reproductiva y fisiología, abordando tópicos relativos a la biología de las especies invasoras, las causas de su potencial invasivo, la susceptibilidad de los ecosistemas a la invasión (incluso agrosistemas) y la posibilidad de aumentar la resistencia biótica, es decir la capacidad de los ecosistemas de resistir la invasión e incluso recuperarse de la misma y posibles medidas de control de la invasión (Stohlgren 2002, Raghubanshi *et al* 2005).

Según Raghubanshi *et al* (2005), los atributos que otorgarían a las plantas terrestres capacidad invasora son: i) alta tolerancia a los extremos ambientales (ej. sombra), ii) gran adaptabilidad a un amplio rango de condiciones ambientales (ej. plasticidad), iii) alta eficiencia de uso de luz, agua y nutrientes, iv) corto o nulo período de dormancia, v) alta productividad y vi) alto potencial reproductivo.

Con relación al segundo nivel de variables, los atributos del hábitat que favorecen las invasiones, se considera que los sistemas agrícolas son susceptibles a la invasión debido a que son pobres en especies (baja diversidad), disturbados, ricos en nutrientes y con gran penetración de luz bajo la canopia de los cultivos. Presentan por lo tanto muchas oportunidades para el establecimiento de nuevas especies. Sin embargo se observan relativamente pocas malezas agrícolas. Lo cierto es que el manejo agrícola provee oportunidades para cierto tipo de especies (Booth *et al* 2004) que encuentran en la integración de las condiciones del hábitat y los atributos de la especie invasora las condiciones ideales de proliferación.

La especie estudiada presenta una gran amplitud ecológica, afectando sitios con diferentes características y manejos. Se han observado poblaciones de *A. repens* tanto en chacras bajo riego, abundantemente provistas de recursos pues son necesarios para la producción intensiva, como en campos de secano. Se ha observado que la especie prolifera además en áreas no cultivables como por ejemplo banquinas de la ruta nacional N° 3, caminos rurales, banquinas de canales y drenes, e incluso entre los alambrados de las chacras. Estos espacios no agrícolas en sí, constituyen focos de dispersión que asignan una componente de riesgo para la invasión de espacios linderos no afectados

y a los cuales por lo general no se presta la debida atención.

Esta tesis se basó en el conocimiento de las características biológicas de *A. repens* para explicar su éxito en las condiciones del Valle Inferior de Río Negro⁴⁰.

La mayoría de los autores sobre invasiones vegetales aceptan que ciertos atributos de las especies invasoras serían responsables de la prevalencia de la maleza invasora en las comunidades afectadas. Según lo citan Mashhadi & Radosevich (2004) y Rejmánek *et al* (2005) la lista incluye: i) propagación vegetativa, ii) alta capacidad competitiva en la captura de recursos, iii) alta presión de propágulos, iv) alta tasa de crecimiento relativo y área foliar específica en plántulas, v) dispersión de semillas por vertebrados, vi) alta plasticidad fenotípica y vii) alelopatía. Se estima que *A. repens* posee varios de estos atributos, habiéndose observado en este trabajo al menos tres de estos (capítulo 5).

Con referencia a la hipótesis H₁ que indica “*La biomasa subterránea juega un rol central en la capacidad de supervivencia, invasividad y competencia de *Acroptilon repens*, siendo por tanto el mejor indicador de estatus poblacional y monitor para grado de control*”, en esta tesis se encontraron evidencias suficientes para aceptarla.

En la biomasa subterránea radica la importancia de la supervivencia y capacidad invasora de *A. repens*.

En manchones establecidos se observó que dos tercios de la biomasa de las poblaciones está localizada en componentes subterráneos (capítulo 2). De esta biomasa subterránea se produce a inicios de la estación anual de crecimiento y en respuesta a la acumulación de temperatura, un flujo concentrado de emergencia que define, desde inicios del ciclo, la densidad poblacional del sitio.

Analizando este flujo de reclutamiento en orden a la condición de coexistencia con otras especies en un espacio concreto, alguna de las cuales pudiera ser una especie cultivada, esta estrategia de inundación junto con la prolongada extensión del ciclo de la especie (agosto – mayo), serían más explicativa de los efectos de la interferencia que la TCR, que por cierto no es comparable con la que poseen mucha de las malezas anuales de verano.

Con posterioridad a esta brotación inicial no existe un patrón de reclutamiento único para *A. repens* en la escala temporal estudiada, sino más bien un flujo progresivo que resultó diferente entre

40 A su vez considera, indirectamente, las condiciones del hábitat que permiten la proliferación de la maleza.

sitios en su frecuencias espacial y temporal y que fue acompañado de una mortalidad similar. Se dispone de evidencia para suponer que se trata más bien de un fenómeno asociado a las condiciones de micro-sitio (capítulo 3).

Muchas de las prácticas agrícolas, como el laboreo del suelo, constituyen eventos de disturbio para las poblaciones de *Acrotilon repens* y aunque poseen un efecto importante en cuanto a la reducción de la biomasa subterránea se refiere, el grado de control no resultaría suficiente en términos prácticos puesto que la biomasa subterránea remanente sería suficiente para que la densidad poblacional no cambie significativamente ya que ocurre un efecto compensatorio que le permite a la maleza disponer de una biomasa aérea más o menos similar y constante a pesar de diferencias en la biomasa subterránea. Solo con reducciones del orden de 81 – 96 % de la biomasa subterránea se ha comprobado un descenso al 50 % en la densidad, aunque, teniendo en cuenta la capacidad competitiva de la maleza y su capacidad de recuperación de biomasa subterránea tampoco sería suficiente en términos agronómicos.

Con base en las observaciones realizadas en un experimento de invernadero se estima que en manchones nuevos (ej. sitios recientemente invadidos), ocurriría una alta correlación entre biomasa subterránea y densidad ($r = 0,87$), ya que la brotación de ramets es producto de la extensión del sistema de raíces gemíferas, es decir que la densidad ocurre en proporción directa de la expansión del aparato subterráneo.

La persistencia de un banco de yemas importante permite entender la importancia de controlar el progreso de la invasión de *A. repens* en los lotes de agricultura intensiva del Valle Inferior de Río Negro, teniendo en cuenta el alto costo de la tierra y la magnitud de la pérdida de aptitud agrícola de los suelos invadidos.

Con referencia a la hipótesis H₂ que indica “*La plasticidad fenotípica es el principal atributo de invasividad de las poblaciones de Acrotilon repens del VIRN, que les permite alcanzar un amplio rango de tolerancia ambiental con lo cual alcanza a ser la especie dominante en la flora de diversos hábitats y competir exitosamente con cultivos de la región*”, la evidencia obtenida permite aceptarla.

En este trabajo se ha observado un grado importante de tolerancia a la sombra en plantas clonales de *A. repens*.

La respuesta plástica de la especie fue suficiente para compensar la menor disponibilidad de

luz, lo cual fue posible en principio mediante un aumento de la altura de ramets. Mientras la altura de tallos es una variable que posee plasticidad fenotípica, la misma no se logra merced a la inversión de biomasa adicional, que es por su parte una variable sin plasticidad que puede o no ser afectada por la sombra de acuerdo a las condiciones del hábitat (capítulo 5).

Adicionalmente al incremento en la altura de ramets se vio una tendencia en las plantas sombreadas a mantener una mayor proporción de hojas verdes hacia fin del período experimental (capítulo 5). Esta extensión de ciclo ocurrió también en el sitio con eucaliptos (SOM) donde la sombra podría ser responsable de la extensión del ciclo de las plantas clonales pertenecientes a la primer cohorte (capítulo 3). Asimismo la sombra condujo a una disminución de la cantidad de inflorescencias.

La población bajo eucaliptos estaba expuesta a cierto nivel de sombra pero parece que no sería suficiente para suprimir crecimiento del aparato subterráneo ya que no se observaron diferencias con el secano. Esto soporta hipótesis de que la especie tiene una gran capacidad para adaptarse y proliferar en ambientes contrastantes (capítulo 3) y pareciera ser que el área foliar específica es central en la manifestación de la respuesta plástica de *A. repens* (capítulo 5).

El comportamiento tipo SOM o respuesta de plantas sombreadas, con baja biomasa subterránea, baja densidad, plantas con síntomas de adaptación a la sombra, sería propio de los espacios invadidos por *A. repens* que son destinados a cortinas forestales, plantaciones frutales y pasturas. Se trata de espacios en los cuales domina la competencia inter-específica en los cuales probablemente el recurso más escaso sea la luz (capítulo 3).

La modificación del ambiente lumínico tendría una importancia relativamente baja como estrategia de manejo de las poblaciones establecidas, aunque aparece como relevante en cuanto a su efecto sobre la producción de inflorescencias y por ende, se asume, de semillas y su impacto en las posibilidades de dispersión (capítulo 5).

Aunque el disturbio no es condición necesaria de la invasión, se lo cita a menudo como precursor de las invasiones pues provee una ventana de oportunidades para las mismas al eliminar las limitantes bióticas y abióticas que operaban en el sistema anterior (Sharma *et al* 2005).

Los principales agentes de disturbio en sistemas agrícolas son las prácticas de manejo (labranza, fertilización y herbicidas). Las especies que prevalecen luego del disturbio son aquellas que se ven favorecidas por las nuevas condiciones ej. que pueden aprovechar más eficientemente

los nutrientes adicionados, o que escapan o toleran los herbicidas utilizados.

La mayor densidad del sitio Ferrero podría ser consecuencia del laboreo, un factor que ya se puso en evidencia al analizar el crecimiento de la fracción superficial de la biomasa subterránea. El fraccionamiento habría estimulado en Ferrero la brotación de un número mayor de plantas clonales (capítulo 2).

Solo el hecho de producir disturbio (ej. laboreo del suelo y limpieza manual) produce impacto en la biomasa subterránea de *A. repens*. Pero en términos de control, aunque significativo estadísticamente, no lo es técnicamente puesto que como máximo se alcanza un 50 % de control y deja un banco de yemas suficiente para generar un rebrote significativo. La respuesta del control fue proporcional a la intensidad del disturbio.

Nótese que a pesar que existen diferencias en la densidad de ramets entre sitios, no se ha observado diferencias en la biomasa aérea para la comparación de ambos lugares. Si a mayor densidad no se corresponde una mayor biomasa aérea se infiere la ocurrencia de competencia intraespecífica, o sea entre ramets de la especie. La biomasa aérea máxima que se alcanzó en ambos lugares está reflejando en todo caso el límite de la capacidad de carga del sistema o de crecimiento de la especie en esta región (capítulo 2).

Claramente ambos sitios (lote y secano) se diferencian en la historia de manejo del disturbio edáfico, donde el lote presenta una historia de rastreadas que representan eventos recurrentes de fraccionamiento de la biomasa subterránea de la maleza. El comportamiento tipo “lote” o respuesta al fraccionamiento y ruptura de la integración clonal explicaría la altísima densidad de ramets en los lotes de agricultura intensiva (capítulo 3).

El comportamiento tipo SEC en ausencia de disturbio o respuesta en espacios naturales sería propio de sitios con ausencia de disturbio edáfico, baja densidad, sin competencia inter-específica y muy baja competencia intra-específica.

Finalmente, la hipótesis H₃ postula: “*La tasa de invasión no depende tanto del tipo de uso del suelo sino específicamente del manejo y la existencia de agentes biostáticos que limitan tanto la colonización como la dispersión, de modo que un sistema agrícola intensivo puede ser considerado conservador cuando emplea herbicidas efectivos contra A. repens que limitan su incidencia (expansión) y severidad (nivel poblacional como crecimiento anual de la biomasa subterránea)*”.

La evidencia obtenida conduce a la aceptación de esta hipótesis.

Debido a la capacidad competitiva y alelopática comprobada (Gajardo *et al* 2004), la especie tiende en poco tiempo a desplazar a las especies nativas y otras malezas para formar manchones monoespecíficos, alterando de esta manera y de una forma determinante la composición florística del espacio afectado, ocasionando una notable caída en los valores de diversidad vegetal (capítulo 6).

La complejidad del proceso de interferencia aumenta en situaciones donde dominan las malezas perennes por acumulación de biomasa aérea y subterránea lo suficientemente grande como para competir fuertemente con el cultivo (capítulo 5).

Se ha demostrado que las acciones de manejo propias de los sistemas agrícolas intensivos son promotoras de la invasión de *A. repens* y aunque el solo hecho de producir un disturbio (ej. laboreo del suelo y limpieza manual) tiene impacto en la biomasa subterránea de una manera proporcional directa a la intensidad del disturbio, no es suficiente en términos de control (aunque significativo estadísticamente) puesto que el banco de yemas residual es suficiente para generar un rebrote significativo (capítulo 6).

Se ha demostrado asimismo que el establecimiento de cultivos supresores es una técnica de manejo efectiva para el control de *A. repens* en parcelas bajo riego del Valle Inferior de Río Negro.

El *glifosato* ha demostrado poseer la efectividad suficiente para ser empleado en el manejo supresor de *A. repens* en lotes bajo riego, donde la dosis recomendada sería una función de las expectativas de control. Esta alta efectividad, a diferencia de los que ocurre en condiciones de secano, ocurriría porque la población de *A. repens* objeto de control crece en unas condiciones ambientales donde la disponibilidad de recursos, especialmente agua, permite la actividad fisiológica necesaria para una alta efectividad de los herbicidas.

En el segundo año de trabajo con la técnica de cultivos supresores emerge el atributo “historia de manejo” por lo que se habla en vez de dosis de herbicida, de intensidad de uso del mismo. La respuesta de *A. repens* al control con cultivos supresores es proporcional a la intensidad de uso de glifosato con dosis de 4 - 8 litros PC ha⁻¹.

En lo referente a la escala de trabajo, se comprobó que la técnica de manejo mediante cultivos supresores ha sido igualmente efectiva aún frente a cambio de escala y manejo (parcela

experimental a lote comercial).

Con relación al descenso del nivel de infestación, mediante el empleo de cultivos supresores se alcanzó en un lapso de dos años a reducir el nivel de enmalezamiento con *A. repens* a una condición que posibilitaría la realización de otras alternativas agrícolas, por ejemplo, horticultura.

Acerca del efecto ecológico de la técnica se conoce que la supresión ocurriría principalmente por efecto del herbicida, teniendo la especie cultivada un rol menos relevante, al menos en las condiciones en que se realizó el presente trabajo.

En orden a la rentabilidad agropecuaria, el manejo supresor de *A. repens* mediante un acto productivo es un ejemplo concreto de diseño de escenarios en el espacio agrícola con una finalidad doble, al ser a la vez restauradora y productiva.

Se desconoce sin embargo la respuesta del control con cultivos supresores en suelos de diferente calidad y si se trata de una alternativa válida para todas las situaciones con *A. repens*, habida cuenta de que la maleza prospera aún en sitios degradados en los cuales se asume que un cultivo supresor no prosperaría adecuadamente, viendo por ello limitadas sus posibilidades de control y su rendimiento comercial.

El cultivo de especies transgénicas con tolerancia al glifosato, como soja y maíz, en lotes invadidos por *A. repens*, constituye un escenario que integraría los requisitos mencionados: i) cultivo de canopia cerrada, ii) herbicida sistémico con efectividad en el control de malezas perennes y iii) disponibilidad de agua de riego.

Se habla de sistema agrícola y no de lote de cultivo porque es desde esa perspectiva, sistémica e integral, que hay que entender y abordar el problema de las invasiones vegetales. Las plantas invasoras trascienden la frontera predial, a veces literalmente la atraviesan y podemos encontrar poblaciones invasoras establecidas tanto en hábitats agrícolas como naturales.

Existen limitantes de orden económico de los productores locales y la realidad general de la economía del Valle Inferior. Solo en estos últimos años de reactivación productiva la agricultura esta alcanzando niveles de rentabilidad aceptables. Durante todos estos años la producción de la zona, especialmente del IDEVI se volcó a la ganadería por una cuestión de seguridad y los lotes de las chacras fueron implantados con pasturas, especialmente a base de alfalfa, pues la actividad ganadera fue la opción de rentabilidad y seguridad mayor.

Es precisamente en esos alfalfares donde *A. repens* ha proliferado puesto que la competencia con el cultivo no se hace tan evidente. Sin embargo está claro que aún en esas condiciones la producción de biomasa subterránea, entiéndase banco de yemas, es igual que en poblaciones que crecen en ausencia de cultivos (Bezic *et al* 2005).

La comercialización de fardos contaminados con inflorescencias maduras de *A. repens*, así como la dispersión de semillas contenidas en las heces vacunas que ocasiona el movimiento de animales, ayudan a incrementar la frontera de la invasión mediante el establecimiento de poblaciones satélite en otras chacras y campos de secano.

Los agricultores locales asumen que existen cultivos capaces de competir eficientemente con esta maleza, tales como el maíz que debido a su alto porte y veloz crecimiento desarrolla una densa canopia que constituye una ventaja competitiva importante. Sin embargo la alfalfa se ha convertido en la opción por excelencia de manejo de los lotes afectados. Del grado de enmalezamiento depende la posibilidad de obtener un rédito económico en dichos alfalfares y la calidad de los fardos obtenidos. Generalmente los primeros cortes de la temporada resultan muy sucios (con muchas plantas de malezas) por lo cual tienen un valor muy inferior al deseable.

Por su parte los cultivos hortícolas se ven afectados por la presencia de densos stands de *A. repens*. En el caso particular de la cebolla se ha observado una disminución del 61% en el rendimiento comercial de la variedad Valcatorce iniciada por trasplante en sitios con más de 32 vástagos de *A. repens* por metro cuadrado (Bezic *et al* 2005). Gajardo *et al* (2004) dan cuenta de la ocurrencia de inhibición alelopática del crecimiento en maíz dulce.

En tercer lugar aparecen limitantes de orden ecológico debido a que la prescripción usual para el control de *A. repens* se basa en el empleo de herbicidas contaminantes. Uno de los productos que mas efectividad ha demostrado es el arbusticida *picloran* en dosis de 1-1,5 litros ha⁻¹, una dosis excesiva desde el punto de vista ecológico al tratarse de un producto que presenta un alta persistencia en el ambiente (Cox 1998).

Asociado a esto aparecen las limitantes de cuarto orden, el tecnológico, debido a la ausencia de recomendaciones adaptadas a las características del medio ambiente local.

La gran mayoría de los problemas de malezas en diversos hábitats, especialmente en los sitios dedicados a la producción agropecuaria, se asumen como inherentes al predio afectado. Este enfoque del tipo analítico y reactivo tiene como único objetivo alcanzar una solución puntual, es

decir para el sitio afectado en un momento determinado de la historia del espacio afectado.

El manejo de las especies invasoras requieren de un enfoque de tipo sintético y sistémico.

Este abordaje tiene como características fundamentales el hecho de tener como base al menos 4 criterios generales: i) integral ecológico, ii) proactivo, iii) restaurador y iv) generalizador.

Un abordaje integral basado en la naturaleza ecológica del proceso invasivo, que contemple especialmente las características del sitio afectado y las condiciones de crecimiento de la maleza.

Una mirada proactiva en vez de reactiva conducirá a mitigar el impacto de la invasión reduciendo las posibilidades de establecimiento de *A. repens* mediante un manejo apropiado del hábitat. Sin embargo este es un punto no explorado para las condiciones del Valle Inferior.

A pesar de que *A. repens* es una plaga de la agricultura argentina, existe un vacío normativo frente a la realidad concreta.

