

Cambios florísticos en comunidades de malezas: un marco conceptual basado en reglas de ensamblaje

SANTIAGO L. POGGIO

IFEVA/CONICET - Cátedra de Producción Vegetal, Departamento de Producción Vegetal, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Ciudad de Buenos Aires, Argentina

RESUMEN. La agricultura ofrece situaciones interesantes para estudiar la sucesión ecológica en comunidades de malezas. Existe evidencia empírica que indica que la composición florística de las comunidades de malezas se modifica ante cambios ambientales y tecnológicos, lo que ha sido interpretado en el marco de la teoría de sucesión. A su vez, las reglas de ensamblaje proveen un marco conceptual útil para describir y predecir los patrones de cambio en comunidades de malezas. El objetivo de este artículo es presentar la aplicación de un enfoque basado en las reglas de ensamblaje de comunidades para estudiar los cambios florísticos en comunidades de malezas. Las reglas de ensamblaje se asocian con factores específicos que explican los patrones observados a nivel de comunidad. Estas reglas operan a modo de filtros que restringen el número de especies del conjunto regional que forman las comunidades locales. El conjunto de especies es definido aquí en tres dominios espaciales: el geográfico, el paisaje y el tipo de hábitat. En escalas espaciales extensas (1000-10000 km²), el conjunto de especies es determinado por los factores que regulan las tasas de especiación y extinción y la migración de plantas entre regiones distantes. Los efectos de la complejidad del paisaje son mayores a nivel regional, la dispersión aumenta su influencia en los mosaicos de parches (100 m²-10 ha), mientras que la heterogeneidad de hábitat es más importante a nivel de parche (1-1000 m²-1 ha). En parcelas pequeñas (<10 m²), las comunidades vegetales son moduladas por las interacciones bióticas, la fertilidad del suelo, los estreses abióticos y los micro-disturbios. El filtrado de especies del conjunto regional es el resultado de las limitaciones a la dispersión de las especies dentro de la región y las restricciones impuestas por el ambiente abiótico y las interacciones bióticas a nivel local. Las reglas de ensamblaje de comunidades proveen un marco conceptual flexible para construir modelos descriptivos de las trayectorias sucesionales en comunidades de malezas ante cambios en los sistemas agrícolas.

[Palabras clave: conjunto de especies, dinámica de comunidades de malezas, dispersión, disturbio, ensamblaje de comunidades]

ABSTRACT. Understanding weed shifts by applying the assembly rules framework: Agriculture provides interesting situations to study ecological succession in weed communities. There is empirical evidence of floristic shifts in weed communities due to both environmental and technological changes, which have been interpreted in the light of succession theory. In turn, the assembly rules framework has proved to be useful to describe and predict patterns of change in communities. The aim of this paper is to present the application of an approach based on community assembly rules to study floristic changes in weed communities. Assembly rules are associated with specific factors that explain the patterns observed in a community. Assembly rules operate as a filter restricting the number of species of the regional pool that occur in local communities. The regional species pool is defined by means of a hierarchical classification as three nested spatial domains: geographic, landscape and habitat type. At large spatial scales (1000-10000 km²), the species pool is determined by the factors regulating the rates of both speciation and extinction and plant migrations between distant regions. Landscape complexity effects are higher at regional level. While dispersion increases its influence in mosaics of patches (100 m²-10 ha), habitat heterogeneity is more important in smaller patches (1-1000 m²-1 ha). In small plots (<10 m²), plant communities are modulated by biotic interactions, soil fertility, abiotic stress and micro-disturbances. Species from the regional pool are filtering out by the limitations to dispersal within the region and the restrictions imposed by both the abiotic environment and biotic interaction at local scale. Community assembly rules provide a flexible framework for building descriptive models of successional trajectories in weed communities in response to changes in agricultural systems.

[Keywords: community assembly, dispersal, disturbance, species pool, weed community dynamics]

✉ IFEVA/CONICET - Cátedra de Producción Vegetal, Departamento de Producción Vegetal, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Av. San Martín 4453 (C1417DSE) Ciudad de Buenos Aires, Argentina. spoggio@agro.uba.ar

Recibido: 17 de junio de 2011; Fin de arbitraje: 10 de octubre de 2011; Revisión recibida: 13 de diciembre de 2011; Aceptado: 7 de marzo de 2012

INTRODUCCIÓN

Los agricultores y agrónomos intervienen con sus decisiones de manejo en la estructuración y funcionamiento de las comunidades bióticas que acompañan a los cultivos. En cualquier tipo de producción, los cultivos coexisten con numerosas poblaciones vegetales y animales, las que interactúan entre sí en distintos niveles tróficos y con el ambiente donde cohabitan. Sin embargo, las comunidades bióticas resultan muy modificadas por las prácticas agrícolas, orientadas a mejorar y homogeneizar el ambiente para maximizar el rendimiento de los cultivos. Así, desde una perspectiva ecológica, las prácticas agrícolas aumentan la disponibilidad de recursos (e.g., labranzas, fertilización y riego), aseguran el establecimiento del cultivo (e.g., labranzas, fecha de siembra, regulación de la densidad y curado de semillas), y eliminan o previenen la incidencia de las poblaciones que reducen los rendimientos (e.g., competidores, herbívoros y parásitos). En el caso de las malezas, los agricultores toman medidas para reducir su abundancia y así reducir las pérdidas de rendimiento.

