

Influencia de la vid (*Vitis vinifera* L.) sobre cultivos de cobertura: un modelo biomatemático de la transición de amensalismo a comensalismo

Influence of grapevine (*Vitis vinifera* L.) on cover crops: a biomathematical model of the transition of amensalism to comensalism

Carlos Rubén Bageta, Marcelo Alberto, Carmen Sartor, Adrián Ceconato, Alicia Bevaqua, Marta Tirador, Marcela Garriga, Verónica Nodaro, Alejandro Quiroga, Ernesto Uliarte (*ex aequo*).

Originales: *Recepción*: 23/12/2015 - *Aceptación*: 09/03/2017

RESUMEN

En este trabajo se estudia la dinámica de transición en la interacción entre vid (*Vitis vinifera* L.) y cultivo de cobertura. A partir de datos obtenidos en un ensayo de campo se postuló un modelo estadístico para investigar dicha interacción biológica y se pudo determinar que el sistema vid-cultivo de cobertura cambió de una interacción biológica del tipo comensalismo a otra de amensalismo, siendo la vid la que no se ve afectada. Sobre la base de esta información, se formuló un modelo biomatemático para describir esta interacción, se estimaron los parámetros del mismo y se analizó la estabilidad de los puntos de equilibrio. Se evidencia en el presente estudio que el cultivo de cobertura no afecta el crecimiento de la vid, durante el período considerado en el ensayo.

Palabras clave

Sistema dinámico • plano de fases • interacciones • vid • cultivos de cobertura • capacidad de carga • amensalismo

1 Universidad Nacional de Cuyo. Facultad de Ciencias Agrarias. Almirante Brown 500. M5528AHB. Chacras de Coria. Mendoza. Argentina.
cbageta@fca.uncu.edu.ar

ABSTRACT

In this paper, we study the dynamics of transition in the interaction between vine (*Vitis vinifera* L.) and cover crop. From data obtained in a field essay, we propose a statistical model to investigate such biological interaction and we could determine that the vine-cover crop system changed from a biological interaction of commensalism type to another of amensalism type, being the vine not affected. Based on this information, we formulate a biomathematical model to describe this interaction, we estimate its parameters, and analyze the stability of the equilibrium points. It is evident, in this study, that the cover crop does not affect vine growth during the period considered in the essay.

Keywords

Dynamical system • phase plane • interactions • vine • green cover • carrying capacity • amensalism

INTRODUCCIÓN

La modelación matemática de la interacción entre dos especies biológicas ha sido y es objeto de una gran cantidad de trabajos de investigación tanto en el ámbito de la Ecología como en el de la Biomatemática. Desde los trabajos originales de Alfred Lotka (1910) y Vito Volterra (1925) hasta la actualidad se han propuesto numerosos y variados modelos teóricos que buscan explicar interacciones de diversos tipos como depredación, competencia o mutualismo entre especies como lo muestran Gillman y Hails (1997) y May (1981) entre otros.

En muchos casos la modelación matemática es complementada con estimación estadística a partir de mediciones de campo. Tradicionalmente se ha pensado que la interacción entre dos especies biológicas es fija. Sin embargo, se sabe que dos especies que coexisten en un ecosistema pueden interactuar de una manera cambiante a lo largo de los distintos estados ontogénicos. Por ejemplo, los individuos de dos especies podrían tener una interacción mutualista durante los primeros momentos de su desarrollo y ser competidores en etapas adultas (10).

En las últimas décadas han sido publicados trabajos de modelación matemática que abordan el problema del cambio en el tipo de interacción. Entre ellos es posible citar Addicott (1981), Wolin y Lawlor (1984), Hernández (1998) y Hernández y Barradas (2003). Los dos últimos proponen en sus trabajos, modelos de tipo Lotka-Volterra cuyos coeficientes pueden cambiar de signo según factores endógenos o exógenos, lo cual permite modelar el cambio en el tipo de interacción entre dos especies.

El énfasis de este trabajo se puso en estudiar las interacciones biológicas cambiantes en el tiempo, entre las especies *Vitis vinifera* L. (vid) y la cobertura vegetal que crece espontáneamente en los interfilares (cultivo de cobertura), y el efecto que produce la consociación entre ellas sobre la capacidad de carga de cada una.

El uso de coberturas vegetales en los interfilares es una práctica frecuente en el manejo de los viñedos, como una herramienta ambientalmente sostenible con diversos objetivos. Entre estos, se destacan la capacidad para reducir la

erosión del suelo y los consecuentes daños de las vides por los efectos del acarreo de arena (11), ya que reduce el flujo de agua, disminuye el impacto de las gotas de lluvia sobre la superficie e incrementa la tasa de infiltración del agua.