Es necesario promover la idea que el problema de *A. repens* en particular pero de todas las especies invasoras, y por ende transformadoras de ecosistemas, es de la sociedad toda en su conjunto. De modo tal que todos los estamentos, aún los que parezcan *a priori* como menos implicados o afectados, deben ser concientizados a fin de que las acciones individuales y pequeñas, aunque con mayor fuerza aun el conocimiento de los efectos que sufriremos como habitantes de una región que esta siendo afectada, nos hace ser participes de un problema y dueños de la solución.

La difusión de impacto y medidas restauradoras por medios de comunicación es una de las acciones que debemos tomar principalmente los que estamos involucrados directamente en el estudio del fenómeno.

Es innegable la acción antrópica para llegar a una situación de la gravedad observada. Este concepto de gravedad no hace solo referencia a la acción perjudicial de los manchones que hoy están presentes en las chacras; sino más bien al hecho de que una maleza de extrema complejidad biológica, muy difícil de manejar y mucho más aún de erradicar, ha colonizado el área agrícola y se encuentra representada en focos de mayor o menor extensión en un alto porcentaje de las chacras del IDEVI. Solo es cuestión de tiempo para que el grado de afectación aumente a niveles intolerables.

La opinión de ecologistas, agricultores y políticos usualmente compite en lo relativo al

manejo de especies invasoras, razón por la cual las propuestas metodológicas pueden variar sustancialmente. Los dos extremos que se plantean son, por un lado la erradicación completa de la especie y por el otro la inacción. La decisión final debería ubicarse entre ambos extremos basándose en el análisis de situaciones concretas. Dicho análisis debe considerar, en primer lugar, las características biológicas y ecológicas de la especie invasora, de qué dependen tanto su éxito reproductivo como la diseminación y las posibilidades de dispersión. Adicionalmente, es importante evaluar los daños, tanto directos como indirectos y concluir en el desarrollo de las mejores alternativas de manejo (Soukup *et al* 2004).

Adquiere la mayor relevancia el manejo integrado como instrumento para el tratamiento de las invasiones vegetales, donde la prevención es la herramienta por excelencia mediante algunas acciones concretas que incluyen:

1. Limitar la introducción de semillas / propágulos de malezas, especialmente cuando se adquiere semilla o fardos de alfalfa. Revisar la calidad del material. Conocer la precedencia.
2. Detección temprana y erradicación de pequeños parches de maleza.
3. Minimizar el disturbio de la flora deseable en sitios no agrícolas (banquinas, etc.).
4. Monitorear áreas de riesgo (corredores de transporte y espacios de suelo desnudo).
5. Implantar especies deseables en suelos sometidos a disturbio.
6. Evaluar la efectividad de las medidas de prevención y realizar ajustes para el año siguiente.

Cualquier esfuerzo para desarrollar una respuesta a este problema potencialmente serio, debe reunir una compleja serie de intereses que incluyen tanto a los propietarios privados, a la industria y a las instituciones. La educación y la concientización son componentes importantes de un plan general de acción.

El desarrollo de los territorios está relacionado, en primer lugar, con los recursos naturales y humanos que poseen, aunque también con otros factores, inmateriales e intangibles, como son la posición en el mercado, la formación de la población, la agilidad empresarial, la ingeniería financiera y el control de la tecnología.

El concepto de desarrollo territorial se basa en tres ideas principales: i) el equilibrio territorial, ii) el desarrollo endógeno y iii) el desarrollo sostenible.

El territorio debe contar con las dotaciones necesarias que posibiliten la igualdad de oportunidades respecto al acceso a bienes y servicios básicos y que eliminen los obstáculos indeseados para el desarrollo económico. Entre estos es necesario reconocer los obstáculos relativos a la presencia de malezas invasoras que reducen la productividad del suelo como recurso de la producción y limitan las opciones agrícolas al obligar a los agricultores a optar por las alternativas que menos perjudicadas resulten, al menos en lo inmediato, por las citadas malezas. Teniendo en cuenta que no todos los tipos de producción presentan la misma capacidad efectiva para promover el desarrollo local, consideramos que la proliferación de malezas invasoras perennes coarta la libertad de los agricultores para elegir la opción más conveniente y de esta manera impone unas fuertes cadenas a las posibilidades de desarrollo rural.

El desarrollo económico (endógeno) de un territorio debe basarse en la utilización racional de sus recursos. Hay una responsabilidad de los actores sociales por promover el uso adecuado y sostenible de los recursos de la producción, entre estos el suelo y su calidad, entendiendo a las malezas invasoras como uno de los factores cuya incidencia limita severamente las posibilidades de obtener beneficios en el acto productivo.

Respetando la singularidad natural de cada territorio, el desarrollo sostenible vincula el crecimiento económico con la utilización de los recursos naturales en orden a mantener las oportunidades para las generaciones futuras (Nardi & Pereira 2005; Paz *et al* 2006). Los suelos degradados, invadidos por especies perennes, no se recuperan rápidamente y a falta de una acción preventiva y correctiva, compromete las posibilidades de las generaciones futuras.

CAPÍTULO 8

Bibliografía

Acosta, L.W.; Sabbatini, M.R.; Fernández, O.A. & Burgos, M.A. 1998. Propagule bank of submerged macrophytes in an irrigation channel system, Rio Colorado, Argentina. *Proceedings of the 10th EWRS International Symposium on Aquatic Weeds*, Lisbon, 31-34.

Agha, S.K. & Marshall, C. 2001. Effect of different local nutrient levels on the growth and development of *Potentilla reptans* L. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 4 (10): 1201-1204.

Allaie, R.R.; Reshi, Z. & Wafai, B.A. 2005. Demographic plasticity in relation to growth and resource allocation pattern in *Anthemis cotula* –an alien invasive species in Kashmir Himalaya, India. *Applied Ecology and Environmental Research* 4(1): 63-74.

Alonso, M.A. & Rebay, R.A. 1995. Estadísticas agroclimáticas 1965-1989. *Inf. Téc. N°3*, EEA Valle Inferior del Río Negro Convenio IDEVI-INTA, pp. 41-42.

Alonso, S.I. & Peretti, A. 2006. Malezas plagas de la agricultura argentina. Ed. INTA, 2° Ed., 133 pp.

Alves de Alvarenga, A.; de Castro, E.M.; de Castro Lima Jr., E. & Murad Magalhães, M. 2003. Effects of different light levels on the initial growth and photosynthesis of *Croton urucurana* Baill. in southeastern Brazil. *R. Árvore, Viçosa-MG*, v.27, n.1, p.53-57.

Anten, N.P.R. & Irose, T. 1998. Biomass allocation and light partitioning among dominant and subordinate individuals in *Xanthium canadense* stands. *Annals of Botany* 82 : 665–673.

Archambault, D.J.; Li, X.; Robinson, D.; O'Donovan, J.T. & Klein, K.K. 2001. The effects of elevated CO₂ and temperature on herbicide efficacy and weed/crop competition. *Final report prepared for the Prairie Adaptation Research Collaborative*, Alberta, Canada, 37 pp.

Azofeifa, A. & Moreira, M.A. 2004. Análisis de crecimiento del chile jalapeño (*Capsicum annuum* L. cv. Hot), en Alajuela, Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 28 (1): 57-67.

Bai, J. & Ng, S. 2005. Tests for Skewness, Kurtosis and Normality for Time Series Data. *Journal of Business & Economic Statistics* 23: 49-60.

Barajas-Guzmán, G. y Alvarez-Sánchez, J. 2004. Asignación de recursos e influencia de los cotiledones en el crecimiento de plántulas de *Nectandra ambigens* (Blake) C.K. Allen (*Lauraceae*) en una selva subtropical húmeda. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 74: 5-11.

Benz, L.J; Beck, K.G; Whitson, T.D & Koch, D.W. 1999. Reclaiming russian knapweed infested rangeland. *Journal of Range Management* 52: 4, 351-356.

Bezic, C. 2001. Estrategias de supervivencia de *Potamogeton illinoensis* Morong. Tesis Magister en Ciencias Agrarias, Univ. Nac. del Sur, Arg., 217 pág.

Bezic, C.; Dall Armellina, A.; Gajardo, O. 1996. Studies on Vegetative Production of *Potamogeton illinoensis* Morong in southern Argentina. *Hydrobiologia* 340: 7-10.

Bezic, C.; Dall Armellina, A.; Horne, F.; Gajardo, O.; Avilés, L. & Cañón, S. 2004. Distribución y abundancia de macrófitas sumergidas en el embalse de casa de piedra. *Revista Pilquen, Sección Agronomía*, Año VI, N° 6, 7 pág.

Bezic, C.; Sabbatini, M.R. & Dall Armellina, A. 2008. Estatus y conflictos frente al proceso de invasión de yuyo moro (*Acroptilon repens* L.) en el Valle Inferior de Río Negro. *Revista Pilquen, Sección Agronomía*, Año VIII, N° 8, 2006/2007, 1-11. Latindex

Bezic, C.R.; Gajardo, O.A.; Polo, S.; Avilés, L.; Cañón, S.; Benitez, W.; Vazquez, S.; Iribarne, S.; Schwindt, D. & Dall Armellina, A. 2005. Distribución y abundancia del yuyo moro (*Acroptilon repens* L.) en el Valle Inferior del río Negro. *Actas Congreso PIEA 2005* (versión electronica), Bs.As., Arg.

Bhowmik, P.C. 1997. Weed Biology: Importance to Weed Management. *Weed Science* 45 (3): 349-356.

Bi, H.; Wan, G. & Turvey, N.D. 2000. Estimating the self-thinning boundary line as a density-dependent stochastic biomass frontier. *Ecology* 81 (6): 1477-1483.

Booth, B, SD Murphy, CJ Swanton. 2004. Invasive ecology of weeds in agricultural systems. En Inderjit (Ed.). *Weed Biology and Management*. Kluwer Academic Publishers, The

Netherlands: 29 – 45.

Bossdorf, O. 2004. Ecological genetics of plant invasions: a case study on *Alliaria petiolata*. Dissertation Dr. Sc. Nat., 100 pág. En: www.dissertationen.unizh.ch/2005/bossdorf/diss.pdf (último acceso comprobado 01/02/2010).

Bourne, J.F. 1982. Living with russian knapweed. *Queensland Agricultural Journal* reprint N° QA82015, January-February 1982, 4 pp.

Bramwell, D. 2002. How many plant species are there? *Plant talk Magazine* N° 28.

Brouwer, R. 1983. Functional equilibrium: sense or nonsense? *Netherlands Journal of Agricultural Science*. 31: 335-348.

Burns, J.H. 2006. Relatedness and environment affect traits associated with invasive and noninvasive introduced Commelinaceae. *Ecological Applications* 16 (4): 1367 – 1376.

Callaway, R.M. & Aschehoug, E.T. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science* 290: 521-523.

Ceplitis, A. 2001. The importance of sexual and asexual reproduction in the recent evolution of *Allium vineale*. *Evolution* 55 (8): 1581-1591.

Cerazo, M.B.; Conticello, L.A. 2005. Sintaxonomía de malezas hortícolas presentes en las localidades de Añelo y S. Patricio del Chañar, Neuquén. *Actas del XII Congreso Latinoamericano y el XXVIII Congreso Argentino de Horticultura*, 6-8 Sep., General Roca (RN, Arg.).

Chaves, H. C. 2000. Efecto de diferentes estrategias de control sobre el establecimiento y regeneración de *Convolvulus arvensis* L. *Tesis Magister Ciencias Agrarias*, UNS, 128 pág.

Chen, X.; Huber, H.; de Kroon, H.; Peeters, A.J.M.; Poorter, H.; Voesenek, L.A.C.J. & Visser, E.J.W. 2009. Intraspecific variation in the magnitude and pattern of flooding-induced shoot elongation in *Rumex palustris*. *Annals of Botany* 104: 1057–1067.

Claridge, K. & Franklin, S.B. 2002. Compensation and Plasticity in an Invasive Plant Species. *Biological Invasions* 4 (4): 339-347.

Clarke K.R. & Warwick, R.M. 2001. A further biodiversity index applicable to species lists:

variation in taxonomic distinctness. *Mar Ecol Prog Ser* 216: 265-278.

Clements, D.R.; Di Tommaso, A.; Jordan, N.; Booth, B.D.; Cardina, J.; Doohane, D.; Mohler, C.L.; Murphy, S.D. & Swanton, C.J. 2004. Adaptability of plants invading North American cropland. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 104: 379–398.

Colautti, R.I.; Ricciardi, A.; Grigorovich, I. & MacIsaac, H.J. 2004. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis?. *Ecology Letters*, 7: 721–733.

Cornelissen, J.H.C.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Diaz, S.; Buchmann, N.; Gurvich, D.E.; Reich, P.B.; ter Steege, H.; Morgan, D.D.; van der Heijden, M.G.A.; Pausas, J.G. & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.

Czarnecka, B. 2008. Spatiotemporal patterns of genets and ramets in a population of clonal perennial *Senecio rivularis*: plant features and habitat effects. *Ann. Bot. Fennici* 45: 19-32.

Dahlgren, J.P.; Eriksson, O.; Bolmgren, K.; Strindell, M. & Ehrlén, J. 2006. Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession. *Journal of Vegetation Science* 17: 577-582.

Dall Armellina, A. & Iglesias, H. 1984. Estrategias para el control de “yuyo moro” *Centaurea repens* L. En parcelas hortícolas del Valle Inferior del río Negro. *Actas X Reunión Nacional sobre maleza y su control*. Tucumán, Arg., II: 43-46.

Dall Armellina, A. 1996. Manejo de malezas y uso mínimo de herbicidas. *Bol. Tec.* N° 3, CORFO, Arg., 18 pp.

Dall Armellina, A.A. & Zimdahl, R. L. 1988. Effect of light on growth and development of field bindweed (*Convolvulus arvensis*) and Russian knapweed (*Centaurea repens*). *Weed Science*. 36: 779-783.

Davis, M.A.; Grime, J.P. & Thompson, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534.

Delagrange, S.; Montpied, P.; Dreyer, E.; Messier, C. & Sinoquet, H. 2006. Does shade improve light interception efficiency? A comparison among seedlings from shade-tolerant and

-intolerant temperate deciduous tree species. *New Phytologist* 172: 293–304.

Dias-Filho, M.B. 1995. Physiological responses of *Vismia guianensis* to contrasting light environments. *R.Bras.Fisiol.Veg.*, 7 (1):35-40.

Dias-Filho, M.B. 1999. Physiological responses of two tropical weeds to shade. i. growth and biomass allocation. *Pesq. Agropec. Bras.*, Brasília, 34 (6): 945-952.

Dong, M. 1993. Morphological Plasticity of the Clonal Herb *Lamiastrum galeobdolon* (L.) Ehrend. & Polatschek in Response to Partial Shading. *New Phytologist* 124 (2): 291-300.

Eckert, C.G. 1999. Clonal plant research: proliferation, integration, but not much evolution. *American Journal of Botany* 86 (11): 1649–1654.

Evans, J.R. 1998. Photosynthetic characteristics of fast- and slowgrowing species. In *Inherent Variation in Plant Growth. Physiological Mechanisms and Ecological Consequences*. Eds. H. Lambers, H. Poorter and M.M.I. Van Vuuren. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp 183–198.

Evans, J.R. y Poorter, H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment* 24: 755-767.

FAO. 2006. FAOstat Prodstat module. Búsqueda on-line en <http://faostat.fao.org>.

Fernández, O.A.; Sutton, D.L.; Lallana, V.H.; Sabbatini, M.R. & Irigoyen, J.H. 1993. Aquatic weed problems and management in South and Central America. Chapter 20, in Pieterse, A.H. & Murphy, K.J. Eds. *Aquatic Weeds. The Ecology and Management of Nuisance Aquatic Vegetation*. Oxford Science Publications, 406-425.

Ferrell, M.A; Whitson, T.D; Koch, D.W; Bottoms, R; Gade, A.E. 1995. Integrated control of leafy spurge (*Euphorbia esula*) and Russian knapweed (*Centaurea repens*) with perennial grass species. *Brighton crop protection conference: weeds. Proceedings of an international conference*, Brighton, UK, 20-23 November 1995, Vol. 3, 931-936.

Feuz, B.; Held, L.J.; Jacobs, J.J; Whitson, T.D. 1999. A sustainable herbicide and grass establishment approach for land reclamation: a case of russian knapweed. *Proceedings Western*

Agricultural Economics Association, *Selected Papers of the 1999 Annual Meeting*, Fargo, North Dakota, USA, 11-14 July 1999.

Figueroa, J.A.; Castro, S.A.; Marquet, P.A. & Jaksic, F.M. 2004. Exotic plant invasions to the mediterranean region of Chile: causes, history and impacts. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77: 465-483.

Fiska, J.W.; Hestermanb, O.B.; Shresthac, A.; Kellsa, J.J.; Harwooda, R.R.; Squired, J.M. & Sheaffere, C.C. 2001. Weed Suppression by Annual Legume Cover Crops in No-Tillage Corn. *Agronomy Journal* 93:319-325.

Fletcher, R.A. & Renney, A.J. 1963. A growth inhibitor found in *Centaurea spp.* *Canadian Journal of Plant Science*, 43 : 475-481.

Freckleton, R.P. & Watkinson, A.R. 2001. Predicting competition coefficients for plant mixtures: reciprocity, transitivity and correlations with life-history traits. *Ecology Letters* 4: 348-357.

Fryer, J.D. & Makepeace, R.J. 1977. *Weed Control Handbook*. Vol.1: Principles. Blackwell Sci. Pub., 510 pp.

Gajardo, O.; Bezic, C.; Avilés, L.; Cañón, S. & Dall Armellina, A. 2004. Alelopatía del yuyo moro (*Acroptilon repens* L.) sobre maíz dulce. *Revista Pilquén (Sección Agronomía)* 6: 9-18.

Ghersa, C; Soriano, A.; Ferraro, D.; Martínez Ghersa, M.A.; Omacini, M; Perelman, S. & Satorre, E. 1999. Diagnóstico de la sustentabilidad de los sistemas de producción de la zona oeste de AACREA. Convenio AACREA-Banco de la Provincia de Bs. As.-Ministerio de Asuntos Agrarios de la Provincia de Bs. As.-FAUBA-IFEVA.

Gianolli, E. 2001. Lack of differential plasticity to shading of internodes and petioles with growth habit in *Convolvulus arvensis* (convolvulaceae). *Int. J. Plant Sci.* 162 (6):1247–1252.

Givnish, T.J., Montgomery, R.A. & Goldstein, G. 2004. Adaptive radiation of photosynthetic physiology in the Hawaiian lobeliads: light regimes, static light responses, and whole plant compensation points. *Am. J. Bot.* 91: 228-246.

Graham, J. & Johnson, W.S. 2004. Managing russian knapweed. *University of Nevada*

Coop. Ext. Fact Sheet 04-37, 4 pp.

Hara, T. & Srutek, M. 1995. Shoot growth and mortality patterns of *Urtica dioica*, a clonal forb. *Annals of Botany* 76: 235-243.

Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press (London), 892 pág.

Harper, J.L. 1981. The concept of population in modular organisms. En: R. M. May (ed.), Theoretical ecology. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

Hegazy, A.K.; Fahmy, G.M.; Alia, M.I.; Gomaa, N.H. 2005. Growth and phenology of eight common weed species. *Journal of Arid Environments* 61 (2): 171-183.

Herr, D.E.; Stroube, E.W. & Ray, D.A. 1966. The movement and persistence of *picloram* in soil. *Weeds* 14: 248-250.