Las comunidades de malezas son afectadas por la repetición anual de las prácticas agrícolas en los lotes de cultivo (Soriano 1971). Por otro lado, las malezas responden a los cambios ambientales en distintas escalas, como las variaciones estacionales e interanuales del clima, los ciclos agrícolas sucesivos, las adopciones de nuevas tecnologías y los cambios de más largo plazo, como la erosión del suelo y el cambio climático (Ghersa & León 1999; Martínez-Ghersa et al. 2000). Los efectos puntuales de las prácticas agrícolas, como también la dominancia del cultivo durante su ciclo de crecimiento, impactan sobre las malezas a través de las variaciones en los flujos de materia, energía e información. Estos cambios modifican tanto la diversidad y composición de especies de las comunidades de malezas como su abundancia (biomasa y densidad de individuos).

La producción agropecuaria ofrece situaciones interesantes para aplicar los conceptos teóricos sobre el ensamble de comunidades para estudiar la sucesión ecológica en comunidades de malezas (Swanton et al. 1993; Ghersa & León 1999; Martínez-Ghersa et al. 2000). La sucesión es el proceso de cambio direccional, gradual y continuo en la composición florística de

una comunidad. Los cambios florísticos ocurren cuando el ambiente cambia sensible y continuamente durante varias campañas agrícolas. Así, en las comunidades de malezas se identifican estados sucesivos que definen una trayectoria sucesional (Swanton et al. 1993; Ghersa & León 1999; Martínez-Ghersa et al. 2000). A su vez, las reglas de ensamblaje proveen un marco conceptual accesible para describir y predecir los patrones de cambio en las comunidades (Diamond 1975; Weiher & Keddy 1999), ya aplicado a estudios sobre malezas (Booth & Swanton 2002; Storkey et al. 2010).

El propósito de este trabajo es presentar la aplicación de un enfoque basado sobre las reglas de ensamblaje de comunidades para estudiar los cambios florísticos en comunidades de malezas. Después de definir comunidad de malezas se presenta un marco conceptual breve sobre reglas de ensamblaje en comunidades. Luego, se aborda la definición del conjunto de especies de comunidades de malezas y los factores que lo restringen en distintas escalas, con especial atención en los efectos de la dispersión, el ambiente abiótico y las interacciones bióticas. Por último, se presenta un ejemplo de aplicación basado sobre una descripción breve de la sucesión en comunidades de malezas en las Pampas, que servirá de apoyo para guiar la discusión de los conceptos expuestos previamente (Caja 1).

DEFINICIÓN DE COMUNIDAD DE MALEZAS

En sentido amplio, una comunidad es la totalidad de los organismos que ocupan simultáneamente un área en estudio. Así definidas, las comunidades bióticas en sistemas cultivados incluyen plantas superiores, el cultivo y las malezas, y organismos de otros taxones que habitan el suelo y el espacio aéreo (e.g., hongos y bacterias, artrópodos y vertebrados). En consecuencia, el rendimiento de los cultivos es el resultado de los efectos del ambiente físico (recursos y reguladores) sobre su crecimiento y desarrollo, como también de las interacciones establecidas con los demás organismos con que comparten espacio y tiempo. Así, algunos organismos pueden reducir de manera sensible los rendimientos cuando están presentes en densidades elevadas, mientras que otros actúan, directa o indirectamente, como cofactores en su

definición. Por ejemplo, la competencia con las malezas por lo general restringe la disponibilidad de recursos, mientras que la simbiosis con bacterias fijadoras de nitrógeno provee este nutriente en leguminosas como soja o arveja. Si bien las interacciones entre cultivos, malezas y otros taxones son numerosas, los estudios en comunidades arvenses en particular se concentran en el cultivo y las malezas acompañantes. Por esta razón, usualmente se hace referencia a comunidades cultivo/malezas, definidas según el cultivo y el lugar de estudio (e.g., las comunidades de malezas de los cultivos de soja en la Pampa Ondulada de Argentina, de la Fuente et al. 1999).

EL ENSAMBLAJE DE LAS COMUNIDADES DE MALEZAS

La estructuración de las comunidades es concebida conceptualmente como un proceso de ensamblaje que progresa siguiendo la acción de un conjunto de 'reglas' (Diamond 1975; Weiher & Keddy 1999). Las 'reglas de ensamblaje' se asocian a factores específicos que actúan con magnitudes variables en distintas escalas y explican los patrones observados en las comunidades. Estos factores actúan sobre el 'conjunto de especies' a modo de filtros organizados jerárquicamente (Keddy 1992). Este proceso se concibe como un 'filtrado de especies' en el que los factores involucrados restringen el número de especies del conjunto regional que conforma las comunidades locales (Keddy 1992). Según este modelo, las especies de plantas pueden agruparse de acuerdo con su respuesta funcional ante cambios en la magnitud y las características de los factores asociados a cada filtro ambiental. De esta manera se definen grupos de 'tipos funcionales' retenidos y, en consecuencia, también se determina la composición de especies de la comunidad (Keddy 1992). Además, esta aproximación permite predecir las respuestas funcionales de atributos particulares de las plantas ante cambios ambientales (Díaz et al. 1999).

