

WEED POPULATION DYNAMICS IN A RAIN-FED MAIZE FIELD FROM THE VALLEY OF MÉXICO

DINÁMICA POBLACIONAL DE LA MALEZA EN UN CAMPO DE MAÍZ DE TEMPORAL DEL VALLE DE MÉXICO

Francisco Molina-Freaner¹, Francisco Espinosa-García^{2*} and José Sarukhán-Kermez³

¹Departamento de Ecología de la Biodiversidad. Instituto de Ecología. Universidad de Sonora. Unidad Hermosillo. 83000. Hermosillo, Sonora. México (freaner@servidor.unam.mx). ²Centro de Investigaciones en Ecosistemas. 58089. Xangari, Morelia, Michoacán. México. Instituto de Ecología. Departamento de Ecología Funcional. 04510. México, D. F. (espinosa@oikos.unam.mx). ³Departamento de Ecología de la Biodiversidad. Instituto de Ecología. 04510. México D. F. (sarukhan@servidor.unam.mx). Universidad Nacional Autónoma de México.

ABSTRACT

Maize has a highly diverse weed flora in Mesoamerica, with a high proportion of native weed species. The long agricultural history of maize in Mesoamerica has imposed selection regimes that adapted native weeds to maize farming systems. These native weeds are expected to exhibit stable or increasing populations under traditional maize culture where herbicides are not used. In this paper, we study the population dynamics of major weeds occurring in a rain-fed maize field in the Valley of México. Eighteen species were recorded in the seed bank that showed a seasonal variation from 24 169 to 135 770 viable seeds m⁻². The four most abundant species represented 93% of the total seed bank and exhibited contrasting patterns of emergence that represented 2.2 to 3.1% of the initial seed bank. The first cohort was eliminated by mechanical cultivation while the second exhibited greater survivorship and fecundity than those emerging later. Weed species exhibited a wide spectrum of variation in finite rates of population increase (0.6-9.17): populations of *Lopezia racemosa* ($\lambda=7.02$), *Galinsoga parviflora* ($\lambda=9.17$) and *Salvia tiliifolia* ($\lambda=1.81$) exhibited values greater than one while *Acalypha indica* var. *mexicana* showed values less than one ($\lambda=0.60$). We argue that variation in population increase is associated with emergence patterns and with the maize monoculture and maize-alfalfa rotation system.

Key words: *Acalypha indica*, *Galinsoga parviflora*, *Lopezia racemosa*, seed bank, traditional farming systems, weed demography.

INTRODUCTION

Weed abundance in arable fields varies at different spatial and temporal scales, depending on agronomic and cropping system practices. Demographic studies have shown

RESUMEN

En Mesoamérica la flora de la maleza en los campos de maíz es muy diversa, con una proporción significativa de especies de maleza nativas. La larga historia del maíz en Mesoamérica ha llevado a que se realicen regímenes de selección para adaptar las malezas nativas a los sistemas de cultivo del maíz. Se estima que las poblaciones de dichas malezas se mantienen estables o se incrementan bajo el cultivo tradicional de maíz cuando no se usan herbicidas. En este artículo hacemos un estudio sobre la dinámica poblacional de las malezas presentes en un campo de maíz de temporal en el Valle de México. En el banco de semillas se registraron 18 especies que mostraron una variación estacional de 24 169 a 135 770 semillas viables m⁻². Las cuatro especies más abundantes representaron 93% del total del banco de semillas y mostraron diferentes patrones de emergencia que representaron de 2.2 a 3.1% del banco de semillas inicial. La primera cohorte fue eliminada por cultivo mecánico, mientras que la segunda mostró mayor supervivencia y fecundidad que aquellas que emergieron después. Las especies de maleza mostraron un amplio espectro de variación en las tasas finitas de incremento poblacional (0.6-9.17): las poblaciones de *Lopezia racemosa* ($\lambda=7.02$), *Galinsoga parviflora* ($\lambda=9.17$) y *Salvia tiliifolia* ($\lambda=1.81$) mostraron valores mayores a uno, mientras que *Acalypha indica* var. *mexicana* mostró valores menores a uno ($\lambda=0.60$). Sostenemos que la variación en el incremento de la población está asociada a los patrones de emergencia, así como al monocultivo del maíz y al sistema de rotación maíz/alfalfa.

Palabras clave: *Acalypha indica*, *Galinsoga parviflora*, *Lopezia racemosa*, banco de semillas, sistemas de cultivo tradicional, demografía de maleza.

INTRODUCCIÓN

La abundancia de maleza en campos cultivables varía en diferentes escalas espaciales y temporales, dependiendo de las prácticas de los sistemas agronómicos y de cultivo. Los estudios demográficos

*Author for correspondence ♦ Autor responsable.

Received: June, 2007. Approved: February, 2008.

Published as ARTICLE in *Agrociencia* 42: 499-511. 2008.

that herbicides (Bussan *et al.*, 2000), crop rotation (Heggenstaller and Liebman, 2006) and crop spatial arrangement (Puricelli *et al.*, 2002) affect finite population growth rate and consequently, weed abundance. Most of these studies have been conducted on modern industrialized agricultural systems where high inputs of agrochemicals and energy are employed. However, very few studies on weed population dynamics have been conducted on traditional farming systems.

The weed flora of Mesoamerica is highly diverse and has a high proportion of native weeds (Vibrans, 1998), a proportion which is greater in Mesoamerican agricultural areas than in other areas of México where agriculture is recent, possibly because of differences in agricultural history (Villaseñor and Espinosa-García, 2004). Presumably, the long agricultural history in Mesoamerica has selected native weeds that are well adapted to traditional farming systems that have resisted the invasion of alien weeds (Espinosa-García *et al.*, 2004). Weeds are known to rapidly respond to selection in agricultural settings, exhibiting high synchronization of life-history traits to the crop cycle (Weining, 2005). Thus, the long history of Mesoamerican agriculture may have selected life-history traits that adapted native weeds to Mesoamerican crops. However, our knowledge about the natural history, life-history traits, and population dynamics of native weeds in traditional farming systems of Mesoamerica is poor.