Hootsmans, M.J.M. & Vermaat. J.E. 1991. Macrophytes, a key to understanding changes caused by eutrophication in shallow freshwater ecosystems. IHE Report series 21, 412 pág.

Horvath, D.P. 1998. The role of specific plant organs and polar auxin transport in correlative inhibition of leafy spurge (*Euphorbia esula*) root buds. *Can. J. Bot.* 76(7): 1227–1231.

Huber, H.; Fijan, A. & During, H.J. 1998. A comparative study of spacer plasticity in erect and stoloniferous herbs. *Oikos* 81: 576-586.

Ibarra, F. & La Porte, J. 1944. *Centaurea repens*, invasora de cultivos en la República Argentina. *Rev. Arg. Agronomía*: II: 278-292.

IDEVI. 2010. El proyecto. Nota en página web institucional del Instituto de Desarrollo del Valle Inferior. <http://www.idevi.rionegro.gov.ar/> (último acceso 06/03/2010).

IPPC Secretariat. 2005. Identification of risks and management of invasive alien species using the IPPC framework. *Proceedings of the workshop on invasive alien species and the International Plant Protection Convention*, Braunschweig, Germany, 22-26 September 2003. Rome, Italy, FAO. xii + 301 pp.

Isik, D.; Kaya, E.; Ngouajio, M. & Mennan, H. 2008. Weed suppression in organic pepper (*Capsicum annuum* L.) with winter cover crops. *Crop Protection* 28 (4): 356 – 363.

Jacobs, J. & Denny, K. 2006. Ecology and Management of Russian Knapweed [*Acroptilon repens* (L.) DC]. *USDA-NRCS Invasive Species Technical Note* No. MT-7, 9 pp.

Jakupovic, J.; Jia, Y.; Pathak, V.P.; Bohlmann, F. & King, M.R. 1986. Bisabolone derivatives and sesquiterpene lactones from *Centaurea* species. *Planta Medica*, 5: 399-400.

Johnson, B.C. & Young, B.G. 2002. Influence of temperature and relative humidity on the foliar activity of mesotrione. *Weed Science* 50 (2): 157-161.

Jotcham, J.R.; Smith, D.W. & Stephenson, G.R. 1989. Comparative persistence and mobility of pyridine and phenoxy herbicides in soil. *Weed Technology* 3 (1): 155-161.

Kearney, T.H.; Peebles, R.H.; Howell, J.T.; Mc Clintock, E. 1960. Arizona flora. 2nd ed. Berkeley, CA University of California Press. 1085 pág.

Khan, M.H.; Khan, N. & Badshah, N. 2003. Effect of weedicides and hand weedings on the yield of onion (*Allium cepa* L.). *Asian Journal of Plant Sciences* 2 (6): 464-466.

Klimesova J. ; Kocianova A. & Martinkova J. 2008. Weeds that can do both tricks : vegetative versus generative regeneration of the short-lived root-sprouting herbs *Rorippa palustris* and *Barbarea vulgaris*. *Weed research* 48 (2): 131-135.

Koloren, O.; Uygur, S.; Bozdogan, O.; Uygur, F.N. & Schaffner, U. 2008. Density and dynamics of *Acroptilon repens* patches in Turkey. *Pak. J. Bot.*, 40 (6): 2265-2271.

Koloren, O.; Uygur, S.; Bozdogan, O.; Uygur, F.N. & Schaffner, U. 2008. Population density and reproductive output of *Acroptilon repens* L. in Turkey. *Pak. J. Bot.*, 40(6): 2259-2263.

Kull, K. 1995. Growth form parameters of clonal herbs. In: Aaviksoo, K.; Kull, K.; Paal, J.; Trass, H. (eds.), Consortium Masingii: A Festschrift for Viktor Masing. (*Scripta Botanica* 9.) Tartu: Tartu University, 106-115.

Laufenberg, S.M., Sheley, R.L., Jacobs, J.S., Borkowski, J. 2005. Herbicide effects on density and biomass of russian knapweed (*Acroptilon repens*) and associated plant species. *Weed Technology* 19(1):62-72.

Leonardo dos Santos, D.; Rakocevic, M.; Takaki, M. & Ribaski, J. 2006. Morphological and

physiological responses of *Cedrela fissilis* Vellozo (Meliaceae) seedlings to light. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49 (1): 171-182.

Li, D. & Takahashi, S. 2003. Particularities of clonal plant species induced by physiological integration. *Grassland Science* 49 (4): 395-402.

Liebman, M.; Mohler, C.L.; Staver, C.P. 2001. Ecological management of agricultural weeds. Cambridge University Press, 544 pág.

Lord, J.M. 1993. Does clonal fragmentation contribute to recruitment in *Festuca novae-zelandiae*? *New Zealand Journal of Botany*, 1993, Vol. 31: 133-138

Lötscher, M. 2006. Resource allocation in clonal plants. *Progress in Botany* 67: 536-561

Maberly, S.C. 1993. Morphological and Photosynthetic Characteristics of *Potamogeton obtusifolius* from Different Depths. *J. Aquat. Plant Management* 31 : 34-39.

Mac Donald, S.E. & Lieffers, V.J. 1993. Rhizome Plasticity and Clonal Foraging of *Calamagrostis canadensis* in Response to Habitat Heterogeneity. *Journal of Ecology* 81 (4): 769 – 776.

Mack, R.N.; Simberloff, D.; Lonsdale, W.M.; Evans, H.; Clout, M. & Bazzazf, F.A. 2000. Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, And Control. *Ecological Applications* 10 (3): 689–710.

Mal, T.K. & Lovett-Doust, J. 2005. Phenotypic plasticity in vegetative and reproductive traits in an invasive weed, *Lythrum salicaria* (*Lythraceae*), in response to soil moisture. *American Journal of Botany* 92(5): 819–825.

Mashhadi, H. R., & Radosevich, S.R.. 2004. Invasive plants: Ecology and management. *En Inderjit, ed. Weed Biology and Management. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer*, 1–28.

McAlpine, K.G. & Jesson, L.K. 2007. Biomass allocation, shade tolerance and seedling survival of the invasive species *Berberis darwinii* (Darwin's barberry). *New Zealand Journal of Ecology* (2007) 31(1): 1-12.

Medd, R.W.; Van de Ven, R.J.; Pickering, D.I. & Nordblom, T. 2001. Determination of

environment-specific dose-response relationships for *clodinafop-propargyl* on *Avena spp.* *Weed Research* 41: 351-368.

Mehrotra, P.; Kharakwl, G. & Pangety, Y.P.S. 2004. Ecological implication of plant traits, strategies and competitive abilities of herbs. *Applied Ecology and Environmental Research* 2(2): 1–13.

Merkle, M.G.; Bovey, R.W. & Davis, F.S. 1967. Factors affecting the persistence of *picloram* in soil. *Agronomy Journal* 54: 413-415.

Milbau A. & Stout, J.C. 2008. Factors associated with alien plants transitioning from casual, to naturalized, to invasive. *Conservation Biology* 22 (2):308-317.

Monro, K. & Poore, A.G.B. 2005. Light quantity and quality induce shade-avoiding plasticity in a marine macroalga. *J. Evol. Biol.* 18: 426–435.

Montgomery, R. 2004. Relative importance of photosynthetic physiology and biomass allocation for tree seedling growth across a broad light gradient. *Tree Physiology* 24, 155–167

Moore, R.J., and Frankton, C. 1974. The thistles of Canada. Research Branch, Canada Department of Agriculture, Monograph No. 10. 112 pp.

Mulligan, G. A. & Findlay, J.N. 1974. The biology of Canadian weeds. 3. *Cardaria draba*, *C. chalepensis*, and *C. pubescens*. *Can. J. Plant Sci.* 54:149-160.

Myers, C.V.; Anderson, R.C. & Byers, D.L. 2005. Influence of shading on the growth and leaf photosynthesis of the invasive non-indigenous plant garlic mustard [*Alliaria petiolata* (M. Bieb) Cavara and Grande] grown under simulated late-winter to mid-spring conditions. *Journal of the Torrey Botanical Society* 132 (1), pp. 1–10.

Nardi, M.A. y Pereira, S.G. 2005. Proximidad territorial para el desarrollo local rural: Iniciativas innovativas en el noreste Argentino. *Anais do X Encontro de Geógrafos da América Latina* – 20 a 26 de março de 2005 – Universidade de São Paulo: 9965 – 9985.

Olejniczak, P. 2003. Evolutionarily stable allocation to vegetative and sexual reproduction in plants. *Oikos* 95(1):156-160.

Panter, K.E. 1991. Neurotoxicity of the knapweeds (*Centaurea* spp.) in horses. En: James & Lynn F.; eds. Noxious range weeds. Boulder, CO: Westview Press: 316-324.

Park, S.E.; Benjamin, L.R. & Watkinson, A.R. 2003. The theory and application of plant competition models: an agronomic perspective. *Annals of Botany* 92: 741-748.

Paz, R.G.; Rodríguez, R.; González, V. 2006. Desarrollo local y tipos de producciones: oportunidades para la pequeña producción. *Trabajo y Sociedad Indagaciones sobre el empleo, la cultura y las prácticas políticas en sociedades segmentadas* N° 8, vol. VII, Santiago del Estero, Argentina. ISSN 1514-6871 (CAICYT-CONICET).

Pereira Souza, R. & Válio, I.F.M. 2003. Leaf optical properties as affected by shade in saplings of six tropical tree species differing in successional status. *Braz. J. Plant Physiol.*, 15 (1): 49-54.

Peri, G. 2004. La agricultura irrigada en Río Negro y su contribución al desarrollo regional. *Documentos, presentaciones y reportes del seminario taller sobre desarrollo rural*. Banco Mundial, 115 pág.

Perreta, M. G. & Vegetti, A.C. 2005. Patrones estructurales en las plantas vasculares: una revisión. *Gayana Bot.* 62(1): 9-19.

Perry, L.P. 1997. Invasive Perennials OH 65. University of Vermont Extension System, Department of Plant and Soil Science. En: <http://www.uvm.edu/~pass/perry/oh65inva.html> (último acceso 08/03/2010).

Poorter, H. & Nagel O. 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 (6): 595-607.

Pozzo Ardizzi, M. C.; Abrameto, M.; Pellejero, G.; Aschkar, G.; Gil, M. I. & van Konijnenburg, A. 2005. Efecto del período de conservación sobre algunas propiedades nutracéuticas y organolépticas en los bulbos de cultivares nacionales de cebollas (*Allium cepa* L.) en el valle inferior de Río Negro. *RIA* 34 (3): 115-130, INTA, Argentina.

Puente, A. & Juanes, J.A. 2008. Testing taxonomic resolution, data transformation and selection of species for monitoring macroalgae communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*

78 (2): 327-340.

Puijalon, S. & Bornette, G. 2006. Phenotypic plasticity and mechanical stress: biomass partitioning and clonal growth of an aquatic plant species. *American Journal of Botany* 93(8): 1090–1099.

Radford, P. 1967. Growth analysis formulae, their use and abuse. *Crop Science* 7(3): 171-175.

Raghubanshi, A.S.; Rai, L.C.; Gaur, J.P. & Singh, J.S. 2005. Invasive alien species and biodiversity in India. *Current Science* 88 (4): 539-540.

Rajaniemi, T.K. & Reynolds, H.L. 2004. Root foraging for patchy resources in eight herbaceous plant species. *Oecologia* 141: 519–525.

Reich, P.B.; Wright, I.J.; Cavender-Bares, J.; Craine, J.M.; Oleksyn, J.; Westoby, K.M. & Walters, M.B. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *Int. J. Plant Sci.* 164 (3 Suppl.): S143– S164.

Rejmánek, M.; Richardson, D.M. & Pyšek, P. 2005. Plant invasions and invasibility of plant communities. En: van der Maarel, E. (Ed.) “*Vegetation Ecology*”. Blackwell Sci. Oxford: 332-355.

Riethmuller-Haage I, Bastiaans L, Kempenaar C, Smutny V & Kropff MI. 2007. Are pre-spraying growing conditions a major determinant of herbicide efficacy? *Weed Research* 47, 415–424.

Ríos, I. 2006. Las malezas y la necesidad de su manejo en los agroecosistemas. *Rev. Ventana Agropecuaria* N° 5. Versión electrónica en http://www.oeidrus-zacatecas.gob.mx/oeidrus_zac/zacatecas/revista/VA5/INDICE.htm (último acceso 04-12-2008).

Roche, B.F. Jr.; Piper, G.L.; Talbott, C.J. 1986. Knapweeds of Washington. Pullman, WA: Washington State University, Cooperative Extension, College of Agriculture & Home Economics. 41 p.

Rockwood, L.L. 2006. Introduction to population ecology. Blackwell Pub. Ltd., 339 pág.

Schmitt, O.; Stinchcombe, J.R.; Heschel, M.S. & Huber, H. 2003. The adaptive evolution of

plasticity: phytochrome-mediated shade avoidance responses. *Integr. Comp. Biol.*, 43:459–469.

Schnase, J.L., Smith, J.A., Stohlgren, T.J., Graves, S., & Trees, C. 2002. Biological Invasions: A challenge in ecological forecasting. In: *Proceedings of the International Geoscience and Remote Sensing Symposium, 2002 (IGARSS '02, Toronto, June)*, IEEE 2—2 International Vol. 1, pp. 122-124.

Schrader, J.A.; Graves, W.R.; Rice, S.A. & Gibson, J.P. 2006. Differences in shade tolerance help explain varying success of two sympatric *Alnus* species. *International Journal of Plant Sciences* 167: 979–989.

Severino, F.J. & Christoffoleti, P.J. 2004. Weed suppression by smother crops and selective herbicides. *Sci. Agric. (Piracicaba, Braz.)* 61 (1): 21-26.

Sharma, G.P.; Singh, J.S. & Raghubanshi, A.S. 2005. Plant invasions: Emerging trends and future implications. *Current Science* 88 (5): 726-734.

Soares, D.J., R.A. Pitelli, L.T. Braz, R. Gravena & R.E.B. Toledo. 2003. Periods of weed interference with transplanted onion crop (*Allium cepa*). *Planta Daninha*, 21 (3): 387-396.

Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1986. *Introducción a la bioestadística*. Ed. Reverté, 362 pág.

Solana Arellano, E. 2001. Utilización de métodos cuantitativos para el estudio de la dinámica de los pastos marinos: Una revisión crítica. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 36 (2): 165 – 180.

Soukup, J.; Holec, J.; Hamouz, P. & Tyšer, L. 2004. Aliens on arable land. *Universität Hohenheim, Scientific Colloquium, Weed Science on the Go*, 11-22.

Sozeri, S. & Maden, S. 1994. Efficacies of low dosages and repeated applications of some herbicides against Russian knapweed (*Acroptilon repens* (L.) D.C.). *Journal of Turkish Phytopathology*, 23: 2, 99-104.

Steinmaus, S.J. & Norris, R.F. 2002. Growth analysis and canopy architecture of velvetleaf grown under light conditions representative of irrigated Mediterranean-type agroecosystems. *Weed Science* 50(1):42-53.

Steyn, H.M.; van Rooyen, N.; van Rooyen, M.W. & Theron, G.K. 1996. The phenology of Namaqualand ephemeral species: the effect of water stress. *Journal of Arid Environments* 33 (1): 49-62.

Stohlgren, T.J. 2002. Beyond Theories of Plant Invasions: Lessons from Natural Landscapes. *Comments in Theoretical Biology* 7: 355-379.

Storkey, J. 2004. Modelling Seedling Growth Rates of 18 Temperate Arable Weed Species as a Function of the Environment and Plant Traits. *Annals of Botany* 93: 681-689.

Sullivan, P. 2003. Principles of sustainable weed management for croplands. *ATTRA, Agronomy Systems Series*. 15 pg (último acceso 01/03/2010 en <http://attra.ncat.org/attra-pub/PDF/weed.pdf>).

Tepe, I.; Erman, M.; Yazlik, A.; Levent, R.; Ipek, K. 2004. Effect of different control methods on weeds, yield components and nodulation in spring lentil. *Turk. J. Agric. For.* 25: 49-56.

Torstensson, N.T.; Lundgren, L.N.; Stenström, J. 1989. Influence of climatic and edaphic factors on persistence of glyphosate and 2,4-D in forest soils. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 18 (2): 230 – 239.

Upadhyaya, M.K. & Blackshaw, R.E. (Eds.). 2007. Non-Chemical Weed Management. Principles, Concepts and Technology. *CAB International*, 239 pág.

Valladares, F. & Niinemets, U. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39: 237–57.

Verburg, R. & Grava, D. 1998. Differences in allocation patterns in clonal and sexual offsprings in a woodland pseudo-annual. *Oecologia* 115: 472-477.

Vermaat, J.E. & Hootsmans, M.J.M. 1994. Growth of *Potamogeton pectinatus* L. in a temperature-light gradient. En “Lake Veluwe, a macrophyte-dominated system under eutrophication stress”, capítulo 5, editado por W. van Vierssen, M. Hootsmans y J. Vermaat, *Geobotany* 21, Kluwer academic Press, 40-61.

Villar, R.; Ruiz-Robledo, J.; Quero, J.L.; Poorter, H.; Valladares, F.; Marañón, T. 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. Cap. 7. En:

Valladares, F. 2004. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid, 191-227.

Villegas, A.C. 2001. Spatial and Temporal Variability in Clonal Reproduction of *Aechmea magdalenae*, a Tropical Understory Herb. *Biotropica* 33(1):48-59.

Voos, G. & Groffman, P.M. 1997. Dissipation of 2,4-D and *dicamba* in a heterogeneous landscape. *Applied Soil Ecology* 5 (2): 181-187.

Watson, A.K. 1980. The biology of canadian weeds. 43. *Acroptilon (Centaurea) repens* (L.) DC. *Canadian Journal of Plant Science*, 60 : 993-1004.

Westoby, M.; Warton, D. & Reich, P.B. 2000. The Time Value of Leaf Area. *The American Naturalist* 155 (5): 649-656.

White, J. 1979. Plant as a metapopulation. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 10: 109-145

Whitson, T.D., ed. 1987. Weeds and poisonous plants of Wyoming and Utah. Res. Rep. 116-USU. Laramie, WY: University of Wyoming, College of Agriculture, Cooperative Extension Service. 281 p.

Williams, M.M. II, C.V. Ransom & W.M. Thompson. 2004. Effect of volunteer potato density on bulb onion yield and quality. *Weed Science*, 52: 754-758.

Williams, M.M.; Ransom, C.V. & Thompson, W.M. 2005. Duration of volunteer potato (*Solanum tuberosum*) interference in bulb onion. *Weed Science*, 53:62-68.

Wilsey, B. y Blong, A. 2005. Native cover crops: effects on weed invasion and prairie establishment. ISRF05-10, 3 pág.

Wörz, A.L.; Meyers-Shenai, B.; Johnson, M.D.; Barrington, M.R. & Johnson, D.E. 2006. Weed Distribution Modeling with KRESS. Ponencia. Noxious Weed Symposium. Oregon Department of Agriculture, 56 pag. (Visto: 16/08/2009, 12:51 horas en http://oregonstate.edu/dept/range/sites/default/files/Weed_Modeling_8.pdf).

Wright, T. & Davis, A.R. 2006. Demographic feedback between clonal growth and fragmentation in an invasive seaweed. *Ecology*: Vol. 87, No. 7, pp. 1744-1754.