A continuación, se presentarán los pasos para definir el 'conjunto de especies' de una comunidad de malezas. Para esto, se utiliza un abordaje que conjuga aproximaciones basadas en la similitud ambiental entre tipos de hábitat distintos (Pärtel et al. 1996), la funcional (Keddy 1992) y la fitosociológica (Zobel et al. 1998). Además, el conjunto de especies es

definido siguiendo un criterio de anidamiento jerárquico en tres dominios espaciales: el geográfico, el de paisaje y de tipo de hábitat (Figura 1) (Zobel et al. 1998; Bestelmeyer et al. 2003). Esta clasificación permite identificar qué procesos ecológicos restringen el tamaño del conjunto de especies en cada nivel. Por último, discuten los factores involucrados en el filtrado del conjunto de especies en los distintos niveles.

EL CONJUNTO DE ESPECIES DE LAS COMUNIDADES DE MALEZAS

En general, un conjunto de especies está compuesto por el grupo de especies potencialmente capaces de coexistir en una comunidad (Eriksson, 1993). En comunidades vegetales, un conjunto de especies es el grupo seleccionado a partir de una flora que se obtiene al confeccionar una lista de las especies presentes dentro de ciertos límites geográficos (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974). Los límites del conjunto de especies están comprendidos en el dominio geográfico donde se describió la flora, tal como una región fitogeográfica o un área con límites políticos definidos (Figura 1). Una región es el área geográfica de un tamaño suficientemente grande para comprender condiciones climáticas y fisonómicas bastante homogéneas (Zobel et al. 1998). En ocasiones, también es necesario definir el tipo de vegetación de la comunidad objetivo (e.g., un bosque caducifolio o un pastizal calcáreo). Entonces, el conjunto regional de especies es definido como el reservorio de especies capaces de dispersarse hacia los sitios ocupados por la comunidad objetivo dentro de los límites de región. El conjunto regional se restringe a los tipos de paisajes que albergan las especies capaces de arribar y coexistir en el hábitat estudiado, definiendo así el conjunto de especies del paisaje, también denominado conjunto local por equipararlo a una localidad en la región (Figura 1) (Pärtel et al. 1996; Zobel et al. 1998). Por último, el conjunto de especies de la comunidad objetivo es el número total de especies allí encontradas. En general, se supone que la riqueza de especies medida en las parcelas de muestreo es determinada por el tamaño del conjunto de la comunidad (Figura 1) (Ricklefs & Schluter 1993; Pärtel et al. 1996).

Según esta clasificación, la flora de malezas es el subconjunto de la flora regional restringido