Certain crops favor some weed species while constraining others (Lotz *et al.*, 1991). Crop monoculture increases the abundance of certain weed species while crop rotation and diversified cropping systems reduce the abundance of others and increase weed species diversity (Swanton *et al.*, 2006; Sosnoskie *et al.*, 2006). Maize has a long history of cultivation in Mesoamerica (Harlan, 1992), and surveys of its weed communities have documented a large number of native species (Villegas, 1970; Vibrans, 1998). These weeds are presumably adapted to the maize traditional farming system, characterized by row sowing, frequent intercropping with beans, squash or both, and mechanical weed control applied before and 40 d after sowing. These native species are expected to exhibit stable populations or finite rates of population growth greater than one under traditional maize farming systems where herbicides are not used, and declining populations under other crops.

In this paper, we used demographic techniques to study the population dynamics of weeds growing in a traditionally managed maize farm in the Valley of México. Our objectives were to: a) document seasonal changes in the seed bank of major weeds occurring during the crop cycle; b) describe patterns of seedling

han mostrado que los herbicidas (Bussan *et al.*, 2000), la rotación de cultivos (Heggenstaller y Liebman, 2006) y la disposición espacial del cultivo (Puricelli *et al.*, 2002) tienen repercusiones en la tasa finita de crecimiento de la población y, por ende, en la abundancia de la maleza. La mayoría de estos estudios se han realizado en modernos sistemas agrícolas industrializados, en los que se utilizan grandes insumos de agroquímicos y energía. Sin embargo, se han hecho pocos estudios sobre la dinámica de población de la maleza en sistemas de cultivo tradicionales.

La flora de la maleza de Mesoamérica es muy diversa y está compuesta por una proporción importante de malezas nativas (Vibrans, 1998) que es mayor en regiones agrícolas mesoamericanas que en otras zonas de México en las que la agricultura es reciente, probablemente por diferencias en su historia agrícola (Villaseñor y Espinosa-García, 2004). Al parecer, la larga historia agrícola en Mesoamérica ha seleccionado malezas nativas que están adaptadas a sistemas de cultivo tradicionales que han resistido la invasión de malezas extranjeras (Espinosa-García *et al.*, 2004). Es bien sabido que las malezas responden rápidamente a la selección en ambientes agrícolas, mostrando una gran sincronización de rasgos evolutivos (vida-historia) en el ciclo de cultivo (Weining, 2005). Así, la larga historia de la agricultura mesoamericana podría haber seleccionado rasgos evolutivos (vida-historia) que adaptaron a las malezas nativas a los cultivos mesoamericanos. Sin embargo, nuestro conocimiento sobre la historia natural, los rasgos evolutivos (vida-historia), y las dinámicas de población de las malezas nativas en los sistemas de cultivo tradicionales de Mesoamérica es escaso.

Ciertos cultivos favorecen a algunas especies de maleza al tiempo que limitan a otras (Lotz *et al.*, 1991). El monocultivo incrementa la abundancia de ciertas especies de maleza, mientras que la rotación de cultivo y los sistemas diversificados reducen la abundancia de otras e incrementan la diversidad de las especies de maleza (Swanton *et al.*, 2006; Sosnoskie *et al.*, 2006). El maíz en Mesoamérica tiene una larga historia (Harlan, 1992) y las revisiones en torno a sus comunidades de maleza han documentado la existencia de un gran número de especies nativas (Villegas, 1970; Vibrans, 1998). Se estima que estas malezas están adaptadas a los sistemas tradicionales de cultivo de maíz, caracterizados por la siembra en surco, frecuentemente intercalado con frijol, calabaza o ambos, y control mecánico de malezas aplicado antes y 40 días después de la siembra. Se estima que estas especies nativas presentan poblaciones estables o tasas finitas de crecimiento poblacional mayores a uno bajo sistemas tradicionales de cultivo de maíz en los que

emergence, plant survival and fecundity; c) estimate finite rates of population growth under a rain-fed maize cropping system.

MATERIAL AND METHODS

Study system

The agricultural system is located in the Valley of México, a closed basin in central México (Figure 1). Major features of soils, climate and major crops in the Valley have been described elsewhere (Rzedowski and Rzedowski, 2001; Villegas, 1979). Although irrigation played an important role in the development of Mesoamerican civilizations (Palerm and Wolf, 1972), currently most agriculture in the Valley is rain-fed (Villegas, 1979) and the most important rain-fed crop in the area is maize (Villegas, 1979).

We selected a maize field or milpa as our study system, close (≈ 2 km) to the Universidad Autónoma Chapingo in the State of México (Figure 1), located at $19^{\circ} 30' \text{ N}$, $98^{\circ} 53' \text{ W}$, at an elevation of 2250 m. Annual rainfall is 640 mm, mean annual temperature 15° C , while local soils are Mollic inceptisols, derived mainly from lake sediments, with neutral pH and loamy texture (Enrique Solis-Villalpando, Personal communication). Locally, maize and alfalfa are the most important crops. Maize-alfalfa rotation is common, in which maize is rain-fed while alfalfa is irrigated with water from a communal well. During the year of our study (1983), the selected field had 7 years of continuous maize monoculture, after a period of 4 years under alfalfa. During 1983, the climatological station of Chapingo recorded an annual rainfall of 507 mm and a mean annual temperature of 17.9° C (Figure 2b).

Rain fell occurred mainly between May and October (Figure 2b), and most agronomic practices were adapted to this rainfall regime (Figure 2c). The studied field was a small and rectangular

no se usan herbicidas, y poblaciones en descenso con otros cultivos.

En este artículo utilizamos técnicas demográficas para estudiar la dinámica de población de las malezas que crecen en una finca de maíz manejada de forma tradicional en el Valle de México. Nuestros objetivos fueron: a) documentar los cambios estacionales en el banco de semillas de las malezas principales durante el ciclo de cultivo; b) describir los patrones de emergencia de las plántulas, supervivencia de las plantas y fecundidad; c) estimar las tasas finitas de crecimiento poblacional en un sistema de cultivo de maíz de temporal.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sistema de estudio

El sistema agrícola se localiza en el Valle de México, una cuenca en el Centro de México (Figura 1). Las características principales de los suelos, el clima y los cultivos en el Valle de México han sido descritos ampliamente (Rzedowski y Rzedowski, 2001; Villegas, 1979). Aunque el riego fue un factor determinante en el desarrollo de las civilizaciones mesoamericanas (Palerm y Wolf, 1972), en la actualidad gran parte de la agricultura en el Valle es de temporal (Villegas, 1979) y el cultivo de temporal más importante en la región es el maíz (Villegas, 1979).