Yu, M.H & Dong, M. 1999. Multi-Scale Distribution Pattern of Natural Ramet Population in the Rhizomatous Herb, *Thermopsis lanceolata*. *Acta Botanica Sinica* 41 (12): 1332 – 1338.

Zengin, H. 2001. Changes in weed response to 2,4-D application with 5 repeated applications in spring wheat. *Turk. J. Agric. For.* 25: 31-36.

Zhou, J.; Tao, B.; Messersmith, C.G. & Nalewaja, J.D. 2007. Glyphosate efficacy on velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) is affected by stress. *Weed Science* 55 (3): 240–244.

Zimdahl, R.L. 1980. Weed-crop competition: A review. *Int. Plant Prot. Center*, Oregon. State University Carvallis, Oregon. 195 p.

ANEXOS

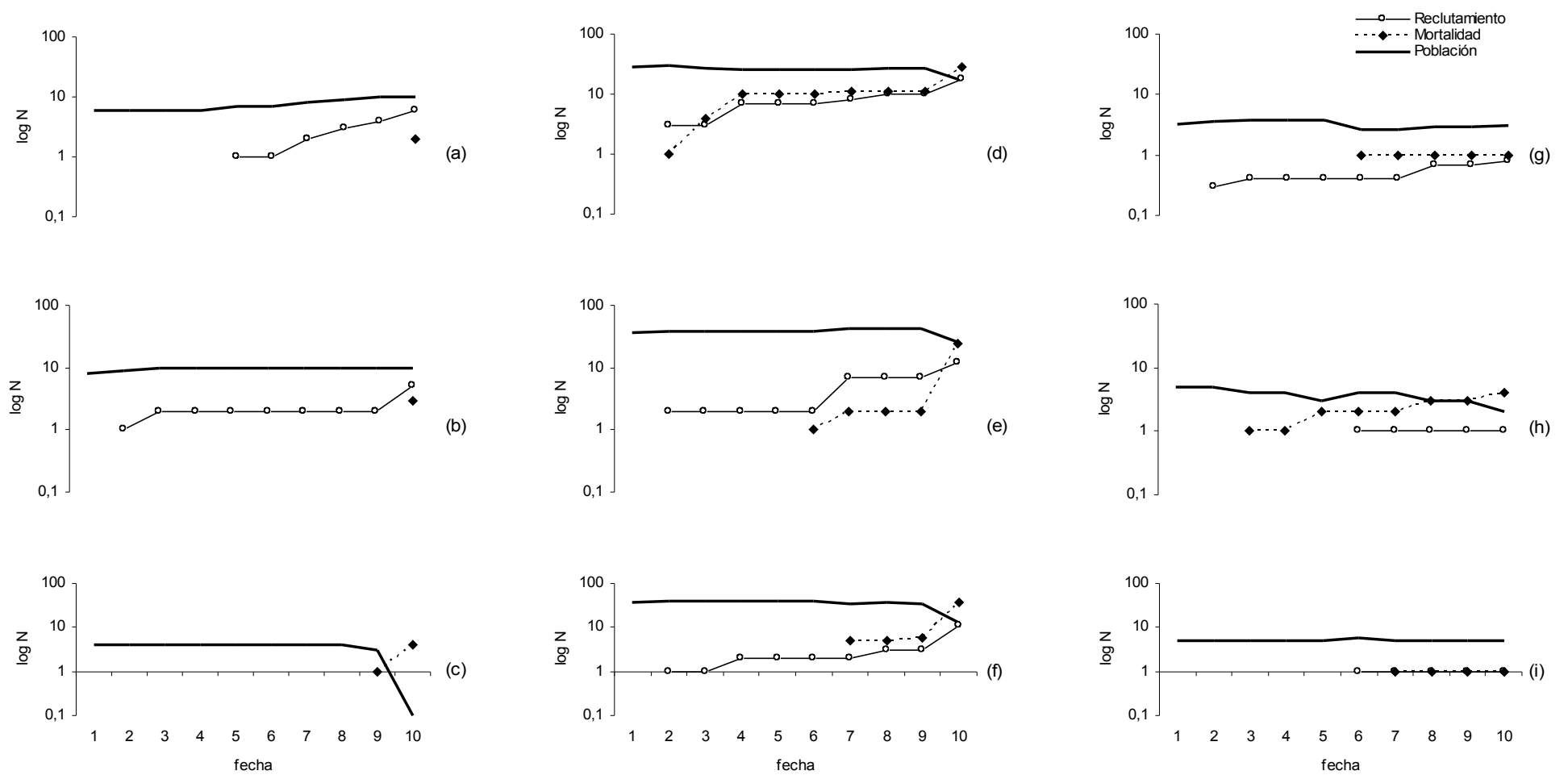


Fig A-3.1. Densidad de ramets (base 0,09 m²) en tres poblaciones de *Acroptilon repens* L. ubicadas en el Valle Inferior de Río Negro durante el período 14/10/2004 – 25/02/2005. (a,b,c): HER, (d,e,f): DIS, (g,h,i): SOM. (—) densidad poblacional; (■) mortalidad acumulada; (□) reclutamiento acumulado.

Anexo tablas de análisis estadístico

Tabla A-2.1. Cuadro de ANOVA y resultado de la comparación de medias para raíz cuarta del peso seco correspondiente a la biomasa aérea en muestras de dos poblaciones de *Acroptilon repens* del Valle Inferior de Río Negro.

F.V.	Cuadro de ANOVA					Tukey sitios ($\alpha = 0,05$)		Tukey sitio>días ($\alpha = 0,05$)	
	SC	gl	CM	F	p	Ferrero		F-30	
Modelo	5,86	7	0,84	18,41	<0,001	Benitez	1,87 a	B-50	1,23 a
Sitio	0,47	1	0,47	0,52	0,4971			F-291	1,82 b
Sitio>día	5,39	6	0,90	19,76	<0,001			F-212	1,86 b
Error	1,09	24	0,05					F-103	1,95 b
Total	6,96	31						B-233	1,98 b
								B-269	2,07 b
								B-140	2,19 b

Tabla A-2.2. Cuadro de ANOVA y resultado de la comparación de medias para *Ln* (peso seco de hojas) en muestras de dos poblaciones de *Acroptilon repens* del Valle Inferior de Río Negro.

F.V.	Cuadro de ANOVA					Tukey sitios ($\alpha = 0,05$)		Tukey sitio>días ($\alpha = 0,05$)	
	SC	gl	CM	F	p	Ferrero		F-30	
Modelo	28,65	7	4,09	30,84	<0,0001	Benitez	1,60 a	F-291	-0,01 ab
Sitio	7,54	1	7,54	2,14	0,1936			B-50	0,68 bc
Sitio>día	21,11	6	3,52	26,51	<0,0001			F-212	1,33 cd
Error	3,18	24	0,13					B-233	1,53 cde
Total	31,38	31						F-103	1,82 de
								B-140	1,88 de
								B-269	2,31 e

Tabla A-2.3. Cuadro de ANOVA y resultado de la comparación de medias para *Ln* (peso seco de tallos) en muestras de dos poblaciones de *Acroptilon repens* del Valle Inferior de Río Negro.

F.V.	Cuadro de ANOVA					Tukey sitios ($\alpha = 0,05$)		Tukey sitio>días ($\alpha = 0,05$)	
	SC	gl	CM	F	p	Benitez		B-50	
Modelo	5,31	6	0,89	3,77	0,0132	Ferrero	1,78 a	F-212	1,78 b
Sitio	0,06	1	0,06	0,06	0,8168			F-103	2,01 b
Sitio>día	5,25	5	1,05	4,47	0,0080			F-291	2,06 b
Error	4,23	18	0,24					B-233	2,06 b
Total	9,54	24						B-269	2,23 b
								B-140	2,38 b

Tabla A-2.4. Cuadro de ANOVA y resultado de la comparación de medias para Ln (peso seco de capítulos florales) en muestras de dos poblaciones de *Acroptilon repens* del Valle Inferior de Río Negro.

F.V.	Cuadro de ANOVA					Tukey sitios ($\alpha = 0,05$)		Tukey sitio>días ($\alpha = 0,05$)	
	SC	gl	CM	F	p	Ferrero			
Modelo	13,41	5	2,68	1,67	0,1934	Benitez	0,49 a	F-103	-0,34 a
Sitio	0,05	1	0,05	0,02	0,9050			F-212	0,71 a
Sitio>día	13,36	4	3,34	2,08	0,1264			B-233	0,72 a
Error	28,96	18	1,61					F-291	0,82 a
Total	42,37	23						B-140	1,48 a

Tabla A-2.5. Cuadro de ANOVA y resultado de la comparación de medias para peso seco de biomasa subterránea total en muestras de dos poblaciones de *Acroptilon repens* del Valle Inferior de Río Negro.

F.V.	Cuadro de ANOVA					Tukey sitios ($\alpha = 0,05$)		Tukey sitio>días ($\alpha = 0,05$)	
	SC	gl	CM	F	p	Ferrero			
Modelo	762,51	7	108,93	2,05	0,0902	Benitez	20,27 a	F-212	11,68 a
Sitio	19,84	1	19,84	0,16	0,7027			F-30	19,61 a
Sitio>día	742,67	6	123,78	2,33	0,0651			F-291	20,43 a
Error	1276,52	24	53,19					B-140	21,52 a
Total	2039,04	31						F-103	23,06 a
								B-269	24,03 a
								B-233	24,29 a

Tabla A-2.6. Cuadro de ANOVA y resultado de la comparación de medias para Ln (peso seco de biomasa subterránea fracción 0-15 cm) en muestras de dos poblaciones de *Acroptilon repens* del Valle Inferior de Río Negro.

F.V.	Cuadro de ANOVA					Tukey sitios ($\alpha = 0,05$)		Tukey sitio>días ($\alpha = 0,05$)	
	SC	gl	CM	F	p	Ferrero			
Modelo	10,13	7	1,45	6,47	0,0002	Benitez	2,48 a	F-30	1,51 a
Sitio	4,39	1	4,39	4,58	0,0762			F-103	1,64 ab
Sitio>día	5,75	6	0,96	4,28	0,0045			B-50	1,68 abc
Error	5,37	24	0,22					F-291	2,38 abcd
Total	15,50	31						B-269	2,68 bcd
								B-140	2,76 cd
								B-233	2,81 d

Tabla A-2.7. Cuadro de ANOVA y resultado de la comparación de medias para *Ln* (peso seco de biomasa subterránea fracción 15-30 cm) en muestras de dos poblaciones de *Acroptilon repens* del Valle Inferior de Río Negro.

F.V.	Cuadro de ANOVA					Tukey sitios ($\alpha = 0,05$)		Tukey sitio>días ($\alpha = 0,05$)	
	SC	gl	CM	F	p	Benitez			
Modelo	2,44	7	0,35	0,54	0,7942	Ferrero	1,59 a	F-212	1,22 a
Sitio	0,53	1	0,53	1,67	0,2435			B-50	1,28 a
Sitio>día	1,91	6	0,32	0,49	0,8061			B-233	1,43 a
Error	15,43	24	0,64					F-291	1,66 a
Total	17,86	31						B-269	1,68 a
								F-103	1,72 a
								F-30	1,79 a

Tabla A-2.8. Cuadro de ANOVA y resultado de la comparación de medias para *Ln* (peso seco de biomasa subterránea fracción 30-45 cm) en muestras de dos poblaciones de *Acroptilon repens* del Valle Inferior de Río Negro.

F.V.	Cuadro de ANOVA					Tukey sitios ($\alpha = 0,05$)		Tukey sitio>días ($\alpha = 0,05$)	
	SC	gl	CM	F	p	Benitez			
Modelo	16,03	7	2,29	6,74	0,0002	Ferrero	1,58 b	B-50	0,23 a
Sitio	11,98	1	11,98	17,78	0,0056			B-233	0,48 ab
Sitio>día	4,04	6	0,67	1,98	0,1079			B-269	0,53 ab
Error	8,16	24	0,34					F-212	1,03 abc
Total	24,18	31						F-291	1,27 abc
								F-30	1,74 bc
								F-103	2,28 c

Tabla A-2.9. Análisis de regresión no lineal de la relación BA/BS en función del tiempo en días desde el 1 de agosto en base al modelo $BA/BS = a*(día^2) + b*(día) + c$. Modelo 1 con datos del sitio Ferrero.

<u>Variable</u>	<u>N</u>	<u>CMerror</u>	<u>Iteración</u>			
BA/BS	16	0,13	4			
<u>Parámetros</u>	<u>LI PAR</u>	<u>LS PAR</u>	<u>Val.Ini.</u>	<u>E.E.</u>	<u>T</u>	<u>p</u>
A	-1E30	1E30	-4,8E-05	1,3E-05	-3,64	0,0030
B	-1E30	1E30	0,02	4,3E-03	4,11	0,0012
C	-1E30	1E30	-0,51	0,27	-1,88	0,0825

Tabla A-2.10. Análisis de regresión no lineal de la relación BA/BS en función del tiempo en días desde el 1 de agosto en base al modelo $BA/BS = a*(dia^2) + b*(dia) + c$. Modelo 2 con datos del sitio Benitez.

<u>Variable</u>	<u>N</u>	<u>CMerror</u>	<u>Iteración</u>			
BA/BS	16	0,22	4			
<u>Parámetros</u>	<u>LI PAR</u>	<u>LS PAR</u>	<u>Val.Ini.</u>	<u>E.E.</u>	<u>T</u>	<u>p</u>
A	-1E30	1E30	-4,2E-05	2,4E-05	-1,76	0,1020
B	-1E30	1E30	0,02	0,01	2,02	0,0648
C	-1E30	1E30	-0,37	0,50	-0,74	0,4698

Tabla A-2.11. Análisis de regresión no lineal de la relación BA/BS en función del tiempo en días desde el 1 de agosto en base al modelo $BA/BS = a*(dia^2) + b*(dia) + c$. Modelo 1 + 2 con datos de los sitios Ferrero y Benitez.

<u>Variable</u>	<u>N</u>	<u>CMerror</u>	<u>Iteración</u>			
BA/BS	32	0,16	3			
<u>Parámetros</u>	<u>LI PAR</u>	<u>LS PAR</u>	<u>Val.Ini.</u>	<u>E.E.</u>	<u>T</u>	<u>p</u>
A	-1E30	1E30	1E-03	-4,5E-05	-4,01	0,0004
B	-1E30	1E30	1E-03	0,02	4,55	0,0001
C	-1E30	1E30	1E-03	-0,46	-1,93	0,0639

Tabla A-3.1. Pruebas de normalidad y homocedasticidad para datos de densidad de ramets por muestra para *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro, correspondiente a las 1, 4, 5, 6, 7 y 8.

Sitio	Var	n	Media	D.E.	W	p	normal	
SOM	F1	3	4,20	0,72	0,94	0,5351	si	
	F4	3	4,20	0,72	0,94	0,5351	si	
	F5	3	3,87	1,03	0,95	0,5661	si	
	F6	3	4,50	1,32	0,89	0,3614	si	
	F7	3	4,17	0,76	0,96	0,6394	si	
	F8	3	3,93	1,01	0,99	0,7806	si	
	DIS	F1	3	34,33	5,51	0,82	0,1734	si
		F4	3	34,67	8,39	0,80	0,1149	si
F5		3	34,67	8,39	0,80	0,1149	si	
F6		3	34,33	8,14	0,85	0,2333	si	
F7		3	34,00	8,54	0,99	0,8057	si	
F8		3	35,00	7,55	0,99	0,7806	si	
HER		F1	3	6,00	2,00	1,00	> 0,9999	si
		F4	3	6,67	3,06	0,96	0,6394	si
	F5	3	7,00	3,00	1,00	> 0,9999	si	
	F6	3	7,00	3,00	1,00	> 0,9999	si	
	F7	3	7,33	3,06	0,96	0,6394	si	
	F8	3	7,67	3,21	0,87	0,2962	si	
	Test de Cochran (varianzas)	Q = 0,86131	Q _{0,05} = 0,53900 (varianzas homogéneas)					

Tabla A-3.2. Cuadro de análisis de la varianza para combinaciones lineales (Wilks) en análisis de medidas repetidas con datos de densidad de ramets por muestra para *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro. Medición de efecto tiempo entre las fechas 1, 4, 5, 6, 7 y 8. Análisis realizado mediante el programa Infostat 2009.

F.V.	Estadístico	F	gl (num)	gl (den)	p
Fila 1 de C	0,09	3,93	5	2	0,2151
Total	0,09	3,93	5	2	0,2151

Tabla A-3.3. Medición de efecto sitio mediante análisis de la varianza multivariado (Wilks) en análisis de medidas repetidas con datos de densidad de ramets por muestra para *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro. Análisis realizado mediante el programa Infostat 2009.

F.V.	Estadístico	F	gl (num)	gl (den)	p
Sitio	0,07	38,60	2	6	0,0004

Tabla A-3.4. Diferencia entre sitios en análisis de medidas repetidas con datos de densidad de ramets por muestra para *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro. Prueba Hotelling ($\alpha = 0,05$). Matriz de covarianzas común (gl = 6). Análisis realizado mediante el programa Infostat 2009.

Sitio	Densidad	n	
SOM	24,87	3	a
HER	41,67	3	a
DIS	207,00	3	b

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$)

Tabla A-3.5. Medición de interacción sitio x tiempo mediante análisis de la varianza multivariado (Wilks) en análisis de medidas repetidas con datos de densidad de ramets por muestra para *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro. Análisis realizado mediante el programa Infostat 2009.

F.V.	Estadístico	F	gl (num)	gl (den)	p
Sitio	0,11	0,80	10	4	0,6503

Tabla A-3.6. Proporción de cambio de la densidad (pD) de *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro, acontecida entre las fechas 9 y 10. Comparación de a pares mediante el test no paramétrico de Mann-Witney. Cálculos realizados mediante el programa Infostat 2009.

	Media 1	Media 2	W	p
DIS vs HER	-0,47	-0,11	6,0	0,10
DIS vs SOM	-0,47	-0,10	6,0	0,10
HER vs SOM	-0,11	-0,10	9,5	> 0,99

Tabla A-3.7. Test de Kolmogorov-Smirnov para poner a prueba la hipótesis de similaridad en los patrones de reclutamiento de ramets en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro.

Clasif.	Variable	Grupo 1	Grupo 2	n (1)	n (2)	KS	p
Sitio	Reclut.	Lote	Secano	510	110	0,23	< 0,01
Sitio	Reclut.	Eucaliptos	Secano	28	110	0,58	< 0,01
Sitio	Reclut.	Eucaliptos	Lote	28	510	0,64	< 0,01

Tabla A-3.8. Prueba de Mann-Witney (W) aplicada a la frecuencia espacial de reclutamiento y mortalidad de ramets en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro.

Clasif.	Variabl e	Grupo 1	Grupo 2	n (1)	n (2)	Media (1)	Media (2)	DS (1)	DS (2)	W	<i>p</i>
Sitio	F rec.	SOM	DIS	8	8	0,13	0,38	0,25	0,42	57,50	0,2494 ns
		SOM	HER	8	8	0,13	0,25	0,25	0,15	55,00	0,1319 ns
		DIS	HER	8	8	0,38	0,25	0,42	0,15	72,00	0,7110 ns
	F. mort.	SOM	DIS	8	8	0,25	0,33	0,15	0,31	65,00	> 0,999 ns
		SOM	HER	8	8	0,25	0,04	0,15	0,12	88,00	0,0406 *
		DIS	HER	8	8	0,33	0,04	0,31	0,12	88,50	0,0350 *

Tabla A-3.9. Pruebas de homocedasticidad y normalidad para tasa relativa de cambio de la densidad de ramets (ramets ramet⁻¹ día⁻¹) de *Acroptilon repens* L. en tres hábitats del Valle Inferior de Río Negro.