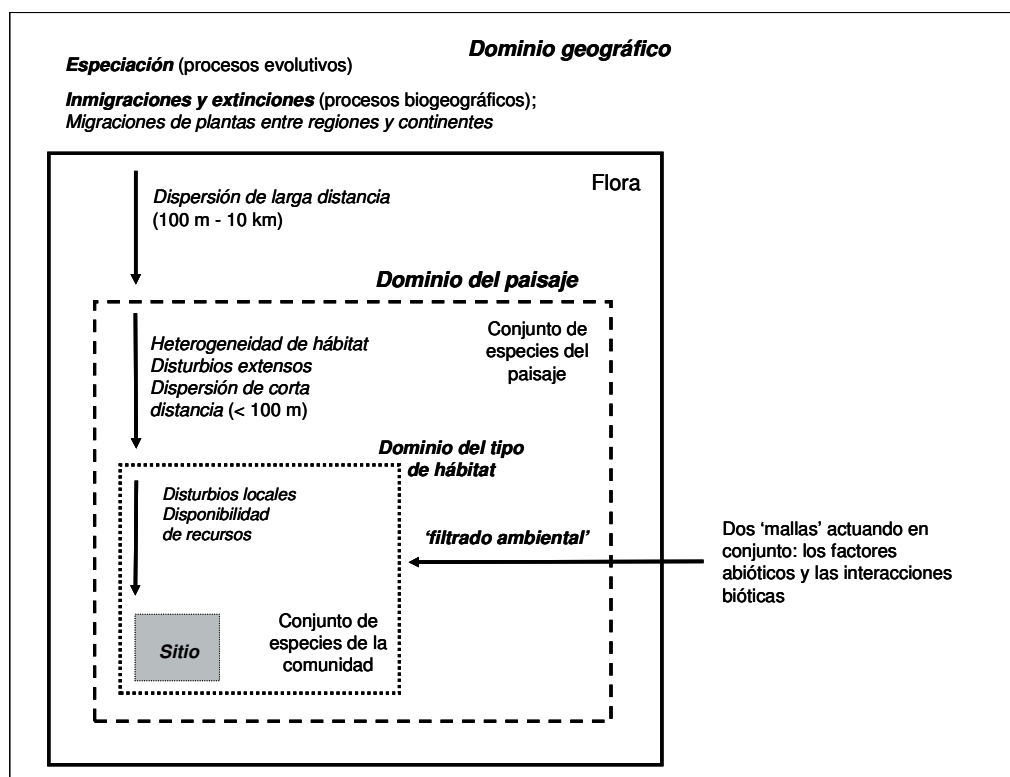


Figura 1. Esquema de los procesos ecológicos involucrados en el filtrado del conjunto de especies de la comunidad. Los procesos están anidados jerárquicamente en los dominios geográfico, del paisaje y el tipo de hábitat. El sitio indica la unidad de muestreo (cuadro, parcela o lote agrícola) a partir de la cual se caracteriza la comunidad objetivo (a partir de Pärtel et al. 1996; Zobel 1997; Zobel et al. 1998; Bestelmeyer et al. 2003).

Figure 1. Diagram of the ecological processes involved in the filtering of the community species pool. Processes are hierarchically nested within the geographical, landscape and habitat domains. The sampling unit is indicated as the 'site' (quadrat, plot, or field), from which the target community is characterised (from Pärtel et al. 1996; Zobel 1997; Zobel et al. 1998; Bestelmeyer et al. 2003).

a la comunidad objetivo estudiada en un ambiente agrícola particular, que puede acotarse a determinado sistema de producción, cultivo o estación del año. Por último, el conjunto de especies de una comunidad de malezas corresponde al número total de especies censadas en la comunidad objetivo. Esta clasificación según las escalas espaciales sigue la aproximación del método fitosociológico (Zobel et al. 1998), cuyo uso fue efectivo para estudiar las comunidades de malezas en las Pampas (León & Suero 1962; de la Fuente et al. 1999; Poggio et al. 2004, 2010).

FACTORES QUE RESTRINGEN AL CONJUNTO DE ESPECIES DE MALEZAS

En las escalas espaciales extensas y durante períodos largos, la diversidad y la composición de un conjunto de especies son determinadas por los factores que modulan

las tasas de especiación y extinción (Ricklefs & Schluter 1993). En general, la flora de una región (1000-10000 km²) es producto de los efectos del clima -en particular-, de la regulación de la disponibilidad de agua (i.e., estacionalidad y volumen anual de las lluvias, evapotranspiración) y de la carga anual de radiación solar, y de sus interacciones con la topografía y la heterogeneidad del mosaico de suelos. Por otro lado, la migración de plantas entre regiones distantes también contribuye en la formación de la flora de una región (Sauer 1988). La introducción de especies por las actividades humanas, ya sea intencional o no, es la forma principal en que se atraviesan las barreras geográficas (Richardson et al. 2000). Por ejemplo, la flora arvense de las Pampas se ha enriquecido de forma continua con especies exóticas ingresadas como contaminantes de la semilla de cultivos desde la expansión de la agricultura (Caja 1) (Poggio & Mollard 2010). La escala regional es la más amplia abarcada

aquí, por lo que no se abordarán los aspectos evolutivos y filogenéticos que determinan la flora regional en períodos muy largos (Whittaker et al. 2001).

Dentro de los límites de una región, el conjunto de especies de una comunidad es el resultado del filtrado de especies de la flora regional (Figura 1). El filtrado se caracteriza como las limitaciones a la dispersión de las especies dentro de la región y las restricciones impuestas por el ambiente abiótico (e.g., disturbios, disponibilidad de recursos, estrés ambiental, micro-ambiente térmico y lumínico) y las interacciones bióticas (e.g., competencia, herbivoría, parasitismo), cuya influencia varía con las escalas (Zobel et al. 1998). De esta manera, los efectos de la dispersión y la heterogeneidad de hábitats son mayores en escalas más amplias, mientras que el ambiente abiótico y las interacciones bióticas incrementan de forma progresiva su influencia hacia las escalas de mayor detalle (Ricklefs & Schluter 1993).

Limitaciones a la dispersión

La dispersión ejerce su mayor influencia en las escalas por lo común asociadas a mosaicos de parches (~100 m²-10 ha), mientras que la heterogeneidad de hábitat es más importante en parches de áreas más pequeñas (1-1000 m²) (Shmida & Wilson 1985). La dispersión de malezas es modulada por numerosos factores, como la presencia y el nivel de actividad de los agentes de dispersión (e.g., agua, viento, animales), la cantidad de propágulos y la heterogeneidad de los parches. Las plantas presentan estrategias diversas que facilitan su dispersión por agentes bióticos y abióticos; muchas de ellas se han ajustado con éxito a la agricultura (Benvenuti 2007). Las prácticas agrícolas pueden incrementar la movilidad de propágulos por eventos de dispersión secundaria, como es el caso de las semillas retenidas y luego dispersadas por la cosecha de los cultivos (Ballaré et al. 1987; Ghera et al. 1993), o los estolones y rizomas de plantas perennes fragmentados y transportados por las labranzas (Gugliemini & Satorre 2004).