Además, modifica el microclima disminuyendo la temperatura en la superficie del cultivo, reduciendo la cantidad de luz reflejada en la misma y disminuyendo el riesgo de quemaduras de sol e infestaciones de ácaros (9). Asimismo, es preciso mencionar que la incorporación de cultivos de coberturas mantiene y mejora el contenido de materia orgánica del suelo, reduce la incidencia de malezas, insectos y enfermedades (15). Por último, contribuye al secuestro y almacenamiento de carbono edáfico, aunque, según Uliarte (2013, 2014), una de sus mayores limitantes consiste en el consumo extra de agua, teniendo en cuenta que el cultivo de la vid se lleva a cabo en lugares donde el agua es un factor limitante.

Podría suponerse que en los meses de primavera verano, período en el cual la vid y el cultivo de cobertura inician su crecimiento estacional, la primera beneficiaría el desarrollo del segundo (vale aclarar que el cultivo de cobertura ha sido segado en el inicio de la primavera, para que su evolución no afecte el desarrollo de la vid, lo cual es una práctica habitual en la región de estudio).

A medida que avanza la estación de crecimiento, tanto la vid como el cultivo de cobertura aumentan su biomasa, y si este crecimiento no es manejado de manera adecuada, pueden producirse interacciones antagonicas entre ellos.

Las hipótesis de trabajo sostienen que existe interacción biológica entre la vid y el cultivo de cobertura y que esta interacción cambia a partir de un valor umbral de biomasa de la vid.

Objetivos

Explorar la interacción biológica existente entre vid y cultivo de cobertura.

Estudiar matemáticamente la dinámica del cambio de la interacción biológica entre el cultivo de la vid y el cultivo de cobertura sobre la base de los resultados obtenidos en el objetivo anterior, generando para ello un modelo determinístico basado en el presentado por Hernández y Barradas (2003).

Obtener, del estudio de esta dinámica, un valor umbral de biomasa de vid, a partir del cual se produce el cambio en el tipo de interacción biológica entre las especies estudiadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

En función de las hipótesis planteadas, se organizó la tarea en dos etapas. En la primera se exploró el tipo de interacción entre las componentes del sistema agroecológico (vid y cultivo de cobertura), con base en observaciones experimentales y análisis estadístico. En la segunda etapa, se propuso un modelo matemático para describir la interacción biológica entre ambos componentes.

Exploración del tipo de interacción biológica

Se llevó a cabo un trabajo de campo durante el cual se observaron las especies y se midió su crecimiento. Posteriormente, se analizaron los datos mediante métodos estadísticos con el fin de establecer el tipo de interacción biológica entre ambos componentes del sistema agroecológico.

Estudio de campo

El ensayo se realizó en un viñedo comercial de la variedad Chardonnay, de 7 años de implantación cuyo dosel se dispone en hileras y en planos paralelos verticales

(sistema de conducción en espaldero), lo que permite una mayor incidencia de la luz solar al cultivo de cobertura y con riego localizado en la planta (riego por goteo). El viñedo forma parte de una finca ubicada en el distrito Carrizal del departamento de Luján de Cuyo, Mendoza (33°16'30, 16''S; 68°57'22, 17''O).

Se utilizó un diseño experimental en parcelas completamente al azar. Cada parcela utilizada, mide 7 m de largo por 2,20 m de ancho, coincide con un claro del espaldero (conjunto de plantas de la hilera entre dos postes) y se dejó una planta en cada extremo para reducir el efecto de bordes.

A principios del mes de diciembre comenzaron las mediciones de biomasa de vid y de cultivo de cobertura con una frecuencia quincenal, culminando las mismas los primeros días del mes de marzo.

Se establecieron para el ensayo tres tratamientos: vid sola (sin cultivo de cobertura en los interfilares), cultivo de cobertura solo (sin plantas de vid presentes en la parcela) y vid con cultivo de cobertura (están presentes ambos cultivos en la parcela).

Las parcelas con vid sola se obtuvieron pasando la rastra sobre los interfilares de ambos lados de cada parcela. Las parcelas con cultivo de cobertura solo, se seleccionaron de un sector de la finca con la estructura de espaldero y riego por goteo montada pero sin vid implantada. Las parcelas de vid con cultivo de cobertura se escogieron sobre el viñedo original. Se establecieron cinco parcelas (repeticiones) de cada tratamiento.

Se tomaron las mediciones de biomasa por el método de *point quadrat* presentado por Goodall (1952). Jonasson (1998) muestra que en este método el número de toques de una especie determinada tiene una alta correlación con la biomasa de la misma. Por esto, para los propósitos del

presente trabajo, la suma del número de toques de las mediciones en cada parcela se utilizaron como medida de biomasa, constituyéndose como unidad de análisis la parcela. En lo sucesivo, y en virtud a lo mencionado, se hará referencia a las biomásas de vid y cultivo de cobertura al utilizar como variable medida el "número de toques". Dicha variable, por lo tanto, carece de las unidades utilizadas usualmente para medir biomasa.