Como sistema de estudio seleccionamos una milpa cercana (≈ 2 km) a la Universidad Autónoma Chapingo en el Estado de México (Figura 1), localizada a $19^{\circ} 30' \text{ N}$, $98^{\circ} 53' \text{ O}$, a una elevación de 2250 m. La precipitación anual es de 640 mm, la temperatura promedio anual es de 15° C , y los suelos locales son inceptisoles mólicos, derivados principalmente de sedimentos

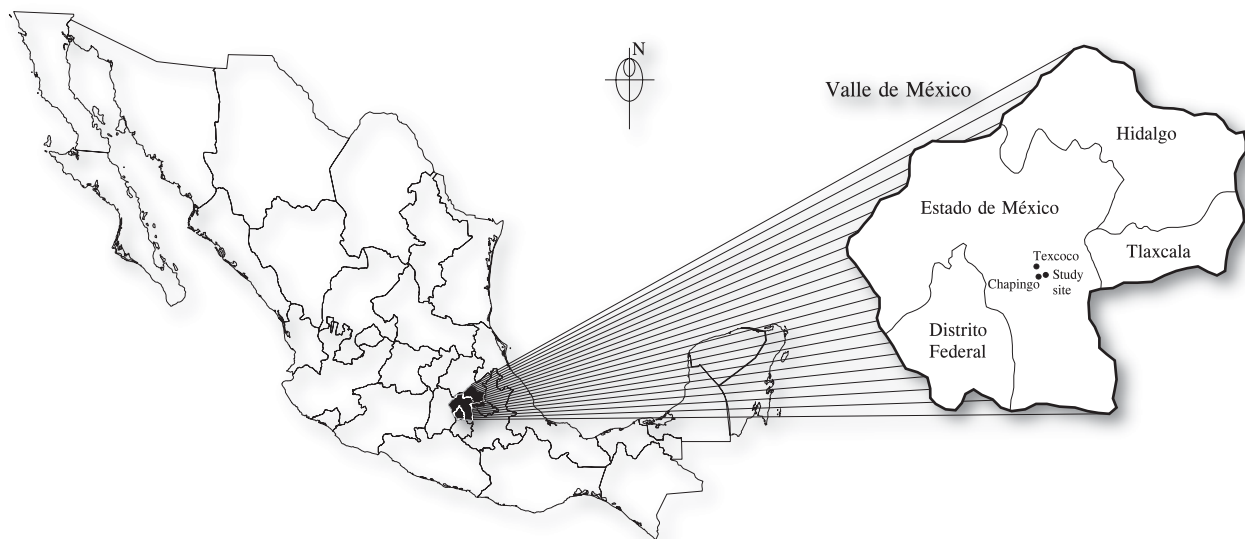


Figure 1. Location of the study site in the Valley of México.
Figura 1. Ubicación del lugar de estudio en el Valle de México.

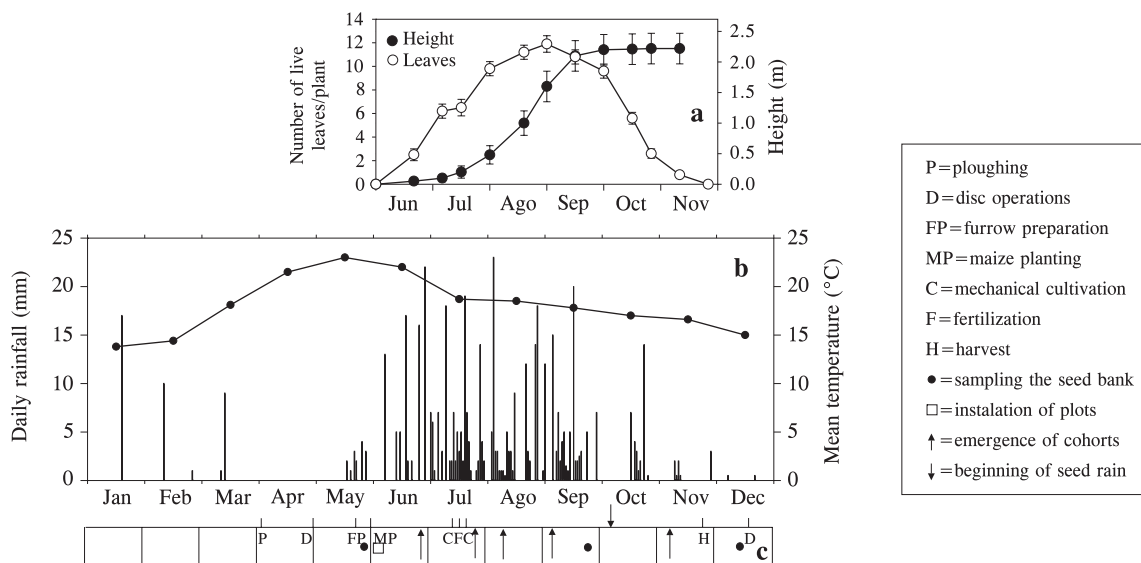


Figure 2. Growth of maize plants as a function of climatological conditions and agronomic practices in the studied field. a) growth in height and changes in the number of live leaves in maize plants during the agricultural cycle. b) daily rainfall and mean monthly temperature during 1983 at the climatological station of Chapingo. c) temporal distribution of agronomic practices and sampling dates for the demographic study.

Figura 2. Crecimiento de plantas de maíz como una función de las condiciones climatológicas y de las prácticas agronómicas en el campo estudiado. a) crecimiento en altura y cambios en el número de hojas vivas en plantas de maíz durante el ciclo agrícola. b) precipitación diaria y temperatura mensual promedio durante 1983 en la estación climatológica de Chapingo. c) distribución temporal de prácticas agronómicas y datos de muestreo para el estudio demográfico.

(23×100 m) that was ploughed on April 5 and disked on April 30 (Figure 2c). Furrows were made on May 21 and maize was manually sown in May 30 on wet soil on the bottom of furrows, after the light rains of late May (Figure 2b). The distance between rows was 0.80 m and the mean density of maize was 56 900 plants ha⁻¹. Maize growth in height and number of leaves exploit the period of the year where rainfall is concentrated (Figure 2a). The field was weeded twice during the early phase of maize growth by repeated mechanical cultivation with animal traction 40 and 47 d after planting in order to eliminate the first cohort of weeds and to hill the maize plants. Urea (200 kg ha⁻¹) was added manually around the plants between weeding. The maize dried in October, and plants were cut and cobs were harvested on November 20. The cycle ended with a disking operation that incorporated plant residues to the soil on December 15 (Figure 2c). There are no records of herbicide use for the control of weeds under this traditional farming system.