La limitación de la cantidad de propágulos es una característica distintiva de las comunidades de malezas, ya que la fecundidad dentro de los ambientes cultivados es por lo general insuficiente para sostener poblaciones viables (Turnbull et al. 2000). Por esta razón, la heterogeneidad y la distribución espacial

de los parches no cultivados en el paisaje contribuirían a definir la disponibilidad de especies de malezas en los lotes agrícolas. Entonces, la dispersión desde hábitats vecinos con condiciones favorables para la reproducción (fuente), como los alambrados y bordes de cultivos, permitiría la presencia de algunas especies en las condiciones desfavorables que prevalecen en los ambientes cultivados (destino o sumidero). Estas funciones tienen especial importancia en regular el tamaño poblacional de especies que ocupan parches vecinos con ambientes contrastantes (relaciones fuente-destino) (Pulliam 1988) y en mantener la riqueza de especies en ambientes desfavorables (efectos de masa) (Shmida & Wilson 1985). En las relaciones fuente-destino, una subpoblación local (destino) persiste por la inmigración de individuos desde hábitats vecinos con fecundidad más altas (fuente). Si dicho flujo se interrumpiese, la subpoblación destino se extinguiría localmente porque la mortalidad excedería a la reproducción (Pulliam 1988). Los efectos de masa son el patrón emergente de las relaciones fuente-destino, establecidas por varias especies entre hábitat vecinos con ambientes muy contrastantes. Los efectos de masa se evidencian por el aumento de la riqueza de especies de la comunidad en el hábitat destino (Shmida & Wilson 1985). En ambientes agrícolas, se observó que la riqueza de malezas fue mayor en los bordes de los cultivos, lo que sugirió la ocurrencia de efectos de masa (Gabriel et al. 2006; Poggio et al. 2010). Los efectos de masa serían un proceso ecológico clave en la modulación de los cambios florísticos de las comunidades de malezas, por su aporte potencial de especies ante modificaciones en las prácticas agrícolas predominantes, como por ejemplo, el reemplazo de las labranzas por la siembra directa (Caja 1).

Restricciones del ambiente abiótico

El estrés ambiental y la disponibilidad de recursos son los principales factores del ambiente físico-químico que modulan el ensamblaje de comunidades cultivo/maleza. El estrés ambiental involucra principalmente los factores del clima asociados con las variaciones estacionales de las precipitaciones y la temperatura, incluidas las sequías prolongadas o las inundaciones. La disponibilidad de recursos también depende de los factores climáticos que definen la

longitud de la estación de crecimiento de las plantas en un sitio particular (e.g., períodos libres de heladas y nieve, estación de lluvias, carga anual de radiación solar), del tipo de suelo (e.g., fertilidad potencial, limitaciones de profundidad efectiva) y del manejo agrícola (e.g., fertilización, riego, leguminosas en las rotaciones de cultivos y la cantidad de años con agricultura continua).

La productividad de las comunidades cultivo/maleza disminuye en respuesta al estrés ambiental (e.g., déficit hídrico), mientras que aumenta con la fertilidad del suelo. A su vez, la riqueza de especies de la comunidad tiende a disminuir tanto con la reducción de la biomasa por efecto del estrés como con su aumento en suelos fértiles, ya que unas pocas especies toleran el estrés o dominan y excluyen por competencia a las subordinadas cuando la fertilidad es alta (Grime 1973). En comunidades de malezas, la riqueza y la equitatividad disminuyeron con el aumento de la productividad de los cultivos (Poggio & Ghersa 2011). Por otro lado, la riqueza de especies de las comunidades vegetales es regulada por los disturbios a través de las modificaciones en la productividad vegetal, la dinámica de los recursos edáficos, la distribución de las semillas en el perfil de suelo y la heterogeneidad de parches en el paisaje (Pickett et al. 1987; Ghersa & León 1999).

Los disturbios son eventos discretos y puntuales que eliminan, desplazan o dañan a uno o más individuos (o poblaciones) y crean sitios disponibles para el establecimiento de nuevos individuos (o poblaciones) en el sitio disturbado (Sousa 1984). Los disturbios agrícolas varían mucho entre sistemas de producción, y se distinguen de los naturales por su tipo, intensidad, frecuencia y superficie que cubren. Las prácticas agrícolas se repiten cada año en secuencias relativamente estables que comienzan con las labranzas, cuando son utilizadas, continúa con la siembra, eventualmente incluye una o más intervenciones para controlar adversidades bióticas, y finaliza con la cosecha (Soriano 1971; Martínez-Ghersa et al. 2000). La aplicación de las prácticas agrícolas en años sucesivos, en especial cuando se adoptan prácticas nuevas, producen cambios en la diversidad y la composición de las comunidades de malezas. En las Pampas, por ejemplo, el reemplazo de las labranzas por la siembra directa desencadenó cambios florísticos evidentes en

las comunidades de malezas (de la Fuente et al. 1999, 2006) (Caja 1).