Se consideró los puntos de medición cada 0,5 m dentro de la parcela, colocando la aguja en sentido horizontal a un metro de altura en vid; y para el cultivo de cobertura las mediciones se realizaron de manera similar, ahora colocando la aguja de manera vertical a 1 m de la manguera de riego hacia el centro del interfilare. Se totalizaron seis puntos de medición en cada parcela.

Análisis de datos

Se analizaron estadísticamente los datos recolectados en el trabajo de campo, con el objeto de explorar las posibles interacciones entre los dos componentes del sistema agroecológico: la vid y el cultivo de cobertura. Como en el dispositivo experimental hay tres tipos de parcelas: las que tienen solo vid, las que tienen solo cultivo de cobertura y las que tienen ambos cultivos; usando la jerga agronómica, se denomina parcelas "consociadas" a estas últimas. En este análisis estadístico se estudia de qué forma las biomásas de cada uno de los componentes dependen del tiempo y de la presencia o ausencia del otro componente. Esto es, de qué manera crece la biomasa (efecto del tiempo) y si lo hace de manera diferente estando presente o no el otro componente (efecto de la consociación).

Se llevó a cabo este análisis mediante el ajuste de un modelo lineal generalizado

de la familia Poisson. La otra técnica es el ajuste de curvas de crecimiento por regresión no-lineal. Ajuste de un modelo lineal generalizado de la familia Poisson.

Dado que las biomazas están expresadas como "número de toques por parcela" es adecuado abordar el procesamiento estadístico modelándolas mediante variables aleatorias "Y" de tipo Poisson y estudiar la dependencia de sus valores esperados respecto del tiempo y de la presencia del otro componente del sistema. Para esto, se planteó un modelo lineal generalizado de la familia Poisson con función de vínculo canónica. En el modelo, el tiempo se incluye como una variable continua "t" medida en días a partir del inicio del ensayo; la presencia o ausencia del otro componente se incluye mediante una variable indicadora "T" que toma el valor 0 cuando el otro componente está ausente y 1 cuando el otro componente está presente. La variable "T" es el "factor de consociación".

En este enfoque, las mediciones recolectadas en el campo de biomasa son realizaciones de muestras aleatorias independientes Poisson, en la parcela m-ésima, en cada tiempo de los J tiempos medidos y para cada uno de los 2 niveles de consociación T_k :

$$\{Y_{1jk}, Y_{2jk}, \dots, Y_{mjk}\} \stackrel{iid}{\sim} \text{Poisson}(\lambda_{jk}) \quad (1)$$

$$j = 1, \dots, J; k = 1, 2; m = 1, 2, 3, 4, 5$$

El parámetro λ representa el valor esperado del número de toques por parcela. De esta manera, el predictor lineal tiene 3 términos: el intercepto, un término para el efecto del tiempo y un término de interacción entre el tiempo y el factor de consociación:

$$\log(\lambda) = \alpha + \beta t + \gamma t T \quad (2)$$

donde:

λ = valor esperado del número de toques por parcela

t = tiempo medido en días a partir del inicio del ensayo

T = el factor de consociación

α = intercepto del modelo

β = tasa de variación del logaritmo del número de toques con respecto del tiempo

γ = coeficiente de interacción tiempo-consociación

En caso de resultar significativo el parámetro γ , su valor estimado se sumará al del coeficiente β del tiempo, aumentando o disminuyendo la tasa de variación del logaritmo de la biomasa respecto del tiempo, denotando un efecto de la presencia del otro componente sobre el crecimiento.

Modelación matemática

Propuesta del modelo

Sobre la base de los resultados estadísticos obtenidos se planteó el siguiente sistema dinámico del tipo Lotka-Volterra, que constituye una modificación al propuesto en Hernández (1998) y Hernández y Barradas (2003):

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left[1 - \frac{N_1}{K_1} \right] \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left[1 - \frac{N_2}{K_2} + \alpha_{2,1} (N_1) \frac{N_1}{K_2} \right] \end{cases} \quad (3)$$

donde:

N_1 = representa la biomasa de la vid (componente 1 del sistema)

N_2 = la biomasa del cultivo de cobertura (componente 2 del sistema)

r_1 = la tasa intrínseca de crecimiento de la vid

r_2 = la tasa intrínseca de crecimiento del cultivo de cobertura

K_1 y K_2 = las capacidades de carga de la vid y del cultivo de cobertura respectivamente

$\alpha_{2,1}(N_1)$ = la función que refleja el efecto del componente 1 sobre el componente 2

En primer lugar, la ecuación 3 sin el término que contiene la función $\alpha_{2,1}(N_1)$ representa un sistema de ecuaciones diferenciales desacoplado, donde el crecimiento de ambas componentes sigue curvas logísticas tradicionales.

Si se supone que la asociación entre ambos componentes puede alternar entre ser beneficiosa o perjudicial, el signo de $\alpha_{2,1}(N_1)$ debe cambiar necesariamente (4). Es posible, incluso, pensar dicha función como el efecto de la interacción biológica entre los dos componentes, lo cual es: beneficios menos costos para el componente 2 en función del componente 1, de acuerdo con Hernández y Barradas (2003).