Sitio	Periodo	Media (10 ⁻⁶)	Var.	Homocedasticidad				Normalidad		
				Q	Q _{0,05}	Q _{0,01}	<i>p</i>	Shapiro-Wilk (W)	<i>p</i>	Normal
DIS	1	-1693	17	0,3626	0,4775	0,5727	> 0,05	0,92952	0,06727	si
	2	-231	0							
	3	-291	7							
HER	1	1908	11							
	2	1389	6							
	3	460	42							
SOM	1	2651	8							
	2	1389	10							
	3	-2585	15							

Tabla A-3.10. Pruebas de normalidad y homocedasticidad para tasa de cambio relativo de la densidad de ramets de *Acroptilon repens* L. en tres sitios (lote, eucaliptos y secano) del Valle Inferior de Río Negro.

	Test (estadístico)	Valor	V crítico	<i>p</i>
Normalidad	Shapiro-Wilk (W)	0,92952	-	0,06727
Homocedasticidad	Cochran (Q)	0,36262	0,47750	> 0,05

Tabla A-3.11. Cuadro de análisis estadístico de medidas repetidas para la tasa de cambio relativo de la densidad de ramets de *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro.

Período	Efecto	Estadístico	F	gl (num)	gl (den)	<i>p</i>
P1	Tiempo x Sitio	0,72	0,45	4	10	0,7728
	Tiempo	0,86	0,42	2	5	0,6809
	Sitio	0,81	0,71	2	6	0,5303

Tabla A-3.12. Tabla de análisis estadístico mediante la prueba de Kruskal- Wallis para intensidad absoluta de reclutamiento (ramets día⁻¹) en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro.

Variable	Sitio	n	Medias	D.E.	Medianas	H	<i>p</i>
Período 1 (14/11 – 22/11)	SOM	3	0,003	0,006	0,000	4,356	0,1071
	DIS	3	0,094	0,074	0,051		
	HER	3	0,017	0,029	0,000		
Período 2 (22/11 – 29/12)	SOM	3	0,018	0,016	0,027	1,800	0,6786
	DIS	3	0,000	0,000	0,000		
	HER	3	0,009	0,016	0,000		
Período 3 (29/12 – 17/2)	SOM	3	0,002	0,003	0,000	3,889	0,1643
	DIS	3	0,060	0,040	0,060		
	HER	3	0,020	0,035	0,000		

Tabla A-3.13. Tabla de análisis estadístico mediante la prueba de Kruskal- Wallis para intensidad absoluta de mortalidad (ramets día⁻¹) en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro.

Variable	Sitio	n	Medias	D.E.	Medianas	H	<i>p</i>
Período 1 (14/11 – 22/11)	SOM	3	0,009	0,015	0,000	0,622	> 0,9999
	DIS	3	0,085	0,148	0,000		
	HER	3	0,000	0,000	0,000		
Período 2 (22/11 – 29/12)	SOM	3	0,010	0,016	0,003	1,622	0,6786
	DIS	3	0,009	0,016	0,000		
	HER	3	0,000	0,000	0,000		
Período 3 (29/12 – 17/2)	SOM	3	0,013	0,012	0,020	2,756	0,3571
	DIS	3	0,053	0,058	0,020		
	HER	3	0,007	0,012	0,000		

Tabla A-3.14. Comparación de las tasas absolutas de reclutamiento y mortalidad de ramets de *Acroptilon repens* L. en el Valle Inferior de Río Negro para tres periodos, mediante el test de Mann-Witney.

Período	Grupo 1	Grupo 2	n (1)	n (2)	Media (1)	Media (2)	D.E. (1)	D.E. (2)	W	p (2 colas)
Per. 1	Mort.	Rec.	9	9	0,031	0,038	0,085	0,058	73,0	0,2398
Per. 2	Mort.	Rec.	9	9	0,006	0,009	0,012	0,014	84,0	> 0,9999
Per. 3	Mort.	Rec.	9	9	0,024	0,027	0,037	0,037	87,5	0,8652

Tabla A-3.15. Tasas de reclutamiento y mortalidad de ramets de *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro (período completo) comparadas entre sitios mediante el test t-Student.

Variable	Grupo 1	Grupo 2	n (1)	n (2)	Media (1)	Media (2)	T	gl	p (2 colas)
Rec.	SOM	DIS	3	3	0,204	0,208	-0,054	4	0,9619
Rec.	SOM	HER	3	3	0,204	0,309	-0,531	4	0,6487
Rec.	DIS	HER	3	3	0,208	0,309	-0,471	4	0,6623
Mort.	SOM	DIS	3	3	0,190	0,157	0,279	4	0,7940
Mort.	SOM	HER	3	3	0,190	0,067	1,026	4	0,3629
Mort.	DIS	HER	3	3	0,157	0,067	0,949	4	0,3965

Tabla A-3.16. Pruebas de normalidad para las tasas de reclutamiento y mortalidad de ramets de *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro (período completo).

	Test (estadístico)	Valor	V crítico	p	Normal
Reclutamiento	Lilliefors (D)	0,25792	0,27100	> 0,05	si
	Shapiro-Wilk (W)	0,85452	-	0,08355	si
Mortalidad	Lilliefors (D)	0,18878	0,27100	> 0,15	si
	Shapiro-Wilk (W)	0,91694	-	0,36753	si

Tabla A-3.17. Prueba de homocedasticidad (test de Cochran) para las tasas de reclutamiento y mortalidad de ramets de *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro (período completo).

	Sitio	Media	Varianza	Q	Q crítico (0,05)	Q crítico (0,01)	p
Reclutamiento	DIS	0,20840	0,01963				
	HER	0,30890	0,11708				
	SOM	0,20403	0,00005	0,85614	0,87090	0,94230	> 0,05
Mortalidad	DIS	0,15660	0,01362				
	HER	0,06667	0,01333				
	SOM	0,19037	0,03028	0,52903	0,87090	0,94230	> 0,05

Tabla A-3.18. Pruebas de normalidad para las tasas de reclutamiento y mortalidad de ramets de *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro (última fecha).

	Test (estadístico)	Valor	V crítico	<i>p</i>	Normal
Reclutamiento	Lilliefors (D)	0,23405	0,27100	> 0,10	si
	Shapiro-Wilk (W)	0,84288	-	0,06216	si
Mortalidad	Lilliefors (D)	0,11857	0,27100	> 0,15	si
	Shapiro-Wilk (W)	0,94441	-	0,62901	si

Tabla A-3.19. Prueba de homocedasticidad (test de Cochran) para las tasas de reclutamiento y mortalidad de ramets de *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro (última fecha).

	Sitio	Media	Varianza	Q	Q crítico (0,05)	Q crítico (0,01)	<i>p</i>
Reclutamiento	DIS	0,21463	0,00801				
	HER	0,16667	0,02333				
	SOM	0,00877	0,00023	0,73912	0,87090	0,94230	> 0,05
Mortalidad	DIS	0,56003	0,01475				
	HER	0,46583	0,21503				
	SOM	0,11110	0,03703	0,80594	0,87090	0,94230	> 0,05

Tabla A-3.20. Test t-Student aplicado a la comparación de las tasas de reclutamiento y mortalidad de ramets de *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro (última fecha).

Variable	Grupo 1	Grupo 2	n (1)	n (2)	Media (1)	Media (2)	T	gl	<i>p</i> (2 colas)
Rec.	SOM	DIS	3	3	0,0088	0,2146	-3,9291	4	0,0171
Rec.	SOM	HER	3	3	0,0088	0,1667	-1,7816	4	0,2168
Rec.	DIS	HER	3	3	0,2146	0,1667	0,4693	4	0,6633
Mort.	SOM	DIS	3	3	0,1111	0,5600	-3,4172	4	0,0268
Mort.	SOM	HER	3	3	0,1111	0,4658	-1,2238	4	0,2882
Mort.	DIS	HER	3	3	0,5600	0,4658	0,3404	4	0,7507

Tabla A-3.21. Análisis de regresión no lineal para reclutamiento y mortalidad de ramets de *Acroptilon repens* en el Valle Inferior de Río Negro realizado en base a tres modelos.

Modelo	Ecuación	Parámetros	Estimación	E.E.	T	p	N	CMerror
Logístico	$M = a/(1+b*EXP(-c*R))$	a	25,46	3,47	7,33	< 0,0001	37	10,06
		b	190,85	292,88	0,65	0,5190		
		c	1,01	0,36	2,78	0,0089		
Exponencial	$M = a*EXP(b*R)$	a	0,91	0,38	2,39	0,0226	37	11,27
		b	0,41	0,06	7,46	< 0,0001		
Polinómico	$M = a+b*R+c*R^2$	a	0,90	0,77	1,17	0,2516	37	10,26
		b	-0,78	0,78	-1,00	0,3222		
		c	0,47	0,11	4,47	0,0001		

M = ramets muertos; R = ramets nuevos

Tabla A-3.22. Pruebas de normalidad y homocedasticidad para la altura de ramets (cm) en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro.

	Test (estadístico)	Valor	V critico	p
Normalidad	Lilliefors (D)	0,09206	0,09339	> 0,05
	Shapiro-Wilk (W)	0,97651	-	0,10240
Homocedasticidad	Cochran (Q)	0,13851	0,19800	> 0,05

Tabla A-3.23. Cuadro de análisis estadístico de medidas repetidas para la altura de ramets de *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro en dos periodos: i) fechas 1-6 y ii) fechas 5 -10.

Período	Efecto	Estadístico	F	gl (num)	gl (den)	p
P1	Tiempo x Sitio	0,02	2,31	10	4	0,2175
	Tiempo	0,0134	29,46	5	2	0,0332
	Sitio	0,36	5,25	2	6	0,0482
P2	Tiempo x Sitio	0,00007	47,276	10	4	0,0010
	Tiempo	0,0140	27,572	5	2	0,0354
	Sitio	0,27	8,26	2	6	0,0189

Tabla A-3.24. Prueba Hotelling ($\alpha = 0,05$) para efecto sitio en análisis de medidas repetidas para la altura de ramets de *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro en dos períodos: i) fechas 1-6 y ii) fechas 5 -10.

Período 1				Período 2			
Sitio	n	BA (1)		Sitio	n	BA (2)	
DIS	3	99,40	a	DIS	3	99,67	a
SOM	3	119,80	b	SOM	3	128,43	ab
HER	3	123,57	b	HER	3	155,27	b

Tabla A-3.25. Comparación de alturas para ramets de *Acroptilon repens* pertenecientes a tres sitios del Valle Inferior de Río Negro. La comparación corresponde a la altura observada en fecha 9 y fue realizada mediante el test t-Student.

Grupo (1)	Grupo (2)	n (1)	n (2)	Media (1)	Media (2)	T	gl	p (2 colas)
SOM	DIS	3	3	24,63	22,10	1,04	4	0,3581
SOM	HER	3	3	24,63	12,23	4,58	4	0,0102
DIS	HER	3	3	22,10	12,23	3,16	4	0,0341

Tabla A-3.26. Pruebas de normalidad y homocedasticidad para biomasa aérea de *Acroptilon repens* L. en tres sitios (DIS, SOM, HER) en el Valle inferior de Río Negro.

	Test (estadístico)	Valor	V crítico	p
Normalidad	Lilliefors (D)	0,19210	0,27100	> 0,15
	Shapiro-Wilk (W)	0,89675	-	0,23378
Homocedasticidad	Cochran (Q)	0,56739	0,87090	> 0,05

Tabla A-3.27. Test t-Student para la comparación de la biomasa aérea de *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro.

Grupo (1)	Grupo (2)	n (1)	n (2)	Media (1)	Media (2)	T	gl	p (2 colas)
SOM	DIS	3	3	1,01	5,85	-13,74	4	0,0002
SOM	HER	3	3	1,01	2,96	-6,24	4	0,0034
DIS	HER	3	3	5,85	2,96	11,72	4	0,0003

Tabla A-3.28. Pruebas de normalidad y homocedasticidad para biomasa subterránea de *Acroptilon repens* L. en el Valle inferior de Río Negro.

	Test (estadístico)	Valor	V critico	<i>p</i>
Normalidad	Lilliefors (D)	0,16436	0,20000	> 0,15
	Shapiro-Wilk (W)	0,93518	-	0,23928
Homocedasticidad	Cochran (Q)	0,64836	0,70710	> 0,05

Tabla A-3.29. Cuadro de análisis de la varianza de medidas repetidas para biomasa subterránea de *Acroptilon repens* L. en tres sitios del Valle Inferior de Río Negro.

Período	Efecto	Estadístico	F	gl (num)	gl (den)	<i>p</i>
P1	Tiempo x Sitio	0,06	45,46	2	6	0,0002
	Tiempo	0,54	5,05	1	6	0,0656
	Sitio	0,15	17,02	2	6	0,0034

Tabla A-3.30. Prueba Hotelling ($\alpha = 0,05$) para la comparación de valor de biomasa subterránea integrado en el tiempo para tres poblaciones de *Acroptilon repens* L. en el Valle Inferior de Río Negro (Sitios: DIS, SOM y HER).

Tiempo x Sitio				Sitio			
Sitio	n	BA (1)		Sitio	n	BA (1)	
DIS	3	-4,65	b	DIS	3	34,63	a
SOM	3	-1,54	c	SOM	3	7,66	b
HER	3	3,74	a	HER	3	17,89	b

Tabla A-4.1. Pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) y homocedasticidad (Cochran) para las variables analizadas en experimento de interferencia de *A. repens* sobre cebolla (*Allium cepa* L.).

Variable	n	Normalidad				Homocedasticidad			
		Media	D.E.	W	p	Q	Q _{0,05}	Q _{0,01}	p
Biomasa subterránea de <i>A. repens</i>	18	41,50	25,17	0,91	0,2235	0,46513	0,61610	0,72180	> 0,05
Densidad final de ramets de <i>A. repens</i> (D)	18	95,69	68,54	0,86	0,0248	----	----	----	----
LN (D)	18	4,29	0,80	0,94	0,5188	0,46787	0,61610	0,72180	> 0,05
Proporción de plantas elongadas de <i>A. repens</i>	18	0,63	0,10	0,89	0,0841	0,42393	0,61610	0,72180	> 0,05
Biomasa de plantas elongadas de <i>A. repens</i>	18	44,27	19,60	0,96	0,7420	0,42771	0,61610	0,72180	> 0,05
Biomasa aérea total de <i>A. repens</i>	18	51,33	22,23	0,94	0,5433	0,52439	0,61610	0,72180	> 0,05
Altura de plantas elongadas de <i>A. repens</i> (cm)	18	33,99	4,40	0,95	0,6053	0,39745	0,61610	0,72180	> 0,05
Proporción en número de bulbos de descarte (pN)	21	0,14	0,15	0,81	< 0,0001	----	----	----	----
arcoseno(raiz(pN))	21	0,30	0,26	0,85	0,0053	----	----	----	----
Proporción en peso de bulbos de descarte (pP)	21	0,050	0,054	0,77	< 0,0001	----	----	----	----
arcoseno(raiz(pP))	21	0,18	0,15	0,83	0,0020	----	----	----	----
Mortalidad de plantas de cebolla (pM)	21	0,06	0,07	0,80	< 0,0001	----	----	----	----
arcoseno(raiz(pM))	21	0,18	0,17	0,79	< 0,0001	----	----	----	----
Diámetro medio bulbos comerciales	21	12,98	1,16	0,94	0,4827	0,24424	0,56120	0,66440	> 0,05
Rendimiento total de bulbos de cebolla	21	30,56	11,21	0,89	0,0517	0,40655	0,56120	0,66440	> 0,05
Rendimiento comercial de bulbos de cebolla	21	29,36	11,72	0,91	0,1188	0,42481	0,56120	0,66440	> 0,05

Tabla A-4.2. Cuadro de análisis de la varianza para la biomasa aérea de plantas de *Acroptilon repens* L. en experimento de interferencia con cebolla.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Modelo	4566,26	7	652,32	1,70	0,2149
Tratamiento	2797,65	5	559,53	1,46	0,2851
Bloque	1768,61	2	884,20	2,31	0,1500
Error	3832,79	10	383,28		
Total	8399,05	17			

Tabla A-4.3. Cuadro de análisis de la varianza para la biomasa de plantas elongadas de *Acroptilon repens* L. en experimento de interferencia con cebolla.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Modelo	2839,16	7	405,59	1,10	0,4314
Tratamiento	1800,54	5	360,11	0,98	0,4775
Bloque	1038,62	2	519,31	1,41	0,2896
Error	3692,46	10	369,27		
Total	6531,62	17			

Tabla A-4.4. Cuadro de análisis de la varianza para la proporción de plantas elongadas de *Acroptilon repens* L. en experimento de interferencia con cebolla.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Modelo	0,081	7	0,012	1,388	0,3081
Tratamiento	0,068	5	0,014	1,634	0,2377
Bloque	0,013	2	0,006	0,771	0,4882
Error	0,084	10	0,008		
Total	0,165	17			

Tabla A-4.5. Cuadro de análisis de la varianza para la altura media de plantas elongadas de *Acroptilon repens* L. en experimento de interferencia con cebolla.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Modelo	104,65	7	14,95	0,67	0,6969
Tratamiento	88,24	5	17,65	0,79	0,5822
Bloque	16,40	2	8,20	0,37	0,7027
Error	224,35	10	22,43		
Total	329,00	17			

Tabla A-4.6. Cuadro de análisis de la varianza para la biomasa subterránea de ramets (g MS parcela⁻¹) de *Acroptilon repens* L. en experimento de interferencia con cebolla. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Modelo	9161,32	7	1308,76	8,12	0,0019
Tratamiento	8344,36	5	1668,87	10,36	0,0010
Bloque	816,96	2	408,48	2,53	0,1287
Error	1611,37	10	161,14		
Total	10772,68	17			

Tabla A-4.7. Cuadro de análisis de la varianza para la densidad final de ramets (ramets parcela⁻¹) de *Acroptilon repens* L. en experimento de interferencia con cebolla. Datos transformados por Ln.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Modelo	8,42	7	1,20	4,65	0,0147
Tratamiento	7,86	5	1,57	6,07	0,0078
Bloque	0,56	2	0,28	1,09	0,3730
Error	2,59	10	0,26		
Total	11,02	17			

Tabla A-4.8. Cuadro de análisis de la varianza para el rendimiento total de bulbos de cebolla en experimento de interferencia con densidades crecientes de *Acroptilon repens* L.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Modelo	1975,76	8	246,97	5,52	0,0044
Tratamiento	1618,00	6	269,67	6,03	0,0041
Bloque	357,76	2	178,88	4,00	0,0466
Error	536,59	12	44,72		
Total	2512,35	20			

Tabla A-4.9. Cuadro de análisis de la varianza para el rendimiento comercial de bulbos de cebolla en experimento de interferencia con densidades crecientes de *Acroptilon repens* L.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Modelo	2150,34	8	268,79	5,42	0,0047
Tratamiento	1655,52	6	275,92	5,57	0,0057
Bloque	494,82	2	247,41	4,99	0,0265
Error	594,74	12	49,56		
Total	2745,08	20			

Tabla A-4.10. Cuadros de ANOVA no paramétrico (Kruskal Wallis) para datos relativos a proporción de bulbos de descarte y mortalidad de plantas de cebolla en experimento de interferencia con densidades crecientes de *Acroptilon repens* L. Cada línea corresponde a un análisis independiente.