Interacciones bióticas

La competencia es la principal interacción biótica en la modulación del ensamblaje de comunidades cultivo/maleza (Booth & Swanton 2002). Fue muy estudiada para entender el impacto negativo de las malezas sobre el rendimiento de los cultivos, mientras que otros efectos, como los patrones de disponibilidad de recursos y la presencia de otros organismos, han recibido una atención mucho menor (Radosevich et al. 2007). En este sentido, la dominancia del cultivo en las comunidades cultivo/malezas, y el manejo agronómico está orientado a que esto suceda, también tiene como resultado la supresión competitiva de las malezas acompañantes (Mohler & Liebman 1987; Poggio 2005; Poggio & Ghersa 2011). Por lo tanto, las características del cultivo y su manejo jugarán un papel clave en la reducción de los efectos de la competencia por malezas y en la estructuración de las jerarquías de competencia entre las especies de malezas que integran la comunidad. Por ejemplo, en cultivos que contrastan tanto en su morfología y comportamiento ecofisiológico como en su manejo agronómico, como los de arveja y de trigo, se observó que las comunidades de malezas asociadas difirieron en su diversidad y composición de especies (Poggio et al. 2004). Cuando el cultivo de arveja se sembró en mezclas con cebada, las comunidades de malezas tendieron a asemejarse a las de la monocultura del cereal (Mohler & Liebman 1987; Poggio 2005; Poggio & Ghersa 2011).

Además de la competencia, el ensamblaje de comunidades cultivo/maleza puede ser influenciado por interacciones bióticas con otros organismos (Swanton et al. 1993). Las malezas también pueden ser hospedantes de enfermedades de cultivo como refugio de enemigos naturales que actúan en el control biológico de plagas (Marshall et al. 2003; Kogan & Norris 2005). Por otro lado, el consumo de semillas por artrópodos o roedores reduce la abundancia de poblaciones de malezas (Marino et al. 1997). De esta manera, las interacciones entre las malezas y otros taxones son numerosas y complejas, y constituye un área del conocimiento muy poco estudiada, con implicaciones para entender tanto el ensamblaje de comunidades cultivo/maleza

como la provisión de servicios ecosistémicos en agroecosistemas (Shennan 2008).

CONCLUSIONES

Las reglas de ensamblaje de comunidades fueron presentadas aquí como una aproximación conceptual flexible para estudiar los cambios florísticos en comunidades de malezas. Por un lado, este marco ayuda a construir modelos conceptuales que describen las trayectorias sucesionales seguidas por distintas comunidades de malezas como resultado de los cambios en los sistemas agrícolas, tal como fue ejemplificado aquí para las Pampas. Por otro, los modelos basados en reglas de ensamblaje constituyen una herramienta sólida para generar escenarios alternativos que predigan los cambios florísticos ante innovaciones en el manejo agronómico. A su vez, este marco conceptual adquiere una robustez mayor cuando los factores asociados a reglas de ensamblaje son organizados jerárquicamente según las escalas espaciales y temporales en las que ejercen su mayor influencia sobre las comunidades.

AGRADECIMIENTOS. Parte de la información presentada aquí fue incluida en la ayuda didáctica 'Comunidades de malezas' del curso 'Malezas' dictado entre marzo y abril de 2011, el que forma parte del currículo de la Carrera de Ingeniería Agronómica de la Facultad de Agronomía (Universidad de Buenos Aires). Agradezco a Elba de la Fuente y Betina Kruk por sus comentarios a la versión preliminar de la ayuda didáctica, a Enrique Chaneton, Claudio Ghera y a dos revisores anónimos por sus sugerencias a este artículo.