Así, es posible interpretar su significado de la siguiente manera: cuando $\alpha_{2,1}(N_1) > 0$, esto indica que la presencia del componente 1 tiene una contribución positiva al factor de denso-dependencia en la tasa de crecimiento *per cápita* del componente 2; mientras que $\alpha_{2,1}(N_1) < 0$ se interpreta de la manera opuesta.

Hernández y Barradas (2003) sugieren que una forma funcional adecuada, es:

$$\alpha_{i,j}(N_j) = \frac{b_i N_j - N_j^2}{1 + c_i N_j^2} \quad i, j = 1, 2 \quad (4)$$

Se puede ver fácilmente que b_i es una raíz de la ecuación anterior y además es el valor a partir del cual la función cambia de signo.

En adelante, a estas funciones se las denominará *alfa-funciones*.

Si existe cambio en la interacción biológica entre los componentes

considerados, la función definida en la ecuación 4 debería cambiar el signo. Este cambio se daría cuando $N_j = b_i$, $i=1,2$.

Reemplazando la ecuación 4 en la ecuación 3, se obtiene: (5)

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left[1 - \frac{N_1}{K_1} \right] \quad [5.1]$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left[1 - \frac{N_2}{K_2} + \left(\frac{b_2 N_1 - N_1^2}{1 + c_2 N_1^2} \right) \frac{N_1}{K_2} \right] \quad [5.2]$$

En la ecuación 5.2, b_2 (raíz de la alfa-función) y son constantes asociadas al problema, el resto de las constantes y las variables se interpretan como en la ecuación 3.

La razón de la elección de la ecuación 5 es consecuencia del análisis estadístico.

Para obtener estimaciones de los parámetros del sistema (ecuación 5) a partir de las soluciones del mismo, se utiliza la siguiente estrategia: en el caso de r_1, r_2, K_1 y K_2 , se estima como valores iniciales de los mismos los parámetros que se obtienen al ajustar curvas logísticas para cada componente sin consociar y se eligen los valores iniciales de los parámetros b_2 y c_2 de forma tal que estén de acuerdo con el comportamiento asintótico de $\alpha_{2,1}(N_1)$, que muestra el siguiente límite:

$$\lim_{N_1 \rightarrow \infty} \alpha_{2,1}(N_1) = \lim_{N_1 \rightarrow \infty} \frac{b_2 N_1 - N_1^2}{1 + c_2 N_1^2} = -\frac{1}{c_2}$$

A continuación, se determinan intervalos numéricos alrededor de los valores iniciales de cada parámetro y se elabora una grilla considerando todas las combinaciones posibles de valores de los parámetros para resolver el sistema [5].

Para cada combinación de valores de los coeficientes proporcionada por la grilla elaborada, se resolvió el sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias [5] utilizando el software R (2015), mediante la función "ode" del paquete "deSolve" (2010).

Mediante la suma de los cuadrados de los residuos se evaluó la bondad del ajuste de cada combinación de parámetros.

Se repitió este procedimiento de manera iterativa en todas las combinaciones que proporciona la grilla, eligiendo como mejor estimación de parámetros a aquella con la menor suma de cuadrados de residuos; a estas mejores estimaciones son: $\hat{r}_1, \hat{r}_2, \hat{K}_1, \hat{K}_2, \hat{b}_2$ y \hat{c}_2 .

Análisis de estabilidad

Reemplazando las mejores estimaciones en la ecuación 5 resulta:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \hat{r}_1 N_1 \left[1 - \frac{N_1}{\hat{K}_1} \right] \\ \frac{dN_2}{dt} = \hat{r}_2 N_2 \left[1 - \frac{N_2}{\hat{K}_2} + \left(\frac{\hat{b}_2 N_1 - N_1^2}{1 + \hat{c}_2 N_1^2} \right) \frac{N_1}{\hat{K}_2} \right] \end{cases} \quad (6)$$

Para establecer los puntos de equilibrio de la ecuación 6, se resolvió el siguiente sistema, usando el software R (2015) y el paquete deSolve (2010):

$$\begin{cases} \hat{r}_1 N_1 \left[1 - \frac{N_1}{\hat{K}_1} \right] = 0 \\ \hat{r}_2 N_2 \left[1 - \frac{N_2}{\hat{K}_2} + \left(\frac{\hat{b}_2 N_1 - N_1^2}{1 + \hat{c}_2 N_1^2} \right) \frac{N_1}{\hat{K}_2} \right] = 0 \end{cases} \quad (7)$$

Luego se realizó la linealización del sistema (ecuación 6), calculando la matriz Jacobiana asociada al mismo, y se evaluó en los puntos de equilibrio previamente obtenidos al resolver la ecuación 7.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Exploración del tipo de asociación biológica

El coeficiente de interacción γ de la vid no resulta estadísticamente diferente de cero (tabla 1). Esto indica que las tasas de variación del logaritmo de la biomasa esperada para la vid sola y para la vid en presencia del cultivo de cobertura, β y $\beta + \gamma$ respectivamente, no difieren, por ser nulo el coeficiente de interacción γ .