Seed bank

We set up a permanent plot (10×10 m) in the center of the studied field. The soil was sampled three times during the agricultural cycle (Figure 2c) using simple random sampling to document seasonal changes that occur in the seed bank. The first sample was taken on May 25 just after the furrows were established, before maize was planted and before weeds emerged (Figure 2c). This sampling represents the initial seed bank (N0) during the cycle

lacustres, con pH neutro y textura limosa (Enrique Solis-Villalpando, comunicación personal). Localmente, el maíz y la alfalfa son los dos cultivos más importantes. Es común la rotación maíz-alfalfa, en la que el maíz es de temporal y la alfalfa se irriga con agua de un pozo comunal. En el campo seleccionado para nuestro estudio (1983), durante siete años únicamente se cultivó maíz, tras cuatro años de cultivo de alfalfa. Durante 1983 la estación climatológica de Chapingo registró una precipitación anual de 507 mm y una temperatura promedio anual de 17.9 °C (Figura 2b).

Las lluvias se registraron principalmente entre mayo y octubre (Figura 2b) y la mayoría de las prácticas agronómicas se adaptaron a este régimen de precipitación (Figura 2c). El estudio se realizó en un campo rectangular pequeño (23×100 m) que fue arado el 5 de abril y segado (rastreado) el 30 de abril (Figura 2c). Los surcos se realizaron el 21 de mayo y el maíz se sembró manualmente el 30 de mayo en suelo mojado en el fondo de los surcos, después de las lluvias ligeras de finales de mayo (Figura 2b). La distancia entre las hileras fue de 0.80 m y la densidad promedio del maíz fue de 56 900 plantas ha⁻¹. El crecimiento del maíz en altura y número de hojas se disparó en el período del año en donde se concentra la precipitación (Figura 2a). El campo se desyerbó dos veces durante la fase temprana de crecimiento del maíz mediante cultivo mecánico repetido con tracción animal 40 y 47 días después de la plantación, con el fin de eliminar la primera cohorte de malezas y apilar las plantas de maíz. Se agregó urea (200 kg ha⁻¹) manualmente alrededor de las plantas entre los desyerbes. El maíz se secó en octubre; las plantas se cortaron y

and represents the source from which seedlings emerge. The second sample was taken on September 20, just before seed rain and after most seedling cohorts emerged (Figure 2c). This sampling (N1) attempts to record the number of seeds that occur after the losses represented by germination and before the input of new seeds. The third sample was taken on December 11, and represents the final number seeds (N2) after the weeds have dispersed their seeds, and just before the final disc operation that ends the crop cycle (Figure 2c).

The seed bank was sampled in the permanent plot using a soil probe (4.2 cm internal diameter). A preliminary analysis of the variability in the field indicated that the variance of the accumulated number of seeds of the most abundant species stabilized around the 25th sample. Thus, we decided to take 30 samples on each one of the sampling dates, representing an area of 415.6 cm². Given that the arable soil depth was on average 20 cm, we sampled the seed bank to a depth of 20 cm.

Soil samples were processed following the procedures suggested by Standifer (1980). A preliminary study during 1982 indicated that all seeds were recovered with a 0.5 mm mesh. Soil samples were wet sieved through a 0.5 mm-mesh screen and the seeds were identified and counted under a dissecting microscope (5-30X). Seeds were identified through comparison with a collection of weed seeds from the Valley of México and an identification manual (Espinosa-García and Sarukhán, 1997). To determine viability, a sample of 100 seeds per species was treated with tetrazolium chloride following Moore (1973). The seeds showing a reddish color were considered viable.

We buried 12 groups of 100 seeds of the four most abundant species at a depth of 10 cm in a contiguous undisturbed field in order to calculate the probability that a non-germinating seed has to survive to the next crop cycle. Seeds of each species were buried on July 14, 1983, in organza (fine mesh cloth) bags; three were recovered every two months until March 1984, and viability was determined through a tetrazolium test. A linear fit to data was used to predict the expected number of seeds surviving to the beginning of the next agricultural cycle in May 1984.

Emergence, survival and fecundity of weed cohorts

We installed 32 rectangular plots (15×62.5 cm) at random within the central field quadrat on June 11 to document the survival and fecundity of emerged cohorts of the most abundant species. These plots represented a total area of 3 m² and were distributed in pairs between the bottom and the crest of furrows. Every seedling that emerged within these plots was tagged with a numbered color ring. Plots were checked every week for surviving and new seedlings; seedlings emerging in different weeks were considered members of a different cohort. Seedlings were identified with an identification manual (Espinosa-García and Sarukhán, 1997).

Plant fecundity was measured toward the end of the life cycle of each species during October and November. We counted the number of reproductive structures (fruits or heads) on each tagged individual within plots. We also took samples of 100 reproductive structures of each studied species to estimate the number of seeds

las mazorcas se cosecharon el 20 de noviembre. El ciclo concluyó el 15 de diciembre con una operación de segado (rastraje) en la que se incorporaron residuos de plantas al suelo (Figura 2c). No se tienen registros de uso de herbicidas para el control de malezas bajo este sistema tradicional de cultivo.

Banco de semillas

Establecimos una parcela (10×10 m) en el centro del campo estudiado. Se tomaron muestras del suelo en tres ocasiones durante el ciclo agrícola (Figura 2c) mediante muestras aleatorizadas simples tomadas al azar para documentar los cambios estacionales que ocurren en el banco de semillas. La primera muestra se tomó el 25 de mayo inmediatamente después de que se establecieron los surcos, antes de la plantación del maíz y antes de la emergencia (surgimiento, aparición) de las malezas (Figura 2c). Este muestreo representa el banco de semillas inicial (N0) durante el ciclo, así como la fuente de la que emergieron las plántulas. La segunda muestra se tomó el 20 de septiembre, justo antes de la lluvia de semillas (dispersión) y después de que la mayoría de las cohortes de plántulas emergieron (Figura 2c). Este muestreo (N1) intenta registrar el número de semillas que subsistieron tras las pérdidas representadas por la germinación y antes de la introducción (implantación) de semillas nuevas. La tercera muestra se tomó el 11 de diciembre y representa el número final de semillas (N2) una vez que las malezas han dispersado sus semillas e inmediatamente antes de la última operación de disqueo (rastreo con disco) que pone fin al ciclo de cultivo (siembra) (Figura 2c).