BIBLIOGRAFÍA

- BALLARÉ, CL; AL SCOPEL; CM GHERSA & RA SÁNCHEZ. 1987. The population ecology of *Datura ferox* in soybean crops. A simulation approach incorporating seed dispersal. *Agric. Ecosyst. Environ.* **19**:177-188.
- BENVENUTI, S. 2007. Weed seed movement and dispersal strategies in the agricultural environment. *Weed Biol. Manage.* **7**:141-157
- BESTELMEYER, BT; JR MILLER & JA WIENS. 2003. Applying Species Diversity Theory to Land Management. *Ecol. Appl.* **13**:1750-1761
- BOOTH, BD & CJ SWANTON. 2002. Assembly theory applied to weed communities. *Weed Sci.* **50**:2-13.
- DE LA FUENTE, EB; SA SUÁREZ; CM GHERSA & RJC LEÓN. 1999. Soybean weed communities: relationships with cultural history and crop yield. *Agron. J.* **91**:234-241.
- DE LA FUENTE, EB, SA SUÁREZ & CM GHERSA. 2006. Soybean weed community composition and richness between 1995 and 2003 in the Rolling Pampas (Argentina). *Agric. Ecosyst. Environ.* **115**:229-236.
- DIAMOND, JM. 1975. Assembly of species communities. En: CODY, ML & JM DIAMOND (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap Press, Harvard University Press: Cambridge (EE.UU.).
- DÍAZ, S; M CABIDO & F CASANOVES. 1999. Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. En: WEIHER, E & P KEDDY (eds.). *Ecological assembly rules perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press: Cambridge.
- ERIKSSON, O. 1993. The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos* **68**:371-374.
- GABRIEL, D; I ROSCHEWITZ; T TSCHARNTKE & C THIES. 2006. Beta diversity at different spatial scales: plant communities in organic and conventional agriculture. *Ecol. Appl.* **16**:2011-2021.
- GHERSA, CM; MA MARTÍNEZ-GHERSA; EH SATORRE; ML VAN ESSO & G CHICHOTKY. 1993. Seed dispersal, distribution and recruitment of seedlings of *Sorghum halepense* (L.) Pers. *Weed Res.* **33**:79-88.
- GHERSA, CM; EB DE LA FUENTE; SA SUÁREZ & RJC LEÓN. 2002. Woody species invasion in the Rolling Pampa grassland, Argentina. *Agric. Ecosyst. Environ.* **88**:271-278.
- GHERSA, CM & RJC LEÓN. 1999. *Successional changes in agroecosystems of the Rolling Pampa*. Pp. 487-502 en: Walker, LR (ed.). *Ecosystems of the World 16: Ecosystems of disturbed ground*. Elsevier: Nueva York.
- GHERSA, CM & MA MARTÍNEZ-GHERSA. 2000. Ecological correlates of weed seed size and persistence in the soil under different tilling systems: implications for weed management. *Field Crops Res.* **67**:141-148.
- GRIME, JP. 1973. Control of species density in herbaceous vegetation. *J. Environmental Manage.* **1**:151-167.
- KEDDY, PA. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.* **3**: 157-164.
- KUNIN, WE. 1998 Biodiversity at the edge: A test of the importance of spatial "mass effects" in the Rothamsted Park Grass experiments. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **95**: 207-212.
- LEÓN, RJC & A SUERO. 1962. Las comunidades de malezas de los maizales y su valor indicador. *Rev. Arg. Agron.* **29**:23-28.
- MARINO, PC; KL GROSS & DA LANDIS. 1997. Weed seed loss due to predation in Michigan maize fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* **66**:189-196.
- MARSHALL, EJP; VK BROWN; ND BOATMAN; PJW LUTMAN; GR SQUIRE; ET AL. 2003. The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. *Weed Res.* **43**:77-89.
- MARTÍNEZ-GHERSA, MA; CM GHERSA & EH SATORRE. 2000. Coevolution of agriculture systems and their weed companions: implications for research. *Field Crops Res.* **67**:181-190.
- MOHLER, CL & M LIEBMAN. 1987. Weed productivity and composition in sole crops and intercrops of barley and field pea. *J. Appl. Ecol.* **24**:685-699.
- MUELLER-DOMBOIS, D & H ELLENBERG. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Wiley & Sons: Nueva York.
- NORRIS, RF & M KOGAN. 2005. Ecology of interactions between weeds and arthropods. *Annu. Rev. Entomol.* **50**:479-503.
- PÄRTEL, M; M ZOBEL; K ZOBEL & E VAN DER MAAREL. 1996. The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. *Oikos* **75**:111-117.
- PICKETT, STA; SL COLLINS & JJ ARMESTO. 1987. A hierarchical

- consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* **69**:109-114.
- POGGIO, SL. 2005. Structure of the weed communities occurring in monocultures and intercrops of field pea and barley. *Agric. Ecosyst. Environ.* **109**:48-58.
- POGGIO, SL; EH SATORRE & EB DE LA FUENTE. 2004. Structure of weed communities occurring in pea and wheat crops in the Rolling Pampa (Argentina). *Agric. Ecosyst. Environ.* **103**:225-235.
- POGGIO, SL; EJ CHANETON & CM GHERSA. 2010. Landscape complexity differentially affects alpha, beta, and gamma diversities of plants occurring in fencerows and crop fields. *Biol. Conserv.* **143**:2477-2486.
- POGGIO, SL & FPO MOLLARD. 2010. The alien weed flora of the argentine pampas: disentangling the ecological and historical patterns involved in its formation. 15th *European Weed Research Society Symposium*. Kaposvár, Hungría.
- POGGIO, SL & CM GHERSA. 2011. Species richness and evenness as a function of biomass in arable plant communities. *Weed Res.* **51**:241-249.
- PULLIAM, HR. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *Am. Nat.* **132**:652-661.
- RADOSEVICH, SR; J HOLT & CM GHERSA. 2007. *Ecology of weeds and invasive plants. Relationship to agriculture and natural resources management*. 3^a edición. John Wiley & Sons: Nueva York.
- RICHARDSON, DM; P PYSEK; M REJMÁNEK; MG BARBOUR; FD PANETTA; ET AL. 2000. Naturalization and invasion of alien species: concepts and definitions. *Div. Distr.* **6**:93-107.
- RICKLEFS, RE & D SCHLUTER. 1993. *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press: Chicago, EE.UU.
- SAUER, JD. 1988. *Plant Migrations. The dynamics of geographic patterning in seed plant species*. University of California Press: Berkeley, EE.UU.
- SHENNAN, C. 2008. Biotic interactions, ecological knowledge and agriculture. *Phil. Trans. R. Soc. B.* **363**:717-739.
- SHMIDA, A & MV WILSON. 1985. Biological determinants of species diversity. *J. Biogeogr.* **12**:1-20.
- SORIANO, A. 1971. Aspectos rítmicos o cíclicos del dinamismo de la comunidad vegetal. En: MEJÍA, RH & JA MOGUILÉVSKY (eds.). *Recientes adelantos en Biología*, Buenos Aries.
- STORKEY, J; SR MOSS & JW CUSSANS. 2010. Using assembly theory to explain changes in a weed flora in response to agricultural intensification. *Weed Sci.* **58**:39-46.
- SWANTON, CJ; DR CLEMENTS & DA DERKSEN. 1993. Weed succession under conservation tillage: a hierarchical framework for research and management. *Weed Technol.* **7**:286-297.
- TILMAN, D & S PACALA. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. En: RICKLEFS, RE & D SCHULTER (eds.). *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press: Chicago.
- TURNBULL, LA; MJ CRAWLEY & M REES. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* **88**:225-238.
- WEIHER, E & P KEDDY. 1999. Assembly rules as general constraints on community composition. En: WEIHER, E & P KEDDY (eds.). *Ecological assembly rules perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press: Cambridge.
- WHITTAKER, RJ; KJ WILLIS & R FIELD. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *J. Biogeogr.* **28**:453-470.
- ZOBEL, M. 1997. The relative role of species pool in determining plant species richness: and alternative explanation of species coexistence? *TREE* **12**:266-269.
- ZOBEL, M; CE VAN DER MAAREL & C DUPRÉ. 1998. Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration. *Appl. Veg. Sci.* **1**:55-66.