Este resultado sugiere que no habría evidencias para asumir que el cultivo de cobertura afecta el crecimiento de la vid e indicaría una posible indiferencia de la vid respecto del cultivo de cobertura.

Por otra parte, en el caso del cultivo de cobertura, el coeficiente de interacción γ resulta estadísticamente significativo (diferente de cero) y positivo (tabla 1). Esto indica que la tasa de variación del logaritmo de la biomasa esperada para el

Tabla 1. Ajuste del modelo de regresión Poisson para los componentes del sistema agroecológico

Table 1. (Setting) Poisson regression model for agroecological system components

Componente	$\hat{\alpha}$	$\hat{\beta}$	$\hat{\gamma}$
Vid	3,06 [0,0001]***	0,00424 [0,029]*	0,00105 [0,628] ns
Cultivo de cobertura	1,27 [0,0001]***	0,0116 [0,026]*	0,0157 [0,0001]***

Cada celda presenta la estimación puntual y, entre corchetes, valor-p para la prueba de la hipótesis nula de que el parámetro es cero en verdad. 'ns' indica no significativo; '*' significativo al nivel 5% y '***' significativo al nivel 0,1%. Each cell presents the point estimate and, in brackets, p-value to test of the null hypothesis that the parameter is really zero. 'Ns' indicates not significant; '*' significant at the 5% level and '***' significant at the 0.1% level.

cultivo de cobertura solo, β , es menor que la misma tasa para el cultivo de cobertura en presencia de la vid, $\beta+\gamma$ ($\gamma>0$).

Este resultado sugiere que hay evidencias para asumir un efecto facilitador de la vid sobre cultivo de cobertura en tanto que la presencia de la primera aumenta la tasa de crecimiento del segundo.

Se realizó el ajuste de la regresión de Poisson por el método de máxima verosimilitud, utilizando el módulo *glm* del programa de computadora STATA 6.1 (2000).

Modelación matemática

Los resultados del análisis estadístico precedente permiten proponer como modelo biomatemático al presentado en la ecuación 5, donde la velocidad de crecimiento de la biomasa de la vid no es alterada por la biomasa del cultivo de cobertura de acuerdo con la ecuación 5.1. Según la ecuación 5.2, la tasa de crecimiento de la biomasa del cultivo de cobertura sí es alterada por la presencia de la biomasa de la vid. El segundo término de la ecuación 5.2 involucra una alfa-función que describe la dinámica cambiante en la interacción biológica.

Se muestra en la tabla 2, los valores de los parámetros $\hat{r}_1, \hat{r}_2, \hat{K}_1, \hat{K}_2, \hat{b}_2$ y \hat{c}_2 , obtenidos de acuerdo con el procedimiento descrito en la sección Materiales y Métodos.

Al resolver el sistema (ecuación 7*) se obtuvo cuatro puntos de equilibrio para los valores de las biomasa. Ellos son: (0;0), (0;9,8), (24,638;0) y (24,638;5,641). Llamando $J(N_1, N_2)$ a la matriz jacobiana asociada a [6] evaluada en cada punto de equilibrio, se obtienen matrices $J(N_1^*, N_2^*)$ asociadas a cada uno de ellos. Los resultados se muestran al pie de la página.

En primer lugar, cada matriz tiene a sus autovalores en la diagonal principal y se verifica que la parte real de cada autovalor es distinta de cero, lo que implica que los cuatro puntos de equilibrio son hiperbólicos.

De acuerdo con el Teorema de Hartman-Grobman (1991) y (1994), el espacio de fase local alrededor de cada punto de equilibrio hiperbólico es topológicamente equivalente al espacio de fase de su linealización. Por lo tanto, el tipo de estabilidad de cada uno de los cuatro puntos de equilibrio es capturado por el proceso de linealización.

Tabla 2: Valores estimados de los parámetros e intervalos de confianza respectivos para el modelo (ecuación 5, pág 38).

Table 2: Estimated parameter values and respective confidence intervals for model (equation 5, page 38).