El muestreo del banco de semillas se realizó en la parcela permanente con una probeta de suelo (4.2 cm de diámetro interno). Un análisis preliminar de la variabilidad en el campo indicó que la varianza del número de semillas acumulado de las especies más abundantes se estabilizó aproximadamente en la vigésimoquinta muestra. Por lo tanto, decidimos tomar 30 muestras en cada una de las fechas de muestreo, equivalentes a un área de 415.6 cm². La profundidad del suelo cultivable era de 20 cm en promedio, por lo que el muestreo del banco de semillas se hizo a 20 cm de profundidad.

Las muestras de suelo se procesaron mediante los procedimientos propuestos por Standifer (1980). Un estudio preliminar durante 1982 indicó que todas las semillas se recuperaron con una zaranda (cedazo, malla, tamiz) de 0.5 mm. Las muestras de suelo húmedo se separaron con una zaranda (cedazo, tamiz, malla) de 0.5 mm y las semillas se identificaron y contaron con un microscopio de disección (5-30X). Las semillas fueron identificadas mediante comparación con una colección de semillas de maleza del Valle de México y a través de un manual de identificación (Espinosa-García y Sarukhán, 1997). Para determinar la viabilidad, una muestra de 100 semillas por especie se trató con cloruro de tetrazolio, de acuerdo con lo sugerido por Moore (1973). Las semillas que presentaron un color rojizo fueron consideradas como viables. Enterramos 12 grupos de 100 semillas de las cuatro especies más abundantes a una profundidad de 10 cm en un campo contiguo inalterado, con el fin de calcular la probabilidad que tiene una semilla no germinada de sobrevivir hasta el siguiente ciclo de cultivo. Las semillas de cada

per reproductive structure. Plant fecundity was calculated as the product of the mean number of reproductive structures by the mean number of seeds (or achenes) per reproductive structure.

Finite rate of population growth

We estimated the finite rate of population growth using the expression proposed by Mortimer (1983) for an annual weed:

$\lambda = \sum K_i P_i F_i + b$, where: λ = finite rate of population growth; K_i = proportion of seeds that emerge from the seed bank in cohort i ; P_i = probability of reaching reproductive stage by seedlings of cohort i ; F_i = mean number of seeds produced by reproductive individual of cohort i ; b = probability that the non-germinating seeds of the seed bank persist viable to the next agricultural cycle.

This model allows the estimation of λ with the assumption that seeds produced during the current cycle persist as viable seeds (no mortality) to the next agricultural cycle. K_i was calculated as the ratio between the mean number of seedlings m^{-2} that emerges in cohort i divided by the mean number of viable seeds m^{-2} recorded at the beginning of the agricultural cycle (N_0). P_i was calculated as the ratio of the mean number of plants that reached reproductive stage divided by the mean number of seedlings that emerged in cohort i . F_i was calculated as the product of the mean number of reproductive structures produced by individuals of cohort i and the mean number of seeds (or achenes) produced by fruit or head. The probability (b) that non-germinating seeds of the seed bank persist viable to the next agricultural cycle was calculated as the product of two independent probabilities. One is the probability that initial seeds (N_0) persist through the period of germination and cultivation and before seed rain incorporate new seeds; this probability was calculated as the ratio N_1/N_0 . The other probability is the chance that seeds that were able to remain viable through weeding operations have to persist as viable to the beginning of the following agricultural cycle; this probability was calculated as the proportion of seeds buried in mesh bags that remained viable until the beginning of the next cycle. The product of these two independent probabilities provided an estimation of parameter b in Mortimer's (1983) model for the population growth rate.

RESULTS AND DISCUSSION

Seed bank

The initial evaluation (N_0) of the seed bank recorded 18 species of weeds with a total density of 53 913 viable seeds m^{-2} in the 0-20 cm layer of the arable profile. The four most abundant species were *Acalypha indica* var. mexicana, *Lopezia racemosa*, *Galinsoga parviflora* and *Salvia tiliifolia* and represented 93% of the total seed bank, while *Simsia amplexicaulis* and *Bidens odorata*, the dominant weed species of the region, accounted for less than 2%.

especie fueron enterradas el 14 de julio de 1983 en bolsas de organza (tela de malla fina); tres se recuperaron cada dos meses hasta marzo de 1984 y la viabilidad se determinó mediante una prueba de tetrazolio. En mayo de 1984 se aplicó un ajuste lineal a los datos para predecir el número de semillas que podrían sobrevivir hasta el inicio del siguiente ciclo agrícola.

Emergencia, supervivencia y fecundidad de las cohortes de maleza

El 11 de junio instalamos 32 parcelas rectangulares (15×62.5 cm) al azar dentro del cuadrante del campo central para documentar la supervivencia y la fecundidad de las cohortes emergidas de las especies más abundantes. Dichas parcelas representaron un área total de 3 m^2 y se distribuyeron en pares entre el fondo y el lomo de los surcos. Cada una de las plántulas que emergieron en estas parcelas fueron etiquetadas con una cinta (banda) de color numerada. Las parcelas fueron examinadas cada semana para evaluar la supervivencia y detectar nuevas plántulas; las plántulas emergidas en otras semanas fueron consideradas como parte de otra cohorte. Se utilizó un manual de identificación para detectarlas (Espinosa-García y Sarukhán, 1997).

La fecundidad de las plantas fue medida aproximadamente hacia el final del ciclo de vida de cada especie durante octubre y noviembre. Contamos el número de estructuras reproductivas (frutos o espigas, cabezas) en cada individuo etiquetado dentro de las parcelas. Asimismo, tomamos muestras de 100 estructuras reproductivas de cada especie estudiada para calcular el número de semillas por estructura reproductiva. La fecundidad de las plantas se calculó (determinó) como el producto del número promedio de estructuras reproductivas por el número promedio de semillas (o achenes) por estructura reproductiva.

Tasa finita del crecimiento poblacional

Calculamos la tasa finita de crecimiento poblacional con la expresión propuesta por Mortimer (1983) para una maleza anual:

$\lambda = \sum K_i P_i F_i + b$, donde: λ = tasa finita de crecimiento poblacional; K_i = proporción de semillas que emergieron del banco de semillas en cohorte i ; P_i = probabilidad de alcanzar el estadio reproductivo por plántulas de cohorte i ; F_i = número promedio de semillas producidas por individuo reproductivo de cohorte i ; b = probabilidad de que las semillas no-germinadas del banco de semillas continúen siendo viables en el siguiente ciclo agrícola.