Variable	gl	C	H	p
Proporción en número de bulbos de cebolla	6	0,96	19,25	0,4579
Proporción en peso de bulbos de descarte	6	0,98	3,68	0,7084
Mortalidad de plantas de cebolla (proporción)	6	0,89	7,20	0,2332

Tabla A-4.11. Cuadro de análisis de la varianza para el diámetro medio de bulbos comerciales de cebolla en experimento de interferencia con densidades crecientes de *Acroptilon repens* L.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Modelo	16,62	8	2,08	2,45	0,0785
Tratamiento	16,44	6	2,74	3,23	0,0398
Bloque	0,18	2	0,09	0,11	0,8992
Error	10,18	12	0,85		
Total	26,80	20			

Tabla A-5.1. Pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) y homocedasticidad (Cochran) para densidad de ramets de *Acroptilon repens* L. al inicio (F1) y final (F2) de experimento de sombreado (136 días; 0-50-80 % de sombra) requerida para análisis de la varianza de medidas repetidas en el tiempo. Datos sin transformar.

Var.	n	Normalidad				Homocedasticidad			
		Media	D.E.	W	<i>p</i>	Q	Q _{0,05}	Q _{0,01}	<i>p</i>
F1	12	231,33	77,55	0,90	0,2740	0,48008	0,79770	0,88310	> 0,05
F2	12	357,42	92,02	0,94	0,6910	0,46792	0,79770	0,88310	> 0,05

Tabla A-5.2. Pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) y homocedasticidad (Cochran) para altura de ramets de *Acroptilon repens* L. en experimento de sombreado realizado a campo (0-50-80 % de sombra). Datos sin transformar.

Var.	n	Normalidad				Homocedasticidad			
		Media	D.E.	W	<i>p</i>	Q	Q _{0,05}	Q _{0,01}	<i>p</i>
Alt.	12	32,65	9,72	0,89	0,1825	0,76069	0,79770	0,88310	> 0,05

Tabla A-5.3. Pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) y homocedasticidad (Cochran) para altura de ramets de *Acroptilon repens* L. en experimento de sombreado realizado en macetas (0-50-80 % de sombra). Datos sin transformar.

Var.	n	Normalidad				Homocedasticidad			
		Media	D.E.	W	<i>p</i>	Q	Q _{0,05}	Q _{0,01}	<i>p</i>
Alt.	12	49,75	10,83	0,96	0,8273	0,35224	0,79770	0,88310	> 0,05

Tabla A-5.4. Pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) y homocedasticidad (Cochran) para area foliar específica de ramets de *Acroptilon repens* L. en experimento de sombreado realizado en dos condiciones experimentales (campo y macetas) bajo tres niveles de sombra (0-50-80 % de sombra). Datos sin transformar.

Var.	n	Normalidad				Homocedasticidad			
		Media	D.E.	W	<i>p</i>	Q	Q _{0,05}	Q _{0,01}	<i>p</i>
AFE campo	12	75,38	22,34	0,96	0,8317	0,50961	0,79770	0,88310	> 0,05
AFE mac.	12	99,12	30,83	0,97	0,9045	0,50956	0,79770	0,88310	> 0,05

Tabla A-5.5. Pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) y homocedasticidad (Cochran) para la proporción de biomasa asignada a tallos, hojas, inflorescencias y componentes subterráneos en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tratamientos de sombreado (0-50-80 % de sombra) bajo dos condiciones experimentales (parcelas a campo y macetas en invernadero).

Var.	n	Normalidad				Homocedasticidad			
		Media	D.E.	W	<i>p</i>	Q	Q _{0,05}	Q _{0,01}	<i>p</i>
<i>p</i> tallos-campo	12	0,22	0,07	0,93	0,6090	0,43564	0,79770	0,88310	> 0,05
<i>p</i> hojas-campo	12	0,18	0,08	0,88	0,1508	0,76818	0,79770	0,88310	> 0,05
<i>p</i> infl-campo	12	0,09	0,05	0,95	0,7542	0,48413	0,79770	0,88310	> 0,05
<i>p</i> b.sub-campo	12	0,51	0,08	0,94	0,6374	0,42335	0,79770	0,88310	> 0,05
<i>p</i> tallos-mac	12	0,164	0,058	0,921	0,4494	0,56965	0,79770	0,88310	> 0,05
<i>p</i> hojas-mac	12	0,143	0,038	0,961	0,8558	0,41624	0,79770	0,88310	> 0,05
<i>p</i> infl-mac	12	0,020	0,025	0,628	< 0,0001	----	----	----	----
<i>p</i> (Ln inf)-m	12	-4,37	0,92	0,96	0,8485	0,53427	0,79770	0,88310	> 0,05
<i>p</i> b.sub-mac	12	0,674	0,084	0,949	0,7397	0,61207	0,79770	0,88310	> 0,05

Tabla A-5.6. Pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) y homocedasticidad (Cochran) para los componentes de la biomasa en ramets de *Acroptilon repens* L. en experimento de sombreado realizado en dos condiciones experimentales (campo y macetas) bajo tres niveles de sombra (0-50-80 %).

Var.	n	Normalidad				Homocedasticidad			
		Media	D.E.	W	<i>p</i>	Q	Q _{0,05}	Q _{0,01}	<i>p</i>
B.total (campo)	12	299,93	91,60	0,90	0,2750	0,54856	0,79770	0,88310	> 0,05
B.total (mac)	12	408,74	80,46	0,92	0,4796	0,75076	0,79770	0,88310	> 0,05
B.subterránea (campo)	12	13,81	4,76	0,92	0,4740	0,52721	0,79770	0,88310	> 0,05
B.subterránea (mac)	12	8,71	2,36	0,85	0,0678	0,59845	0,79770	0,88310	> 0,05
B.aérea (campo)	12	146,50	54,12	0,91	0,3732	0,58950	0,79770	0,88310	> 0,05
B.aérea (mac)	12	131,51	38,60	0,88	0,1609	0,62072	0,79770	0,88310	> 0,05
B.inflorescencias (campo)	12	26,93	16,34	0,89	0,1888	0,60223	0,79770	0,88310	> 0,05
B.inflorescencias (mac)	12	8,44	11,56	0,62	< 0,0001	----	----	----	----
LN (B.inf-mac)	12	1,62	0,99	0,97	0,9138	0,49088	0,79770	0,88310	> 0,05
B.tallos (campo)	12	69,32	41,07	0,83	0,0289	----	----	----	----
LN (B.tallos-campo)	12	4,10	0,53	0,95	0,7554	0,45668	0,79770	0,88310	> 0,05
B.tallos (mac)	12	66,84	27,75	0,90	0,2811	0,60579	0,79770	0,88310	> 0,05
B.hojas total (campo)	12	50,25	19,97	0,78	0,0050	----	----	----	----
LN (B.hojas total-campo)	12	3,86	0,33	0,93	0,5211	0,60526	0,79770	0,88310	> 0,05
B.hojas total (mac)	12	56,23	10,89	0,96	0,8899	0,40537	0,79770	0,88310	> 0,05
B.hojas verdes (campo)	12	50,25	19,97	0,78	0,0050	----	----	----	----
LN (B.hojas verdes-campo)	12	3,86	0,33	0,93	0,5211	0,60526	0,79770	0,88310	> 0,05
B.hojas verdes (mac)	12	56,23	10,89	0,96	0,8899	0,41594	0,79770	0,88310	> 0,05

Tabla A-5.7. Pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) y homocedasticidad (Cochran) para el número de inflorescencias por unidad experimental (parcela/maceta) para ramets de *Acroptilon repens* L. en experimento de sombreado realizado en dos condiciones experimentales (campo y macetas) bajo tres niveles de sombra (0-50-80 %).

Var.	n	Normalidad				Homocedasticidad			
		Media	D.E.	W	p	Q	Q _{0,05}	Q _{0,01}	p
N inf. campo	12	46,17	27,52	0,86	0,0788	0,67628	0,79770	0,88310	> 0,05
N inf. mac	12	4,92	5,57	0,70	< 0,0001	----	----	----	----
Ln (N inf. mac)	12	1,19	0,89	0,94	0,6665	0,50161	0,79770	0,88310	> 0,05

Tabla A-5.8. Pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) y homocedasticidad (Cochran) para el índice de área foliar (IAF, m² m⁻²) en ramets de *Acroptilon repens* L. en experimento de sombreado realizado en dos condiciones experimentales (campo y macetas) bajo tres niveles de sombra (0-50-80 %).

Var.	n	Normalidad				Homocedasticidad			
		Media	D.E.	W	p	Q	Q _{0,05}	Q _{0,01}	p
IAF campo	12	0,12	0,12	0,74	0,0010	----	----	----	----
LN (IAF campo)	12	-2,52	0,86	0,89	0,1947	0,61774	0,79770	0,88310	> 0,05
IAF macetas	12	0,52	0,27	0,94	0,6730	0,69400	0,79770	0,88310	> 0,05

Tabla A-5.9. Pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) y homocedasticidad (Cochran) para número de hojas en ramets de *Acroptilon repens* L. al final del experimento de sombreado realizado en dos condiciones (campo y macetas) bajo tres niveles de sombra (0-50-80 %).

Var.	n	Normalidad				Homocedasticidad			
		Media	D.E.	W	p	Q	Q _{0,05}	Q _{0,01}	p
N.hojas (campo)	12	9435,19	5019,11	0,93	0,5714	0,69023	0,79770	0,88310	> 0,05
N.hojas (mac)	12	11414,04	3007,50	0,97	0,9028	0,56162	0,79770	0,88310	> 0,05

Tabla A-5.10. Cuadro de análisis de la varianza de medidas repetidas en el tiempo para densidad de ramets (ramets m⁻²) de *Acroptilon repens* L. en experimento de sombreado (136 días; 0-50-80 % de sombra). Datos sin transformar

F.V.	Estadístico	F	gl (num)	gl (den)	p	Nivel de sign.
Sombra x Tiempo	0,79	1,18	2	9	0,3500	NS
Tiempo	0,07	127,13	1	9	< 0,0001	**
Sombra	0,94	0,27	2	9	0,7672	NS

Tabla A-5.11. Cuadro de análisis de la varianza para la densidad final de ramets (ramets m⁻²) de *Acroptilon repens* L. en experimento de sombreado en parcelas a campo. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Densidad	6985,17	2	3492,58	0,53	0,6052
Error	59165,50	9	6573,94		
Total	66150,67	11			

Tabla A-5.12. Pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) y homocedasticidad (Cochran) para tasa relativa de reclutamiento (TREC) de ramets de *Acroptilon repens* L. en experimento de sombreado a campo (136 días; 0-50-80 % de sombra). Datos sin transformar.

Var.	n	Normalidad				Homocedasticidad			
		Media	D.E.	W	<i>p</i>	Q	Q _{0,05}	Q _{0,01}	<i>p</i>
TREC	12	0,00334	0,00122	0,92547	0,4938	0,48826	0,79770	0,88310	> 0,05

Tabla A-5.13. Cuadro de análisis de la varianza para la tasa relativa de reclutamiento de ramets (ramets ramet⁻¹ día⁻¹) de *Acroptilon repens* L. en experimento de sombreado (136 días; 0-50-80 % de sombra). Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Sombra	3,6.10 ⁻⁶	2	1,8.10 ⁻⁶	1,17	0,3273
Error	1,3.10 ⁻⁵	9	1,4.10 ⁻⁶		
Total	1,6.10 ⁻⁵	11			

Tabla A-5.14. Cuadro de análisis de la varianza para biomasa aérea (g MS m⁻²) en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 %) en parcelas experimentales a campo. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Sombra	15982,20	2	7991,10	4,43	0,0458
Error	16234,08	9	1803,79		
Total	32216,28	11			

Tabla A-5.15. Cuadro de análisis de la varianza para biomasa aérea (g MS m⁻²) en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 %) en macetas. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Sombra	5088,49	2	2544,25	2,03	0,1876
Error	11296,85	9	1255,21		
Total	16385,34	11			

Tabla A-5.16. Cuadro de análisis de la varianza para biomasa total (g MS m⁻²) en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 %) en parcelas experimentales a campo. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Sombra	26435,01	2	13217,51	1,81	0,2190
Error	65856,61	9	7317,40		
Total	92291,62	11			

Tabla A-5.17. Cuadro de análisis de la varianza para biomasa aérea (g MS m⁻²) en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 %) en macetas. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Sombra	17694,01	2	8847,00	1,49	0,2766
Error	53522,50	9	5946,94		
Total	71216,51	11			

Tabla A-5.18. Cuadro de análisis de la varianza para proporción de biomasa asignada a componentes subterráneos en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 % de sombra) en parcelas experimentales a campo. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Sombra	0,035	2	0,018	3,824	0,0628
Error	0,041	9	0,005		
Total	0,076	11			

Tabla A-5.19. Cuadro de análisis de la varianza para biomasa subterránea (g MS parcela⁻¹) en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 %) en parcelas a campo. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Sombra	27,68	2	13,84	0,56	0,5888
Error	221,61	9	24,62		
Total	249,29	11			

Tabla A-5.20. Cuadro de análisis de la varianza para proporción de biomasa asignada a componentes subterráneos en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 % de sombra) en macetas. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Sombra	0,018	2	0,009	1,396	0,2965
Error	0,059	9	0,007		
Total	0,078	11			

Tabla A-5.21. Cuadro de análisis de la varianza para biomasa subterránea (g MS maceta⁻¹) en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 %) en macetas. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Sombra	12,49	2	6,24	1,15	0,3600
Error	48,99	9	5,44		
Total	61,48	11			

Tabla A-5.22. Pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) y homocedasticidad (Cochran) para la relación BS:BA en ramets de *Acroptilon repens* L. al final del experimento de sombreado realizado en dos condiciones (campo y macetas) bajo tres niveles de sombra (0-50-80 %).

Var.	n	Normalidad				Homocedasticidad			
		Media	D.E.	W	<i>p</i>	Q	Q _{0,05}	Q _{0,01}	<i>p</i>
BS:BA (campo)	12	1,11	0,41	0,87	0,1250	0,64972	0,79770	0,88310	> 0,05
BS:BA (mac)	12	2,26	0,86	0,94	0,6200	0,47856	0,79770	0,88310	> 0,05

Tabla A-5.23. Cuadro de análisis de la varianza para la relación BS:BA en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 %) en parcelas experimentales a campo. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Sombra	0,77	2	0,38	3,14	0,0923
Error	1,10	9	0,12		
Total	1,87	11			

Tabla A-5.24. Cuadro de análisis de la varianza para la relación BS:BA en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 %) en macetas. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Sombra	2,00	2	1,00	1,47	0,2799
Error	6,11	9	0,68		
Total	8,11	11			

Tabla A-5.25. Cuadro de análisis de la varianza para proporción de biomasa asignada a tallos en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 % de sombra) en parcelas experimentales a campo. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Sombra	0,036	2	0,018	9,102	0,0069
Error	0,018	9	0,002		
Total	0,054	11			

Tabla A-5.26. Cuadro de análisis de la varianza para biomasa de tallos (g MS m⁻²) en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 %) en parcelas experimentales a campo. Datos transformados por LN.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Sombra	1,86	2	0,93	6,94	0,0150
Error	1,21	9	0,13		
Total	3,07	11			

Tabla A-5.27. Cuadro de análisis de la varianza para proporción de biomasa asignada a hojas en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 % de sombra) en macetas. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Sombra	0,013	2	0,007	2,458	0,1407
Error	0,024	9	0,003		
Total	0,037	11			

Tabla A-5.28. Cuadro de análisis de la varianza para biomasa de tallos (g MS m⁻²) en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 %) en macetas. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Sombra	3665,99	2	1832,29	3,43	0,0779
Error	4804,02	9	533,78		
Total	8470,01	11			

Tabla A-5.29. Cuadro de análisis de la varianza para proporción de biomasa asignada a hojas en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 % de sombra) en parcelas experimentales a campo. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Sombra	0,029	2	0,015	2,966	0,1025
Error	0,045	9	0,005		
Total	0,074	11			

Tabla A-5.30. Cuadro de análisis de la varianza para biomasa total de hojas (hojas secas + hojas verdes; g MS m⁻²) en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 %) en parcelas experimentales a campo. Datos transformados por LN.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Sombra	0,13	2	0,07	0,57	0,5836
Error	1,05	9	0,12		
Total	1,19	11			

Tabla A-5.31. Cuadro de análisis de la varianza para biomasa de hojas verdes (g MS m⁻²) en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 %) en parcelas experimentales a campo. Datos transformados por LN.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Sombra	0,13	2	0,07	0,57	0,5836
Error	1,05	9	0,12		
Total	1,19	11			

Tabla A-5.32. Cuadro de análisis de la varianza para proporción de biomasa asignada a hojas en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 % de sombra) en macetas. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Sombra	0,006	2	0,003	2,90	0,1066
Error	0,010	9	0,001		
Total	0,016	11			

Tabla A-5.33. Cuadro de análisis de la varianza para biomasa total de hojas (hojas secas + hojas verdes; g MS m⁻²) en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 %) en macetas. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Sombra	201,69	2	100,85	0,82	0,4698
Error	1103,54	9	122,62		
Total	1305,23	11			

Tabla A-5.34. Cuadro de análisis de la varianza para biomasa de hojas verdes (g MS m⁻²) en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 %) en macetas. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Sombra	762,20	2	381,10	2,51	0,1359
Error	1365,60	9	151,73		
Total	2127,80	11			

Tabla A-5.35. Pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) y homocedasticidad (Cochran) para la relación de masa foliar (RMF) en ramets de *Acroptilon repens* L. al final del experimento de sombreado realizado en dos condiciones (campo y macetas) bajo tres niveles de sombra (0-50-80 %).

Var.	n	Normalidad				Homocedasticidad			
		Media	D.E.	W	p	Q	Q _{0,05}	Q _{0,01}	p
RMF (campo)	12	0,37	0,15	0,92	0,4595	0,74309	0,79770	0,88310	> 0,05
RMF (mac)	12	0,45	0,10	0,90	0,2639	0,61976	0,79770	0,88310	> 0,05

Tabla A-5.36. Cuadro de análisis de la varianza para la relación de masa foliar (RMF) en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 %) en parcelas experimentales a campo. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Sombra	0,13	2	0,07	5,38	0,0290
Error	0,11	9	0,01		
Total	0,25	11			

Tabla A-5.37. Cuadro de análisis de la varianza para la relación de masa foliar en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 %) en macetas. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Sombra	0,08	2	0,04	7,83	0,0107
Error	0,04	9	0,0049		
Total	0,12	11			

Tabla A-5.38. Cuadro de análisis de la varianza para proporción de biomasa asignada a inflorescencias en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 % de sombra) en parcelas experimentales a campo. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Sombra	0,010	2	0,005	3,42	0,0786
Error	0,013	9	0,001		
Total	0,023	11			

Tabla A-5.39. Cuadro de análisis de la varianza para biomasa de inflorescencias (g MS m⁻²) en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 %) en parcelas experimentales a campo. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Sombra	1543,51	2	771,76	4,98	0,0350
Error	1394,62	9	154,96		
Total	2938,13	11			

Tabla A-5.40. Cuadro de análisis de la varianza para proporción de biomasa asignada a inflorescencias en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 % de sombra) en macetas. Datos transformados por Ln (p).