Parámetro	Valor	Intervalo de confianza
\hat{r}_1	0,7055	[0,68654;0,72536]
\hat{K}_1	24,638	[24,629;24,648]
\hat{r}_2	0,2408	[0,2339;0,2477]
\hat{K}_2	9,8	[7,3589;12,2411]
\hat{b}_2	3,42	[2,6006;4,2394]
\hat{c}_2	5,1	[0,1079;10,092]

$$\begin{aligned}
 J(0;0) &= \begin{bmatrix} 0,7055 & 0 \\ 0 & 0,2408 \end{bmatrix} & J(0;9,8) &= \begin{bmatrix} 0,7055 & 0 \\ 0 & -0,2408 \end{bmatrix} \\
 J(24,638;0) &= \begin{bmatrix} -0,7055 & 0 \\ 0 & 0,1386 \end{bmatrix} & J(24,638;5,641) &= \begin{bmatrix} -0,7055 & 0 \\ -0,0271 & -0,139 \end{bmatrix}
 \end{aligned}
 \tag{7*}$$

La condición de estabilidad para cada punto de equilibrio establece que la parte real de cada autovalor de $J(N_1^*, N_2^*)$ debe ser negativa, y las matrices $J(0;0)$, $J(0;9,8)$ y $J(24,638;0)$, no cumplen esa condición.

Se puede asegurar entonces que estos tres puntos constituyen combinaciones inestables de valores de biomazas y corresponden a situaciones donde no coexisten las especies: o se extinguen ambas (0; 0), o una de ellas (0; 9, 8) y (24, 638; 0).

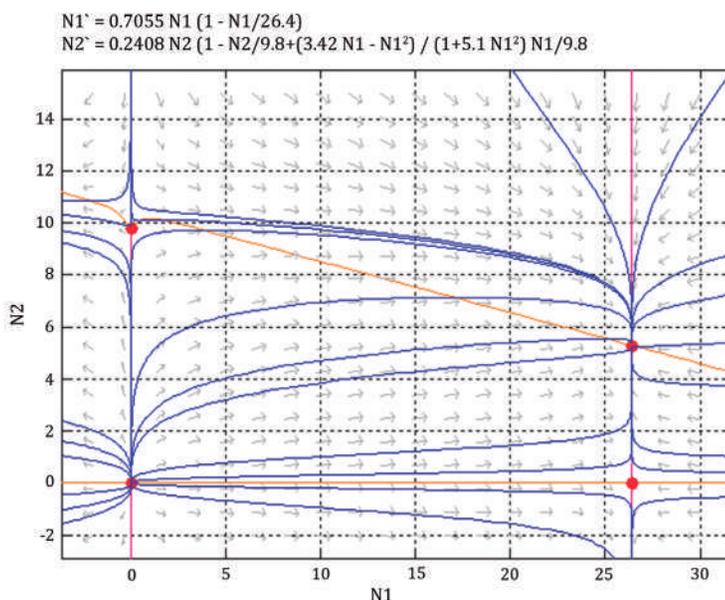
Respecto del cuarto punto de equilibrio (24,638;5,641), la matriz $J(24,638;5,641)$ sí respeta la condición de equilibrio y por lo tanto, corresponde a una combinación estable de valores de vid y cultivos de cobertura consociados.

Si se llama Tr a la traza de la matriz y Det a su determinante, se cumple que:

$Tr [J(24,638;5,641)] < 0$ y $Det [J(24,638;5,641)] > 0$ y además: $Tr^2 [J(24,638;5,641)] - 4 Det [J(24,638;5,641)] > 0$, lo que permite clasificar al punto de equilibrio (24,638;5,641) como un *nodo estable* (18).

El diagrama de fase (figura 1) muestra el plano de la biomasa de vid (N_1) vs. la del cultivo de cobertura (N_2). Cada punto en el plano de fase es un estado del sistema y se representa por un par ordenado (N_1, N_2).

Cada trayectoria en el plano de fase indica un conjunto posible de sucesivos estados. Para la confección del gráfico se emplea el software pplane (13).



En negro se representa los cuatro puntos de equilibrio. En azul se observan algunas trayectorias. En rojo y amarillo se visualizan las isoclinas correspondientes a las dos componentes del sistema.

The four equilibrium points are represented in black. It can be seen in blue colour some trajectory paths. In red and yellow colours correspond to nullclines of the two components system.

Figura 1. Plano de fase cultivo de cobertura (N_2) vs. vid (N_1) del sistema (ecuación 6, pág. 39).

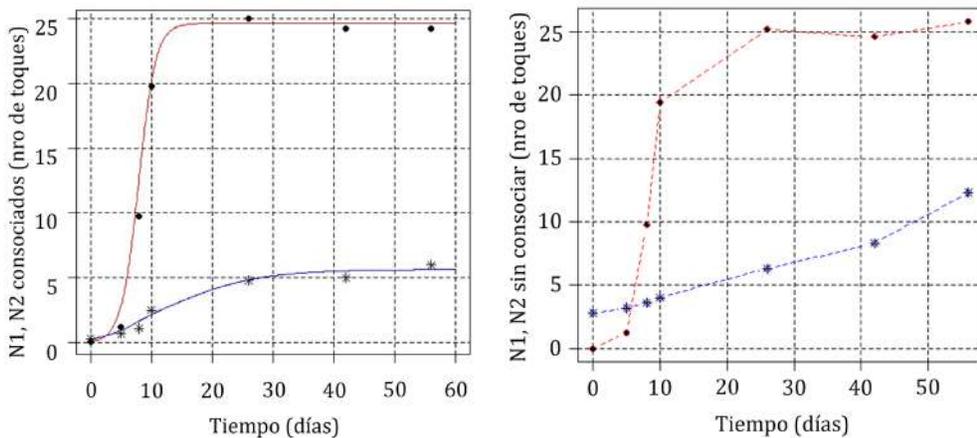
Figure 1. Green cover vs. vine phase plane of system (equation 6, page 39).