Este modelo permite estimar λ con la presunción de que las semillas producidas durante el ciclo corriente (actual) continúan siendo viables en el siguiente ciclo agrícola. K_i fue calculado como el índice entre el número promedio de plántulas m^{-2} que emergen en la cohorte i dividido por el número promedio de semillas viables m^{-2} registradas al inicio del ciclo agrícola (N_0). P_i fue calculado como el índice del número promedio de plantas que alcanzaron el estadio reproductivo dividido por el número de plántulas que emergieron en

These four species exhibited reductions in the seed bank from 44 to 72% during the period of emergence and cultivation, with respect to the initial number of seeds (N_1/N_0 ; Figure 3). The total number of viable seeds m^{-2} recorded in the second sample (N_1) was 24 169 while the number found in the third and final sample was 135 770. *Lopezia racemosa*, *Galinsoga parviflora* and *Salvia tiliifolia* exhibited an increase in the number of seeds while *Acalypha indica* var. *mexicana* showed a reduction in the seed bank (N_2/N_0 , Figure 3).

The abundance of weed seeds, their seasonal changes and the dominance of very few species in the seed bank in our study field fall within the range of variation found in other agricultural soils (Roberts, 1981; Forcella *et al.*, 1992). Similarly, the number of weed species detected in the seed bank of our study field is similar to the species richness found in other agricultural soils (e.g. Dessaint *et al.*, 1997). Thus, in quantitative terms, the seed bank of weeds growing in the traditionally managed maize field in the Valley of México appears to be similar to the seed bank of soils where technified agriculture is practiced. The major difference with respect to the seed bank of technified agricultural soils seems qualitative, as the floristic composition involves many native weeds (distributed in México and Central América or throughout the Americas; Vibrans, 1998) such as *Acalypha indica* var. *mexicana*, *Lopezia racemosa*, *Galinsoga parviflora*, *Salvia tiliifolia*, *Amaranthus hybridus*, *Simsia amplexicaulis*, *Tinantia erecta* and *Ipomoea purpurea*. Cosmopolitan weeds of European origin such as *Sonchus oleraceus* and *Taraxacum officinale* were found at very low densities in the maize field.

la cohorte *i*. F_i fue calculado como el producto del número promedio de estructuras reproductivas producidas por los individuos de la cohorte *i* y el número promedio de semillas (o achenios) producidos por fruto o espiga (cabeza). La probabilidad (*b*) de que las semillas no germinadas del banco de semillas continúen siendo viables para el siguiente ciclo agrícola fue calculada como el producto de dos probabilidades independientes. Una es la probabilidad de que las semillas de inicio (N_0) continúen siendo viables durante el periodo de germinación y cultivo y antes de que la lluvia de semillas (dispersión) incorpore semillas nuevas; esta probabilidad fue calculada como el índice N_1/N_0 . La otra es la posibilidad de que las semillas que continuaron siendo viables durante el desyerbe sigan siéndolo hasta el inicio del siguiente ciclo agrícola; esta probabilidad fue calculada como la proporción de semillas enterradas en bolsas de malla que siguieron siendo viables al inicio del ciclo siguiente. El producto de estas dos probabilidades independientes proporcionó un cálculo del parámetro *b* en el modelo de Mortimer (1983) para la tasa de crecimiento poblacional.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Banco de semillas

La evaluación inicial (N_0) del banco de semillas registró 18 especies de malezas con una densidad total de 53 913 semillas viables m^{-2} en la capa de 0-20 cm de la superficie cultivable. Las cuatro especies más abundantes fueron *Acalypha indica* var. *mexicana*, *Lopezia racemosa*, *Galinsoga parviflora* y *Salvia tiliifolia* y representaron 93% del total del banco de semillas, mientras que *Simsia amplexicaulis* y *Bidens odorata*, las especies de maleza dominantes de la región, constituyeron menos de 2%. Estas cuatro especies registraron reducciones de 44 a 72% en el

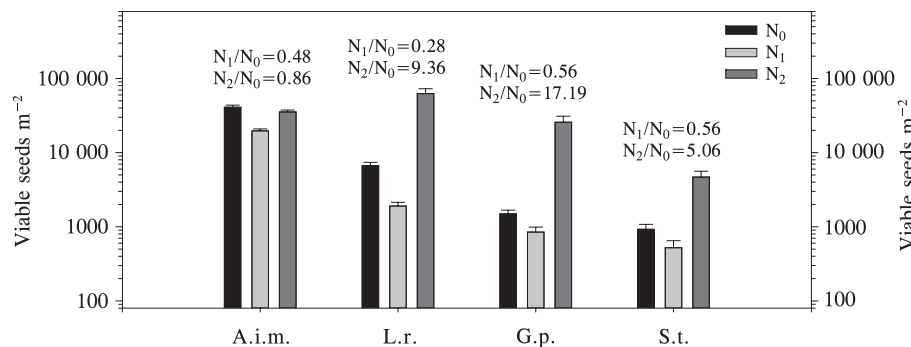


Figure 3. Temporal changes in the number of viable seeds m^{-2} of the four most abundant weeds in the studied maize field. A.i.m.=*Acalypha indica* var. *mexicana*, L.r.=*Lopezia racemosa*, G.p.=*Galinsoga parviflora* and S.t.=*Salvia tiliifolia*. N_0 =initial number of seeds, N_1 =number of seeds after cultivation and before seed rain and N_2 =number of seeds at the end of the cycle. Values are means+1 standard error (SE).

Figura 3. Cambios temporales en el número de semillas viables m^{-2} de las cuatro malezas más abundantes en el campo de maíz estudiado. A.i.m.=*Acalypha indica* var. *mexicana*, L.r.=*Lopezia racemosa*, G.p.=*Galinsoga parviflora* y S.t.=*Salvia tiliifolia*. N_0 =Número inicial de semillas, N_1 =Número de semillas después del cultivo y antes de la lluvia de semillas (dispersión) y N_2 =Número de semillas al final del ciclo. Los valores son promedios +1 error estándar (SE).

Linear regression was used to estimate the proportion of seeds surviving to the beginning of the next cycle, using the survivorship of seeds buried in bags (Figure 4). Using a regression model, the estimated proportion was 0.90 for *A. indica* var. *mexicana* ($F=6.7$; $p\leq 0.05$; $R^2=0.40$), 0.87 for *S. tiliifolia* ($F=16.4$; $p\leq 0.01$; $R^2=0.62$), 0.75 for *L. racemosa* ($F=29.1$; $p\leq 0.001$, $R^2=0.74$) and 0.74 for *G. parviflora* ($F=20.7$; $p\leq 0.01$, $R^2=0.67$).