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Sombra	3,091	2	1,545	2,260	0,1602
Error	6,153	9	0,684		
Total	9,243	11			

Tabla A-5.41. Cuadro de análisis de la varianza para biomasa de inflorescencias (g MS m⁻²) en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 %) en macetas. Datos transformados por LN.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Sombra	3,95	2	1,98	2,58	0,1298
Error	6,89	9	0,77		
Total	10,84	11			

Tabla A-5.42. Cuadro de análisis de la varianza para altura ramets de *Acroptilon repens* L. en experimento de sombreado realizado en macetas (0-50-80 % de sombra). Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Sombra	783,88	2	391,94	6,97	0,0148
Error	505,88	9	56,21		
Total	1289,75	11			

Tabla A-5.43. Cuadro de análisis de la varianza para altura ramets de *Acroptilon repens* L. en experimento de sombreado realizado a campo (0-50-80 % de sombra). Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Sombra	727,42	2	363,71	10,51	0,0044
Error	311,54	9	34,62		
Total	1038,95	11			

Tabla A-5.44. Cuadro de análisis de la varianza para el índice de área foliar (IAF, m² m⁻²) en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 % de sombra) en parcelas a campo. Datos transformados por LN.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Sombra	4,53	2	2,27	5,67	0,0255
Error	3,60	9	0,40		
Total	8,13	11			

Tabla A-5.45. Cuadro de análisis de la varianza para el índice de área foliar (IAF, m² m⁻²) en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 % de sombra) en macetas. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Sombra	0,51	2	0,25	8,39	0,0088
Error	0,27	9	0,03		
Total	0,78	11			

Tabla A-5.46. Cuadro de análisis de la varianza para área foliar específica de ramets de *Acroptilon repens* L. en experimento de sombreado realizado en parcelas a campo (0-50-80 % de sombra). Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Sombra	1551,44	2	775,72	1,77	0,2243
Error	3937,62	9	437,51		
Total	5489,05	11			

Tabla A-5.47. Cuadro de análisis de la varianza para área foliar específica de ramets de *Acroptilon repens* L. en experimento de sombreado realizado en macetas (0-50-80 % de sombra). Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Sombra	7673,99	2	3836,99	12,40	0,0026
Error	2784,52	9	309,39		
Total	10458,51	11			

Tabla A-5.48. Cuadro de análisis de la varianza para número de hojas (m⁻²) en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 %) en parcelas experimentales a campo. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Sombra	141877613,13	2	70938806,57	4,72	0,0396
Error	135228271,58	9	15025363,51		
Total	277105884,71	11			

Tabla A-5.49. Cuadro de análisis de la varianza para número de hojas (m⁻²) en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 %) en macetas. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Sombra	28087282,84	2	14043641,42	1,77	0,2248
Error	71408556,57	9	7934284,06		
Total	99495839,40	11			

Tabla A-5.50. Cuadro de análisis de la varianza para número de inflorescencias por unidad experimental en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 % de sombra) en parcelas a campo. Datos sin transformar.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Sombra	6595,17	2	3297,58	17,11	0,0009
Error	1734,50	9	192,72		
Total	8329,67	11			

Tabla A-5.51. Cuadro de análisis de la varianza para número de inflorescencias por unidad experimental en plantas clonales de *Acroptilon repens* L. sometidas a tres niveles de sombra (0-50-80 % de sombra) en macetas. Datos transformados por Ln.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Sombra	2,45	2	1,22	1,78	0,2225
Error	6,17	9	0,69		
Total	8,62	11			

Tabla A-6.1. Pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) y homocedasticidad (Cochran) para $\ln(\text{BS})$ de *Acroptilon repens* en experimento de manejo supresor. Sitio:ESFA, temporada 2006/07 (4L = glifosato 4L PC ha⁻¹; 8L = glifosato 8L PC ha⁻¹; LM = limpio manual; TS = testigo sucio). PC = producto comercial, glifosato 48 %.

Factor cultivo	Factor control	n	Media	D.E.	W	p	Homocedasticidad (Cochran)
Maíz	4L	4	-1,42	2,17	0,82	0,1577	
	8L	4	-1,98	2,07	0,91	0,4905	Q _{0,01} = 0,39190
	LM	4	0,86	1,12	0,77	0,0608	Q _{0,05} = 0,32640
	TS	4	1,46	1,27	0,95	0,6797	Q = 0,27416 p > 0,05
Soja	4L	4	-0,52	2,75	0,76	0,0509	
	8L	4	-1,57	2,08	0,83	0,1824	
	LM	4	1,25	0,53	0,82	0,1448	
	TS	4	1,78	0,35	0,91	0,4902	
Sin cultivo	4L	4	0,76	0,46	0,94	0,6196	
	8L	4	-2,29	1,72	0,93	0,5793	
	LM	4	1,68	0,35	0,93	0,6188	
	TS	4	2,24	0,22	0,90	0,4409	

Tabla A-6.2. Tabla de análisis de la varianza para $\ln(\text{BS})$ de *Acroptilon repens* L. en experimento de manejo supresor. Sitio: ESFA, temporada 2006/07.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Modelo	125,44	14	8,96	3,93	0,0006
Cultivo	6,10	2	3,05	1,34	0,2758
Control	104,89	3	34,96	15,35	< 0,0001
Bloque	7,26	3	2,42	1,06	0,3783
Culivo x Control	7,19	6	1,20	0,53	0,7845
Error	75,17	33	2,28		
Total	200,62	47			

Tabla A-6.3. Pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) para biomasa subterránea de *Acroptilon repens* en experimento de manejo supresor. Sitio:ESFA, temporada 2006/07 (4L = glifosato 4L PC ha⁻¹; 8L = glifosato 8L PC ha⁻¹; LM = limpio manual; TS = testigo sucio). PC = producto comercial, glifosato 48 %.

Tratamiento	n	Media	D.E.	W	p
4L	4	1,59	0,55	0,89	0,4131
8L	4	0,36	0,23	0,97	0,8046
LM	4	4,27	1,53	0,93	0,5784
TA	4	8,57	2,55	0,97	0,8096
TS	4	7,62	3,01	0,80	0,1136

Tabla A-6.4. Tabla de análisis de la varianza no paramétrico (Kruskal Wallis) para biomasa subterránea de *Acroptilon repens* L. en experimento de manejo supresor. Sitio:ESFA, año 2 (2007/08). (4L = glifosato 4L PC ha⁻¹; 8L = glifosato 8L PC ha⁻¹; TS = testigo sucio). PC = producto comercial, glifosato 48 %.

Cultivo	Control	n	Medias	D.E.	H	p
Maíz	4L	4	0,02	0,05	11,58	0,0055
	8L	4	0,00	0,00		
	LM	4	2,72	2,49		
	TS	4	4,47	1,69		
Soja	4L	4	0,09	0,19	10,68	0,0087
	8L	4	0,00	0,00		
	LM	4	1,21	1,54		
	TS	4	2,38	1,90		
Sin cultivo	4L	4	0,00	0,00	12,53	0,0025
	8L	4	0,00	0,00		
	LM	4	1,94	1,10		
	TS	4	7,34	5,51		

Tabla A-6.5. Pruebas de normalidad y homocedasticidad para biomasa subterránea de *Acroptilon repens* L. en experimento de manejo supresor. Sitio:ESFA, temporada 2007/08 (LM = limpio manual; TS = testigo sucio).

Cultivo	Control	Normalidad (Shapiro-Wilks)					Homocedasticidad (Cochran)
		n	Media	D.E.	W	p	
Maíz	LM	4	2,72	2,49	0,92	0,5370	Q _{0,01} = 0,69570 Q _{0,05} = 0,59810
	TS	4	4,47	1,69	0,90	0,4727	
Soja	LM	4	1,21	1,54	0,76	0,0529	Q = 0,38246 p > 0,05
	TS	4	2,38	1,90	0,91	0,5258	
Sin cultivo	LM	4	1,94	1,10	0,98	0,8778	
	TS	4	7,34	5,51	0,83	0,1626	

Tabla A-6.6. Tabla de análisis de la varianza para biomasa subterránea de *Acroptilon repens* L. en experimento de manejo supresor. Sitio:ESFA, temporada 2007/08 (LM = limpio manual; TS = testigo sucio).

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Modelo	119,36	8	14,92	1,85	0,1449
Bloque	18,81	3	6,27	0,78	0,5245
Cultivo	33,20	2	16,60	2,06	0,1622
Control	46,29	1	46,29	5,74	0,0301
Cultivo x Control	21,06	2	10,53	1,31	0,3001
Error	120,95	15	1,31		
Total	240,31	23			

Tabla A-6.7. Pruebas de normalidad y homocedasticidad para biomasa subterránea de *Acroptilon repens* L. en experimento de manejo supresor. Sitio:ESFA, temporada 2007/08 (TA = testigo absoluto sin cultivo; LM = limpio manual; TS = testigo sucio).

	Normalidad (Shapiro-Wilks)					Homocedasticidad (Cochran)
	n	Media	D.E.	W	p	
LM maíz	4	2,72	2,49	0,92	0,5370	$Q_{0,01} = 0,62580$
LM sin cultivo	4	1,94	1,10	0,98	0,8778	$Q_{0,05} = 0,53210$
LM soja	4	1,21	1,54	0,76	0,0529	$Q = 0,31280$ $p > 0,05$
TA	4	8,50	1,90	0,96	0,7601	
TS maíz	4	4,47	1,69	0,90	0,4727	
TS sin cultivo	4	7,34	5,51	0,83	0,1626	
TS soja	4	2,38	1,90	0,91	0,5258	

Tabla A-6.8. Test t-Student aplicado a datos de biomasa subterránea de *Acroptilon repens* L. en experimento de manejo supresor. Sitio: ESFA, año 2 (2007/08). (TA = testigo absoluto sin cultivo; LM = limpio manual; TS = testigo sucio).

Grupo 1	Grupo 2	n (1)	n (2)	Media (1)	Media (2)	T	gl	p
TA	TS soja	4	4	8,50	2,38	4,55	6	0,0039
TA	TS maíz	4	4	8,50	4,47	3,16	6	0,0195
TA	TS sin cultivo	4	4	8,50	7,34	0,40	6	0,7049
TA	LM soja	4	4	8,50	1,21	-5,96	6	0,0010
TA	LM maíz	4	4	8,50	2,72	-3,69	6	0,0102
TA	LM sin cultivo	4	4	8,50	1,94	-5,97	6	0,0010

Tabla A-6.9. Pruebas de normalidad y homocedasticidad para biomasa subterránea de *Acroptilon repens* L. en experimento de manejo supresor. Sitio:ESFA (TA = testigo absoluto sin cultivo; año 1 = 2006/07; año 2 = 2007/08).

Normalidad (Shapiro-Wilks)		n	Media	D.E.	W	p	<i>p</i> (Var.Hom.)
TA final año 2		4	8,50	1,90	0,96	0,7601	0,2553
TA inicial año 1		5	7,09	3,98	0,94	0,7129	

Tabla A-6.10. Test t-Student aplicado a datos de biomasa subterránea de *Acroptilon repens* L. en experimento de manejo supresor. Sitio:ESFA (TA = testigo absoluto sin cultivo; año 1 = 2006/07; año 2 = 2007/08).

Grupo 1	Grupo 2	n (1)	n (2)	Media (1)	Media (2)	T	<i>p</i>
TA final año 2	TA inicial año 1	4	5	8,50	7,09	0,64	0,5404

Tabla A-6.11. Pruebas de normalidad y homocedasticidad para densidad de ramets de *Acroptilon repens* L. en experimento de manejo supresor. Sitio:ESFA, temporada 2006/07. (4L = glifosato 4L PC ha⁻¹; 8L = glifosato 8L PC ha⁻¹; TS = testigo sucio). PC = producto comercial, glifosato 48 %.

Cultivo	Control	Normalidad (Shapiro-Wilks)					Homocedasticidad (Cochran)
		n	Media	D.E.	W	p	
Maíz	4L	4	30,53	16,65	0,83	0,1795	$Q_{0,01} = 0,48100$
	8L	4	41,65	33,19	0,88	0,3418	$Q_{0,05} = 0,40270$
	TS	4	58,33	24,67	0,95	0,7225	$Q = 0,18979 \quad p > 0,05$
Sin cultivo	4L	4	27,75	14,33	0,99	0,9293	
	8L	4	19,43	10,63	0,85	0,2462	
	TS	4	66,68	24,01	0,93	0,5901	
Soja	4L	4	30,53	10,63	0,85	0,2462	
	8L	4	22,20	18,13	0,96	0,7298	
	TS	4	69,45	24,65	0,96	0,7271	

Tabla A-6.12. Tabla de análisis de la varianza para para densidad de ramets de *Acroptilon repens* L. en experimento de manejo supresor. Sitio:ESFA, temporada 2006/07.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Modelo	14810,34	11	1346,39	3,63	0,0040
Bloque	184,82	2	92,41	0,25	0,7817
Cultivo	10467,70	2	5233,85	14,09	0,0001
Control	2880,58	3	960,19	2,59	0,0766
Cultivo x Control	1277,24	4	319,31	0,86	0,5020
Error	8912,65	24	371,36		
Total	23722,99	35			

Tabla A-6.13. Pruebas de normalidad y homocedasticidad para número de inflorescencias por ramet de *Acroptilon repens* L. en experimento de manejo supresor. Sitio:ESFA, temporada 2006/07. (4L = glifosato 4L PC ha⁻¹; 8L = glifosato 8L PC ha⁻¹; TS = testigo sucio). PC = producto comercial, glifosato 48 %.

Normalidad (Shapiro-Wilks)							Homocedasticidad (Cochran)
Cultivo	Control	n	Media	D.E.	W	p	
Maíz	4L	4	2,15	1,01	0,82	0,1588	Q _{0,01} = 0,48100
	8L	4	2,68	2,16	0,96	0,7285	Q _{0,05} = 0,40270
	TS	4	11,15	4,91	0,90	0,4355	Q = 0,40997 p > 0,01
Sin cultivo	4L	4	9,68	4,69	0,96	0,7466	
	8L	4	6,65	3,81	1,00	0,9752	
	TS	4	22,48	12,83	0,87	0,3249	
Soja	4L	4	5,60	4,68	0,91	0,5098	
	8L	4	2,00	2,35	0,90	0,4406	
	TS	4	17,58	13,40	0,89	0,4229	

Tabla A-6.14. Tabla de análisis de la varianza para para número de inflorescencias por ramet de *Acroptilon repens* L. en experimento de manejo supresor. Sitio:ESFA, temporada 2006/07.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Modelo	1810,44	11	164,59	3,42	0,0057
Cultivo	351,67	2	175,84	3,65	0,0412
Control	1230,21	2	615,11	12,78	0,0002
Bloque	158,15	3	52,72	1,10	0,3702
Cultivo x Control	70,41	4	17,60	0,37	0,8306
Error	1155,03	24	48,13		
Total	2965,47	35			

Tabla A-6.15. Pruebas de normalidad y homocedasticidad para rendimiento en grano de maíz (14 % H) en experimento de manejo supresor de *Acroptilon repens* L. Sitio:ESFA, temporada 2006/07. (4L = glifosato 4L PC ha⁻¹; 8L = glifosato 8L PC ha⁻¹; TS = testigo sucio; LM = limpio manual). PC = producto comercial, glifosato 48 %.

Cultivo	Normalidad (Shapiro-Wilks)						Homocedasticidad (Cochran)
	Control	n	Media	D.E.	W	p	
Maíz	4L	4	797,09	274,43	0,79	0,0901	Q _{0,01} = 0,78140
	8L	4	656,88	80,28	0,77	0,0674	Q _{0,05} = 0,68410
	LM	4	635,48	81,10	0,87	0,3214	Q = 0,46649 <i>p</i> > 0,05
	TS	4	661,14	277,92	0,84	0,2110	

Tabla A-6.16. Tabla de análisis de la varianza para rendimiento en grano seco de maíz (14 % H) en experimento de manejo supresor de *Acroptilon repens* L. Sitio:ESFA, temporada 2006/07.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Modelo	159796,35	6	26632,72	0,60	0,7280
Tratamiento	65391,48	3	21797,16	0,49	0,6993
Bloque	94404,87	3	31468,29	0,70	0,5732
Error	402308,33	9	44700,93		
Total	562104,68	15			

Tabla A-6.17. Pruebas de normalidad y homocedasticidad para densidad a cosecha de plantas de soja (pl ml⁻¹) en experimento de manejo supresor de *Acroptilon repens* L. Sitio:ESFA, temporada 2006/07. (4L = glifosato 4L PC ha⁻¹; 8L = glifosato 8L PC ha⁻¹; TS = testigo sucio; LM = limpio manual). PC = producto comercial, glifosato 48 %.

Cultivo	Normalidad (Shapiro-Wilks)						Homocedasticidad (Cochran)
	Control	n	Media	D.E.	W	p	
Maíz	4L	4	20,75	5,56	0,99	0,9402	Q _{0,01} = 0,78140
	8L	4	18,75	4,57	0,79	0,0992	Q _{0,05} = 0,68410
	LM	4	17,50	3,42	0,97	0,8212	Q = 0,44699 <i>p</i> > 0,05
	TS	4	19,95	2,38	0,76	0,0590	

Tabla A-6.18. Tabla de análisis de la varianza para densidad a cosecha de plantas de soja (pl ml⁻¹) en experimento de manejo supresor de *Acroptilon repens* L. Sitio:ESFA, temporada 2006/07.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Modelo	83,50	6	13,92	0,86	0,5594
Tratamiento	22,25	3	7,42	0,46	0,7193
Bloque	61,25	3	20,42	1,26	0,3462
Error	146,25	9	16,25		
Total	229,75	15			

Tabla A-6.19. Pruebas de normalidad y homocedasticidad para rendimiento en grano de soja (13,5 % H) en experimento de manejo supresor de *Acroptilon repens* L. Sitio:ESFA, temporada 2006/07. (4L = glifosato 4L PC ha⁻¹; 8L = glifosato 8L PC ha⁻¹; TS = testigo sucio; LM = limpio manual). PC = producto comercial, glifosato 48 %.

Cultivo	Normalidad (Shapiro-Wilks)						Homocedasticidad (Cochran)	
	Control	n	Media	D.E.	W	p		
Maíz	4L	4	5,59	0,30	0,99	0,9385	Q _{0,01} = 0,78140	
	8L	4	4,07	1,03	0,83	0,1740	Q _{0,05} = 0,68410	
	LM	4	3,21	1,21	0,90	0,4535	Q = 0,41043 $p > 0,05$	
	TS	4	4,28	0,97	0,82	0,1480		

Tabla A-6.20. Tabla de análisis de la varianza para rendimiento en grano seco de soja (13,5 % H) en experimento de manejo supresor de *Acroptilon repens* L. Sitio:ESFA, temporada 2006/07.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Modelo	12,36	6	2,06	1,88	0,1899
Tratamiento	11,59	3	3,86	3,52	0,0620
Bloque	0,77	3	0,26	0,23	0,8701
Error	9,87	9	1,10		
Total	22,23	15			

Tabla A-6.21. Pruebas de normalidad y homocedasticidad para porcentaje de transmisión de luz (registro bajo canopia de cultivo) para maíz y soja en experimento de manejo supresor de *Acroptilon repens* L. Sitio:ESFA, temporada 2006/07. (4L = glifosato 4L PC ha⁻¹; 8L = glifosato 8L PC ha⁻¹; TS = testigo sucio; LM = limpio manual). PC = producto comercial, glifosato 48 %.