Los valores del punto de equilibrio (24,63; 5,64) representan las capacidades de carga de cada componente del sistema. Esto se puede observar en la figura 2a. A modo de comparación, en la figura 2b se representa el gráfico de las curvas de crecimiento de los cultivos no consociados (estas son las curvas de crecimiento de cada componente por separado).

En la figura 2, comparando ambas gráficas se observa que, por un lado, la tasa de crecimiento del verdeo en presencia de la vid es mayor que la misma tasa para

el verdeo solo, esto resulta del análisis estadístico.

Por otro lado, se observa que la capacidad de soporte del verdeo en presencia de la vid es menor que la misma capacidad de soporte para el verdeo solo. Esto parece contradictorio, pero podría explicarse por una relación cambiante entre ambas componentes; en un primer momento la vid facilita al verdeo y luego lo perjudica. Este cambio se produce a partir del valor umbral de biomasa de vid $b_2=3,42$ que es una raíz de la alfa-función (figura 3, pág. 43).



Las mediciones realizadas en el campo (número de toques) se grafican con: (•) vid y (*) cultivos de cobertura. En (a) se muestran las curvas correspondientes a las soluciones del sistema [6]: rojo para la vid y azul para el cultivo de cobertura. En (b) se muestran mediciones de vid (rojo) y cultivos de cobertura (azul) sin consociar.

The data (number of touches) are displayed with (•) vine and (*) green cover: (a) shows the growing curves of system [6] solutions: red for vine and blue for green cover: (b) shows data measures of non consociated components: vine (red) and green cover (blue).

Figura 2. Curvas de crecimiento de los componentes del sistema vs. tiempo (en días): consociadas (a) y sin consociar (b).

Figure 2. Growth curves of the system components vs. time (days): consociated (a) and non consociated (b).

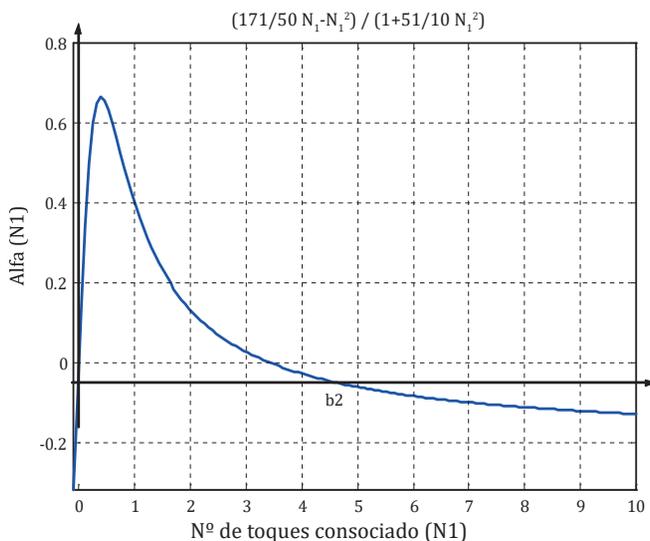


Figura 3. Alfa-función. Se observa cambio de signo en el valor de vid $b_2 = 3,42$.
Figure 3. Alfa-function. Change of sign is observed at the vid value $b_2 = 3.42$.

CONCLUSIONES

En concordancia con las hipótesis que plantean la existencia de interacción biológica entre la vid y el cultivo de cobertura y que esta interacción cambia a partir de un valor umbral de biomasa de la vid, los resultados del análisis estadístico permiten concluir que durante el período de estudio la presencia del cultivo de cobertura no afectaría la tasa de crecimiento de la vid, sugiriendo una posible indiferencia de esta respecto del cultivo de cobertura.

La tasa de crecimiento del cultivo de cobertura es mayor en presencia de la vid, lo que indicaría un posible efecto facilitador de la vid sobre el cultivo de cobertura en una primera etapa (tabla 1, pág. 39).

En el estudio del sistema dinámico se observa un cambio en la interacción biológica de comensalismo a amensalismo, evidenciado por el cambio de

signo de la alfa-función (de positivo a negativo) que se produce para el valor umbral de biomasa de vid $b_2 = 3,42$.

El análisis de estabilidad registra que hay un único punto de equilibrio, (24,638;5,641), en el cual las especies coexisten. El análisis de estabilidad determina que este es un punto de equilibrio estable (figura 1, pág. 41).