Emergence, survival and fecundity of weed cohorts

Three to five cohorts were counted during the crop cycle (Figure 5). Weed species exhibited different patterns of weed emergence. *A. indica* var. *mexicana* showed a declining number of seedlings in successive cohorts while in the other three species the second cohort exhibited the largest number of seedlings (Figure 5). Emerged plants from all cohorts represented 2.2 to 3.1% of the initial (N0) seed bank (Figure 5). Cultivation invariably eliminated the first

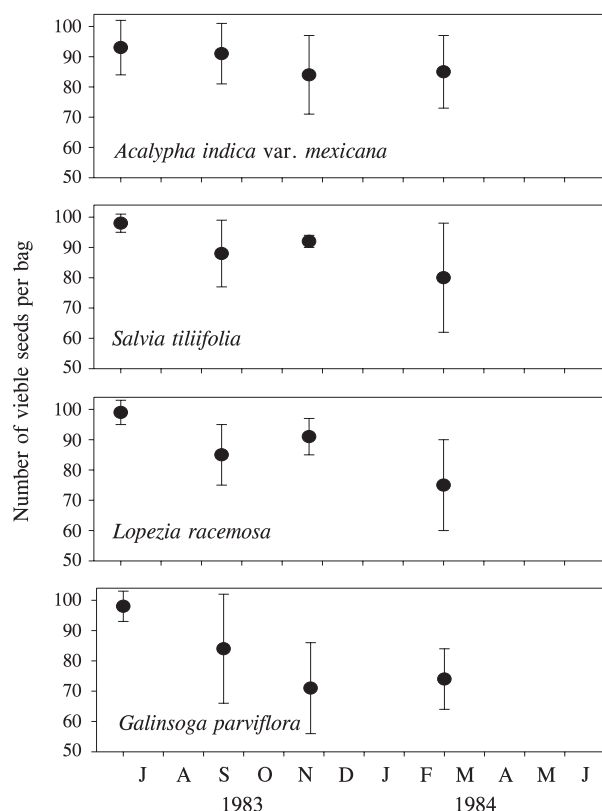


Figure 4. Number of viable seeds recovered from bags buried in the farm soil from June 1983 to March 1984. Values are means ± 1 SE.

Figura 4. Número de semillas viables recuperadas de bolsas enterradas en el suelo del rancho entre junio de 1983 y marzo de 1984. Los valores son promedios ± 1 SE.

banco de semillas durante el periodo de emergencia y cultivo, con respecto al número inicial de semillas ($N1/N0$; Figura 3). El número total de semillas viables m^{-2} registradas en la segunda muestra ($N1$) fue de 24 169 mientras que el número encontrado en la tercera y última muestra fue de 135 770. *Lopezia racemosa*, *Galinsoga parviflora* y *Salvia tiliifolia* tuvieron un incremento en el número de semillas mientras que *Acalypha indica* var. *mexicana* registró una reducción en el banco de semillas ($N2/N0$, Figura 3).

La abundancia de semillas de maleza, sus cambios estacionales y la dominancia de unas cuantas especies en el banco de semillas en nuestro campo de estudio se mantuvieron dentro del rango de variación registrado en otros terrenos (suelos) agrícolas (Roberts, 1981; Forcella *et al.*, 1992). De igual forma, el número de especies detectadas en el banco de semillas de nuestro campo de estudio es similar a la riqueza de especies de otros terrenos (suelos) agrícolas (e.g. Dessaint *et al.*, 1997). Sin embargo, en términos cuantitativos, el banco de semillas de malezas que crecen en el campo de maíz manejado tradicionalmente en el Valle de México se asemeja al banco de semillas de terrenos (suelos) en los que se practica la agricultura tecnológica. La principal diferencia con respecto a los bancos de semillas de los suelos agrícolas manejados tecnológicamente parece ser cualitativa, toda vez que en su composición florística abundan las malezas nativas (distribuidas en México y Centroamérica o a lo largo de toda América; Vibrans, 1998) tales como *Acalypha indica* var. *mexicana*, *Lopezia racemosa*, *Galinsoga parviflora*, *Salvia tiliifolia*, *Amaranthus hybridus*, *Simsia amplexicaulis*, *Tinantia erecta* e *Ipomoea purpurea*. La densidad de malezas cosmopolitas de origen europeo tales como *Sonchus oleraceus* y *Taraxacum officinale* fue muy baja en el campo de maíz.

Se aplicó regresión lineal para calcular la proporción de semillas sobrevivientes al inicio del siguiente ciclo, tomando como base la supervivencia de las semillas enterradas en bolsas (Figura 4). Tras aplicar un modelo de regresión, la proporción estimada fue de 0.90 para *A. Indica* var. *mexicana* ($F=6.7$; $p\leq 0.05$; $R^2=0.40$), 0.87 para *S. Tiliifolia* ($F=16.4$; $p\leq 0.01$; $R^2=0.62$), 0.75 para *L. Racemosa* ($F=29.1$; $p\leq 0.001$, $R^2=0.74$) y 0.74 para *G. Parviflora* ($F=20.7$; $p\leq 0.01$, $R^2=0.67$).

Emergencia, supervivencia y fecundidad de las cohortes de maleza

Se contaron de tres a cinco cohortes durante el ciclo agrícola (Figura 5). Las especies de maleza mostraron diferentes patrones de emergencia. El número de plántulas de *A. indica* var. *mexicana* descendió en