Caja 1. Los cambios florísticos en las comunidades de malezas de la Pampa Ondulada

La historia agrícola de las Pampas es un ejemplo claro de cómo los disturbios operan en distintos niveles jerárquicos en la determinación del curso de la sucesión en comunidades de malezas (Figura C1) (Ghersa & León 1999; Martínez Ghersa et al. 2000). En el período de la expansión de la agricultura (1880-1914), una proporción importante de los pastizales méxicos de las Pampas fueron arados por primera vez. Antes, la dinámica de los pastizales era determinada principalmente por los efectos del pastoreo y el fuego. La labranza de los pastizales creó, en un período relativamente corto de tiempo ecológico, áreas extensas de sitios disponibles colonizados por especies de malezas de la flora mediterránea, que ingresaron de forma inadvertida con la siembra de semilla de cultivos importada desde Europa (Poggio & Mollard 2010). Esto desencadenó cierto número de trayectorias de la sucesión en comunidades de malezas cuya estructura divergió mucho de la de los pastizales nativos (i.e., mayor dominancia del cultivo, menor riqueza y equitatividad de malezas y, en particular, distinta composición florística, enriquecida con especies exóticas). Una vez incorporadas, las labranzas se constituyeron en el factor clave de la estructuración de las comunidades de malezas, tanto los cambios florísticos como de la dinámica del banco de semillas del suelo. Más recientemente, el reemplazo de las labranzas por la siembra directa implicó un nuevo cambio en el tipo de disturbio dominante. Esto produjo nuevas trayectorias de sucesión en las comunidades de malezas (de la Fuente et al. 1999, 2006). La eliminación casi completa de las labranzas, el factor más importante de disturbio del suelo, promovió cambios importantes en el ambiente abiótico percibido por las malezas. La acumulación del rastrojo del cultivo sobre la superficie del suelo produjo cambios en los patrones de temperatura y humedad en el horizonte superficial del suelo; esto modificó la disponibilidad de recursos y el microambiente percibido por las semillas. También cambió la distribución vertical de las semillas de malezas en el perfil del suelo, las que se acumulan en mayor proporción sobre la superficie del suelo (Ghersa & Martínez-Ghersa 2000). Además, se observó la ocurrencia de algunas formas de vida perennes dentro de los lotes agrícolas, incluyendo especies leñosas tales como la acacia negra (*Gleditsia triacanthos*), hecho inédito para las Pampas (Ghersa et al. 2002).

En los sistemas de producción de granos actuales, manejados casi exclusivamente con siembra directa, la cosecha es el único agente de disturbio mecánico. La cosecha elimina de forma recurrente y selectiva parte de la biomasa de malezas cuando el cultivo es cosechado, seleccionando aquellas formas de vida que pueden persistir en ambientes cultivados. Además, el uso masivo de herbicidas totales, asociado a la adopción extendida de cultivos genéticamente modificados resistentes a herbicidas, promovió la aparición de biotipos resistentes a herbicidas (e.g., el sorgo de Alepo, *Sorghum halepense*) y de especies que poseen distintas estrategias de escape, por ejemplo a partir de la emergencia de plántulas en distintos momentos de la estación, como el pasto cuaresma (*Digitaria sanguinalis*).

FIGURA C1. Secuencia cronológica del desarrollo de la agricultura pampeana desde su expansión (1880-1914) hasta el presente, indicando los cambios en las actividades agrícolas y los procesos ecológicos principales. Cada caja representa un estado en el desarrollo de la agricultura (modificado a partir de Ghersa & León 1999; Martínez Ghersa et al. 2000).

FIGURE C1. Chronological sequence of the development of the Pampean agriculture since its expansion (1880-1914) to present. Changes in farming practices and main ecological processes are shown. Each box represents a particular state in the development of agriculture (modified from Ghersa & León 1999; Martínez Ghersa et al. 2000).