Cultivo	Normalidad (Shapiro-Wilks)						Homocedasticidad (Cochran)	
	Control	n	Media	D.E.	W	p		
Maíz	4L	4	17,83	10,34	0,76	0,0529	Q _{0,01} = 0,52090	
	8L	4	24,50	13,62	0,94	0,6239	Q _{0,05} = 0,43770	
	LM	4	19,85	1,72	0,97	0,8312	Q = 0,36634 $p > 0,05$	
	TS	4	35,35	11,89	0,90	0,4676		
Soja	4L	4	33,03	12,53	0,87	0,3108		
	8L	4	44,70	8,57	0,96	0,7298		
	LM	4	48,88	7,85	0,98	0,8770		
	TS	4	42,63	17,61	0,90	0,4536		

Tabla A-6.22. Tabla de análisis de la varianza para porcentaje de transmisión de luz (registro bajo canopia de cultivo) para maíz y soja en experimento de manejo supresor de *Acroptilon repens* L. Sitio:ESFA, temporada 2006/07.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Modelo	4417,79	10	441,78	3,64	0,0060
Cultivo	2570,45	1	2570,45	21,20	0,0002
Control	777,40	3	259,13	2,14	0,1259
Bloque	571,48	3	190,49	1,57	0,2261
Cultivo x Control	498,47	3	166,16	1,37	0,2791
Error	2545,95	21	121,24		
Total	6963,74	31			

Tabla A-6.23. Pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) y homocedasticidad (Cochran) para la biomasa aérea y subterránea de *Acroptilon repens* L. en experimento con cultivo de maíz RR supresor de la maleza invasora. Sitio LUNA. Temporadas 2007/08 (año 1) y 2008/09 (año 2).

Variable	Tratamiento	n	Media	D.E.	W	p	
LN_BS (año 1)	Normalidad	4L	5	0,30	0,86	0,81	0,1049
		4Lx2	5	-1,04	1,28	0,98	0,9238
		8L	5	-3,05	1,56	0,86	0,2748
		LM	5	0,99	0,64	0,97	0,8927
		SC	5	2,00	0,54	0,88	0,3420
		TS	5	1,76	0,55	0,81	0,1030
Homocedasticidad	Valor estadístico del test (Q)		Valor crítico Q (alfa=5%)		Valor crítico Q(alfa=1%)		
	0,42009		0,48030		0,56350		
BS (año 2)	Normalidad	SC-SC	3	9,46	1,81	0,87	0,3067
		TS-4L	3	3,23	1,81	1,00	0,9307
		4Lx2-4L	3	0,30	0,33	0,78	0,0568
		4L-4L	3	0,99	0,60	0,81	0,1277
		TS-TS	3	5,00	1,00	0,82	0,1534
		LM-TS	3	5,94	0,16	0,78	0,0568
Homocedasticidad	Valor estadístico del test (Q)		Valor crítico Q (alfa=5%)		Valor crítico Q(alfa=1%)		
	0,40754		0,61610		0,72180		
LN_BA (año 2)	Normalidad	SC-SC	3	3,46	0,53	0,91	0,4219
		TS-4L	3	1,26	0,46	0,91	0,4006
		4Lx2-4L	3	-0,74	0,95	0,90	0,3948
		4L-4L	3	0,21	0,42	0,97	0,6720
		TS-TS	3	1,53	0,39	0,98	0,7120
		LM-TS	3	0,45	0,09	0,98	0,7038
Homocedasticidad	Valor estadístico del test (Q)		Valor crítico Q (alfa=5%)		Valor crítico Q(alfa=1%)		
	0,52311		0,61610		0,72180		

Tabla A-6.24. Cuadro de análisis de la varianza para la comparación entre tratamientos mediante la biomasa subterránea de *Acroptilon repens* L. transformada por logaritmo natural (LN_BS) en experimento de campo con cultivo de maíz RR supresor de la maleza invasora. Sitio LUNA. Temporada 2007/08 (año 1).

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Modelo	104,10	9	11,57	20,71	< 0,0001
Tratamiento	92,11	5	18,42	32,98	< 0,0001
Bloque	11,99	4	3,00	5,37	0,0042
Error	11,17	20	0,56		
Total	115,27	29			

Tabla A-6.25. Cuadro de análisis de la varianza para la comparación entre tratamientos mediante la biomasa subterránea de *Acroptilon repens* L. (BS) en experimento de campo con cultivo de maíz RR supresor de la maleza invasora. Sitio LUNA. Temporada 2008/09 (año 2).

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Modelo	175,11	7	25,02	17,40	0,0001
Tratamiento	173,40	5	34,68	24,12	< 0,0001
Bloque	1,72	2	0,86	0,60	0,5690
Error	14,38	10	1,44		
Total	189,49	17			

Tabla A-6.26. Pruebas de normalidad y homocedasticidad para densidad de ramets de *Acroptilon repens* L. correspondiente al rebrote posterior a la primera aplicación de glifosato (10/03/2008) en experimento de manejo supresor. Sitio:LUNA, temporada 2007/08. (4L = glifosato 4L PC ha⁻¹; 8L = glifosato 8L PC ha⁻¹; TS = testigo sucio; LM = limpio manual). PC = producto comercial, glifosato 48 %.

Cultivo	Normalidad (Shapiro-Wilks)					Homocedasticidad (Cochran)
	n	Media	D.E.	W	p	
4L	5	24,20	14,34	0,88	0,3647	Q _{0,01} = 0,72120
8L	5	13,20	9,20	0,87	0,3130	Q _{0,05} = 0,62870
LM	5	51,00	15,28	0,83	0,1597	Q = 0,37802 p > 0,05
TS	5	46,60	9,69	0,87	0,3060	

Tabla A-6.27. Tabla de análisis de la varianza para densidad de ramets de *Acroptilon repens* L. correspondiente al rebrote posterior a la primera aplicación de glifosato (10/03/2008) en experimento de manejo supresor. Sitio:LUNA, temporada 2007/08.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Modelo	6028,95	7	861,28	7,81	0,0011
Tratamiento	4880,95	3	1626,98	14,76	0,0002
Bloque	1148,00	4	287,00	2,60	0,0892
Error	1322,80	12	110,23		
Total	7351,75	19			

Tabla A-6.28. Cuadro de análisis de la varianza no paramétrico (Kruskal Wallis) para la comparación entre tratamientos mediante la densidad de ramets de *Acroptilon repens* L. en experimento de campo con cultivo de maíz RR supresor de la maleza invasora. Sitio LUNA. Temporada 2008/09 (año 2). Las siglas para tratamiento separadas por guion indican la asignación en año 1 y año 2 respectivamente a la misma unidad experimental (SC = sin cultivo; TS = testigo sucio con cultivo; 4L = glifosato 4 L PC ha⁻¹; 4Lx2 = dos aplicaciones de glifosato 4 L PC ha⁻¹; LM = limpio manual; 8L = glifosato 8 L PC ha⁻¹).

Trat.	n	Medias	D.E.	Medianas	Promedio rangos	gl	C	H	p
SC-SC	3	8,33	4,73	10,00	17,33	6	0,98	17,09	0,0076
TS-4L	3	3,33	1,53	3,00	11,83				
4Lx2-4L	3	1,00	0,00	1,00	6,00				
4L-4L	3	1,33	0,58	1,00	7,17				
TS-TS	3	6,00	1,73	5,00	15,67				
LM-TS	3	7,00	2,65	6,00	17,00				
8L-8L	3	0,00	0,00	0,00	2,00				

Tabla A-6.29. Cuadro de análisis de la varianza para la comparación entre tratamientos mediante la biomasa aérea de *Acroptilon repens* L. transformada por logaritmo natural (LN_BA) en experimento de campo con cultivo de maíz RR supresor de la maleza invasora. Sitio LUNA. Temporada 2008/09 (año 2).

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Modelo	31,27	7	4,47	13,89	0,0002
Tratamiento	31,01	5	6,20	19,29	0,0001
Bloque	0,25	2	0,13	0,40	0,6834
Error	3,21	10	0,32		
Total	34,48	17			

Tabla A-6.30. Tabla de análisis de la varianza no paramétrico (Kruskal Wallis) para densidad de plantas de maíz a cosecha (pl ml⁻¹) en experimento de campo con cultivo de maíz RR supresor de la maleza invasora *Acroptilon repens* L. Sitio LUNA. Temporada 2007/08 (año 1). TS = testigo sucio; 4L = glifosato 4 L PC ha⁻¹; 4Lx2 = dos aplicaciones de glifosato 4 L PC ha⁻¹; LM = limpio manual; 8L = glifosato 8 L PC ha⁻¹).

Tratamiento	n	Medias	D.E.	H	p
4L	5	8,60	0,55	9,97	0,0304
4Lx2	5	10,00	0,79		
8L	5	7,76	1,09		
LM	5	9,20	1,30		
TS	5	8,80	0,84		

Tabla A-6.31. Pruebas de normalidad y homocedasticidad para altura de plantas de maíz (cm) en experimento de manejo supresor de *Acroptilon repens* L. Sitio:ESFA, temporada 2006/07. (4L = glifosato 4L PC ha⁻¹; 8L = glifosato 8L PC ha⁻¹; TS = testigo sucio; LM = limpio manual). PC = producto comercial, glifosato 48 %.

Cultivo	Normalidad (Shapiro-Wilks)					Homocedasticidad (Cochran)
	n	Media	D.E.	W	p	
4L	5	194,14	15,81	0,92	0,5960	Q _{0,01} = 0,63290
4Lx2	5	194,60	18,92	0,90	0,4518	Q _{0,05} = 0,54410
8L	5	189,74	7,75	0,96	0,8275	Q = 0,46889 $p > 0,05$
LM	5	197,20	15,58	0,87	0,2982	
TS	5	174,46	28,35	0,80	0,0943	

Tabla A-6.32. Cuadro de análisis de la varianza para la comparación de altura de plantas de maíz en experimento de manejo supresor de *Acroptilon repens* L. Sitio LUNA. Temporada 2007/08 (año 1).

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Modelo	5554,87	8	694,36	3,75	0,0117
Tratamiento	1658,47	4	414,62	2,24	0,1103
Bloque	3896,39	4	974,10	5,26	0,0067
Error	2961,10	16	185,07		
Total	8515,97	24			

Tabla A-6.33. Pruebas de normalidad y homocedasticidad para biomasa aérea de plantas de maíz en experimento de manejo supresor de *Acroptilon repens* L. Sitio:LUNA, temporada 2007/08. (4L = glifosato 4L PC ha⁻¹; 4Lx2 = dos aplicaciones de glifosato 4L PC ha⁻¹; 8L = glifosato 8L PC ha⁻¹; TS = testigo sucio; LM = limpio manual). PC = producto comercial, glifosato 48 %.

Cultivo	Normalidad (Shapiro-Wilks)					Homocedasticidad (Cochran)
	n	Media	D.E.	W	p	
4L	5	5159,20	1176,64	0,94	0,6723	Q _{0,01} = 0,63290
4Lx2	5	4429,00	263,73	0,80	0,1000	Q _{0,05} = 0,54410
8L	5	5304,00	428,24	0,87	0,3247	Q = 0,48595 $p > 0,05$
LM	5	5031,60	1367,99	0,89	0,4067	
TS	5	3720,60	584,98	0,98	0,9484	

Tabla A-6.34. Cuadro de análisis de la varianza para la comparación de biomasa aérea de plantas de maíz en experimento de manejo supresor de *Acroptilon repens* L. Sitio LUNA. Temporada 2007/08 (año 1).

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Modelo	13421178,88	8	1677647,36	2,54	0,0533
Bloque	4850507,44	4	1212626,86	1,84	0,1708
Tratamiento	8570671,44	4	2142667,86	3,25	0,0394
Error	10553679,76	16	659604,99		
Total	23974858,64	24			

Tabla A-6.35. Tabla de análisis de la varianza no paramétrico (Kruskal Wallis) para número de mazorcas por metro lineal de surco en experimento de campo con cultivo de maíz RR supresor de la maleza invasora *Acroptilon repens* L. Sitio LUNA. Temporada 2007/08 (año 1). TS = testigo sucio; 4L = glifosato 4 L PC ha⁻¹; 4Lx2 = dos aplicaciones de glifosato 4 L PC ha⁻¹; LM = limpio manual; 8L = glifosato 8 L PC ha⁻¹.

Tratamiento	n	Medias	D.E.	H	p
4L	5	9,80	1,92	0,79	0,9339
4Lx2	5	9,66	1,68		
8L	5	9,76	0,43		
LM	5	9,20	1,30		
TS	5	9,00	1,41		

Tabla A-6.36. Pruebas de normalidad y homocedasticidad para biomasa de mazorcas de maíz por metro lineal de surco en experimento de manejo supresor de *Acroptilon repens* L. Sitio:LUNA, temporada 2007/08. (4L = glifosato 4L PC ha⁻¹; 4Lx2 = dos aplicaciones de glifosato 4L PC ha⁻¹; 8L = glifosato 8L PC ha⁻¹; TS = testigo sucio; LM = limpio manual). PC = producto comercial, glifosato 48 %.

Cultivo	Normalidad (Shapiro-Wilks)					Homocedasticidad (Cochran)
	n	Media	D.E.	W	p	
4L	5	2223,80	92,16	0,79	0,0805	Q _{0,01} = 0,63290
4Lx2	5	2199,40	669,67	0,98	0,9053	Q _{0,05} = 0,54410
8L	5	2269,00	250,30	0,91	0,5413	Q = 0,48984 p > 0,05
LM	5	2055,20	811,64	0,90	0,4783	
TS	5	1706,00	408,03	0,81	0,1101	

Tabla A-6.37. Tabla de análisis de la varianza para peso de mazorcas de maíz por metro lineal en experimento de manejo supresor de *Acroptilon repens* L. Sitio:LUNA, temporada 2007/08.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Modelo	2911525,28	8	363940,66	1,65	0,1863
Tratamiento	1052882,64	4	263220,66	1,20	0,3504
Bloque	1858642,64	4	464660,66	2,11	0,1267
Error	3520796,16	16	220049,76		
Total	6432321,44	24			

Tabla A-6.38. Pruebas de normalidad y homocedasticidad para biomasa relativa de mazorcas de maíz (gr pl⁻¹) en experimento de manejo supresor de *Acroptilon repens* L. Sitio:LUNA, temporada 2007/08. (4L = glifosato 4L PC ha⁻¹; 4Lx2 = dos aplicaciones de glifosato 4L PC ha⁻¹; 8L = glifosato 8L PC ha⁻¹; TS = testigo sucio; LM = limpio manual). PC = producto comercial, glifosato 48 %.

Cultivo	Normalidad (Shapiro-Wilks)					Homocedasticidad (Cochran)
	n	Media	D.E.	W	p	
4L	5	259,84	25,99	0,82	0,1422	Q _{0,01} = 0,63290
4Lx2	5	219,40	63,64	0,83	0,1550	Q _{0,05} = 0,54410
8L	5	303,68	77,21	0,93	0,6502	Q = 0,35141 p > 0,05
LM	5	219,18	62,17	0,86	0,2752	
TS	5	195,42	49,12	0,95	0,7782	

Tabla A-6.39. Tabla de análisis de la varianza para biomasa relativa de mazorcas de maíz (gr pl⁻¹) en experimento de manejo supresor de *Acroptilon repens* L. Sitio:LUNA, temporada 2007/08.

F.V.	SC	gl	CM	F	p
Modelo	55960,98	8	6995,12	2,31	0,0729
Tratamiento	36463,73	4	9115,93	3,02	0,0496
Bloque	19497,25	4	4874,31	1,61	0,2196
Error	48364,99	16	3022,81		
Total	104325,97	24			

Tabla A-6.40. Pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) para la relación BM:BA (biomasa de mazorcas / biomasa aérea de la planta de maíz) en experimento de manejo supresor de *Acroptilon repens* L. Sitio:LUNA, temporada 2007/08. (4L = glifosato 4L PC ha⁻¹; 4Lx2 = dos aplicaciones de glifosato 4L PC ha⁻¹; 8L = glifosato 8L PC ha⁻¹; TS = testigo sucio; LM = limpio manual). PC = producto comercial, glifosato 48 %.

Tratamiento	Variable	n	Media	D.E.	W	p
4L	BM:BA	5	0,72	0,16	0,79	0,0788
	aseno(raiz(BM:BA))	5	0,44	0,15	0,79	0,0720
4Lx2	BM:BA	5	0,79	0,16	0,98	0,9214
	aseno(raiz(BM:BA))	5	0,50	0,16	0,98	0,9130
8L	BM:BA	5	0,70	0,05	0,57	< 0,0001
	aseno(raiz(BM:BA))	5	0,42	0,04	0,57	< 0,0001
LM	BM:BA	5	0,68	0,07	0,91	0,5054
	aseno(raiz(BM:BA))	5	0,40	0,07	0,91	0,5054
TS	BM:BA	5	0,77	0,13	0,73	0,0198
	aseno(raiz(BM:BA))	5	0,48	0,13	0,74	0,0208

Tabla A-6.41. Tabla de análisis de la varianza no paramétrico (Kruskal Wallis) para la relación BM:BA en plantas de maíz para experimento de manejo supresor de la maleza invasora *Acroptilon repens* L. Sitio LUNA. Temporada 2007/08 (año 1). TS = testigo sucio; 4L = glifosato 4 L PC ha⁻¹; 4Lx2 = dos aplicaciones de glifosato 4 L PC ha⁻¹; LM = limpio manual; 8L = glifosato 8 L PC ha⁻¹).

Tratamiento	n	Medias	D.E.	H	p
4L	5	0,44	0,15	1,78	0,7039
4Lx2	5	0,50	0,16		
8L	5	0,42	0,04		
LM	5	0,40	0,07		
TS	5	0,48	0,13		

Tabla A-6.42. Pruebas de normalidad y homocedasticidad para rendimiento en grano de maíz (14 % H; kg ha⁻¹) en experimento de manejo supresor de *Acroptilon repens* L. Sitio:LUNA, temporada 2007/08. (4L = glifosato 4L PC ha⁻¹; 4Lx2 = dos aplicaciones de glifosato 4L PC ha⁻¹; 8L = glifosato 8L PC ha⁻¹; TS = testigo sucio; LM = limpio manual). PC = producto comercial, glifosato 48 %.

Cultivo	Normalidad (Shapiro-Wilks)					Homocedasticidad (Cochran)
	n	Media	D.E.	W	p	
4L	5	12776,18	1208,98	0,85	0,2358	Q _{0,01} = 0,63290
4Lx2	5	12842,64	4362,60	0,91	0,4920	Q _{0,05} = 0,54410
8L	5	11954,93	1390,94	0,93	0,6148	Q = 0,52937 p > 0,05
LM	5	11204,33	5654,46	0,88	0,3699	
TS	5	9246,14	2448,73	0,92	0,5485	

Tabla A-6.43. Tabla de análisis de la varianza para rendimiento en grano de maíz (14 % H; kg ha-1) en experimento de manejo supresor de *Acroptilon repens* L. Sitio:LUNA, temporada 2007/08.

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p</i>
Modelo	208524782,22	8	26065597,78	5,43	0,0020
Tratamiento	43753176,19	4	10938294,05	2,28	0,1060
Bloque	164771606,03	4	41192901,51	8,58	0,0007
Error	76819526,08	16	4801220,38		
Total	285344308,29	24			