El hecho de que la capacidad de carga de la vid se haya mantenido sin cambios durante el ensayo, es equivalente a asegurar que la vid es indiferente a la presencia del cultivo de cobertura. Esto sugiere que el cultivo de cobertura no produce mermas en la producción de biomasa de la vid.

Si bien, mucho se ha estudiado del efecto que las pasturas producen sobre la vid, y viceversa, no se han encontrado trabajos que presenten conclusiones de

los efectos que sufren ambas al estar consociadas, y es ahí donde cobra amplia importancia el presente trabajo. Para que esta modelación se convierta en una herramienta eficiente es preciso realizar

más estudios que permitan expandir el marco de datos de las componentes consideradas abarcando otras variedades de vid y coberturas vegetales.

BIBLIOGRAFÍA

1. Addicott, J. F. 1981. Stability properties of 2-species models of mutualism: simulation studies. *Oecologia*. 49: 42-49.
2. Gillman, M.; Hails, R. 1997. An introduction to ecological modelling: putting practice into theory. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
3. Goodall, D. W. 1952. Some considerations in the use of point quadrats for the analysis of vegetation. *Aust. J. Sci. Re., Ser. B*. 5: 1-41.
4. Hernández, M. J. 1998. Dynamics of transitions between population interactions: a nonlinear interaction alpha-function defined. *Proc. R. Soc. Lond. Londres*. 265(1404): 1433-1440.
5. Hernández, M. J.; Barradas, I. 2003. Variation in the outcome of population interactions: bifurcations and catastrophes. *J. Math. Biol.* 46: 571-594.
6. Jonasson, S. 1988. Evaluation of the point intercept method for the estimation of plant biomass. *Oikos* 52. 101-106.
7. Lotka, A. J. 1910. Contribution to the Theory of Periodic Reaction. *J. Phys. Chem.* 14(3): 271-274.
8. May, R. M. 1981. Segunda Edición. Models for two interacting populations. In *Theoretical ecology: principles and applications*. Ed. R.M. May. Oxford: Blackwell Science. 78-104.
9. Miller, P. R.; Williams, W. L.; Madson, B. A. 1996. Covercrops for California Agriculture. División de Agricultura y Recursos Naturales. Folleto 21510.
10. Miriti, M. N. 2006. Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *J Ecol* 94:973-979. doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01138.x.
11. Olmstead, M. 2012. Cover crops for arid areas. Universidad de Florida.
12. Perko, L. 1991. *Differential Equations and Dynamical Systems*. Springer-Verlag. Chapter 2.
13. Polking J.; Arnold, D. 2002. Software pplane.jar - Department of Mathematics, Rice University, Houston, TX. Disponible en: <http://math.rice.edu/~dfield/index.html>.
14. R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <http://www.R-project.org/>.
15. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural Pesca y Alimentación (SAGARPA). Disponible en: <http://www.sagarpa.gob.mx/desarrolloRural/Documents/fichasCOUSSA/Cultivos%20de%20cobertera.pdf>
16. Soetaert, K.; Petzoldt, T.; Setzer, W. 2010. Solving Differential Equations in R. Package de Solve *Journal of Statistical Software*. 33(9): 1-25. Disponible en: <http://www.jstatsoft.org/v33/i09/>.
17. Stata Corp. 2000. *Stata Statistical Software: Release 6*. College Station, TX: Stata Corp L P.
18. Strogatz, S. H. 1994. *Nonlinear Dynamics and Chaos*. Perseus Books L. L. C. Chapters 5 and 6.
19. Uliarte, E. M.; Schultz, H. R.; Frings, C.; Pfster, M.; Parera, C.; del Monte, R. 2013. Seasonal dynamics of CO₂ balance and water consumption of C₃ and C₄-type cover crops compared to bare soil in a suitability study for their use in vineyards in Germany and Argentina. *Agricultural and Forest Meteorology*. 181: 1-16.
20. Uliarte, E. M. 2013. Especies herbáceas nativas: aportes para su cultivo como coberturas vegetales en viñedos bajo riego en Mendoza: estudios de intercambio gaseoso, eficiencia hídrica y potencial alelopático de lixiviados. Repositorio digital UNC. Tesis doctoral. Disponible en: <https://rdu.unc.edu.ar/handle/11086/1651>.

21. Uliarte, E. M.; Parera, C.; Alessandria, E.; Dalmasso, A. 2014. Intercambio gaseoso y eficiencia en el uso del agua de cultivos de cobertura con especies nativas (Mendoza, Argentina), exóticas cultivadas y malezas. *AgriScientia*. 31(2): 49-61.
22. Volterra, V. 1925. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specieanimaliconviventi, *Mem. Acad. Lincei Roma*. 2: 31-113.
23. Wolin, C. L.; Lawlor, L. 1984. R. Models of facultative mutualism: density effects. *Am. Nat.* 124: 843-862.