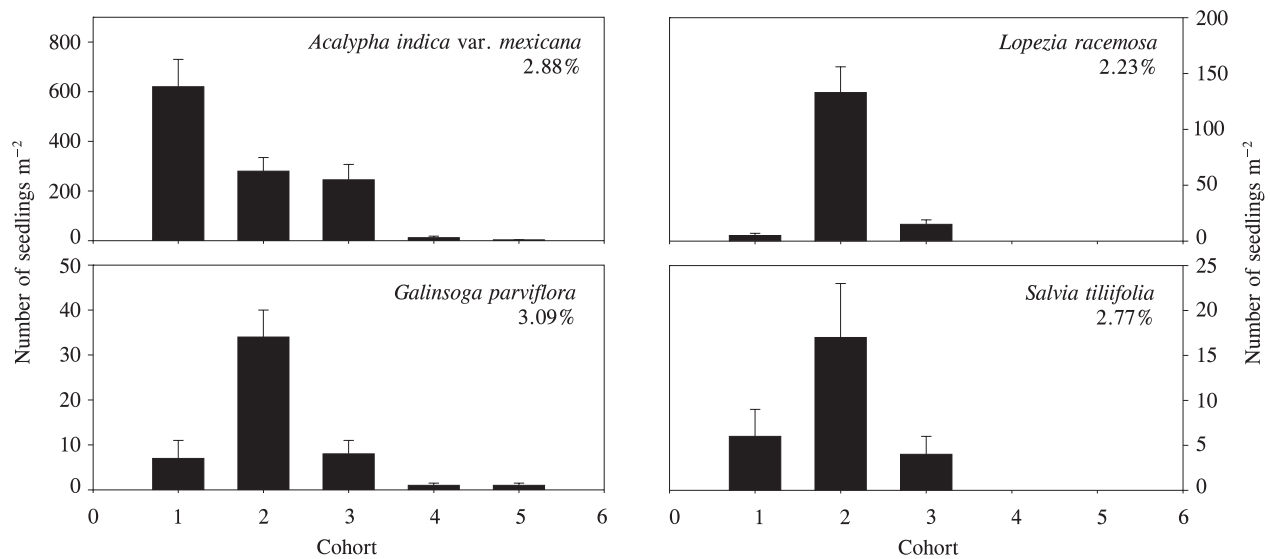


Figure 5. Patterns of emergence of cohorts among the most abundant weeds in the studied field. Values are means ± 1 SE. The percentage in graphs represents the percentage of all emerged plants with respect to the initial number (N0) of seeds in the seed bank.

Figura 5. Patrones de emergencia de cohortes entre las malezas más abundantes en el campo estudiado. Los valores son promedios ± 1 SE. El porcentaje en los gráficos representa el porcentaje de todas las plantas emergidas con respecto al número inicial (N0) de semillas en el banco de semillas.

cohort that emerged in the field (data not shown). The second cohort emerged after weeding operations and their members had greater survivorship than cohorts emerging later (Table 1). Similarly, the second cohort produced a greater number of reproductive structures than cohorts emerging later (data not shown). In fact, for all species, the second cohort contributed with more than 90% of the reproductive structures produced by all cohorts: 91.9% for *A. indica* var. *mexicana*, 99.7% for *L. racemosa*, 99.5% for *G. parviflora* and 99.7% for *S. tiliifolia*.

Our results on the number of cohorts (3-5) recorded during the crop cycle and the percentage of emergence (2-3%) from the seed bank for the major weed species fall within the range observed in other agricultural soils (Roberts, 1981; Webster *et al.*, 2003). The emergence of seedlings showed two contrasting patterns (Figure 5) in relation to weeding operations. Since the first cohort was eliminated and the second cohort had greatest success, the pattern of emergence had an important effect on the population size of major weeds as measured by the finite rate of growth (Figure 5; Table 1). At present, we do not know the mechanism responsible for the contrasting pattern of emergence but it is clear that the study of this mechanism could provide crucial evidence on the prevalence of native weeds under maize monoculture.

Therefore, our data show that survival and the probability of reaching the reproductive stage was greater in the cohort that emerged just after weeding

cohortes sucesivas, mientras que en las otras tres especies el mayor número de plántulas se registró en la segunda cohorte (Figura 5). Las plantas emergidas de todas las cohortes representaron entre 2.2 y 3.1% del banco de semillas inicial (N0) (Figura 5). El cultivo eliminó invariablemente la primera cohorte que emergió en el campo (no se muestran los datos). La segunda cohorte emergió después del desyerbe y sus miembros tuvieron una mayor supervivencia que las cohortes que emergieron después (Cuadro 1). De igual forma, la segunda cohorte produjo un número mayor de estructuras reproductivas que aquellas que emergieron después (no se muestran los datos). De hecho, en todas las especies, la segunda cohorte contribuyó con más de 90% de las estructuras reproductivas producidas por todas las cohortes: 91.9% para *A. indica* var. *mexicana*, 99.7% para *L. racemosa*, 99.5% para *G. parviflora* y 99.7% para *S. tiliifolia*.

Nuestros resultados sobre el número de cohortes (3-5) registrados durante el ciclo de cosecha y el porcentaje de emergencia (2-3%) del banco de semillas para las especies de maleza principales se mantienen dentro del rango observado en otros suelos (terrenos) agrícolas (Roberts, 1981; Webster *et al.*, 2003). La emergencia de plántulas mostró dos diferentes patrones (Figura 5) en lo que concierne al desyerbe. Dado que la primera cohorte fue eliminada y la segunda had greatest success, el patrón de emergencia tuvo un efecto importante en el tamaño de la población de las malezas principales al medirse con tasa finita

Table 1. Finite rate of population growth of four weed species growing in a rain-fed maize crop in the Valley of Mexico.**Cuadro 1. Tasa finita de crecimiento poblacional de las cuatro especies de maleza que crecen en un cultivo de maíz de temporal en el Valle de México.**

Species	Cohort	Ki	Pi	Fi	KiPiFi
<i>Acalypha indica</i> var. <i>mexicana</i>	1	0.152	0.000	0.000	0.000
	2	0.007	0.896	24.987	0.156
	3	0.006	0.294	6.502	0.012
	4 & 5	0.000	0.000	0.000	0.000
				$\sum KiPiFi =$	0.0168
				$b =$	0.433
<i>Lopezia racemosa</i>	1	0.000	0.000	0.000	0.000
	2	0.020	0.837	405.151	6.789
	3	0.001	0.189	46.852	0.016
				$\sum KiPiFi =$	6.806
				$b =$	0.213
				$\lambda =$	7.020
<i>Galinsoga parviflora</i>	1	0.004	0.000	0.000	0.000
	2	0.021	0.752	546.554	8.721
	3	0.004	0.208	31.392	0.032
	4 & 5	0.000	0.000	0.000	0.000
				$\sum KiPiFi =$	8.753
				$b =$	0.420
<i>Salvia tiliifolia</i>	1	0.006	0.000	0.000	0.000
	2	0.018	0.568	125.742	1.315
	3	0.002	0.125	8.250	0.003
				$\sum KiPiFi =$	1.318
				$b =$	0.494
				$\lambda =$	1.813

Ki: proportion of seeds that emerge from the seed bank in cohort i. Pi: probability of reaching reproductive stage by seedlings of cohort i. Fi: mean number of seeds per reproductive individual of cohort i. λ : finite rate of population growth. $\diamond$ Ki: proporción de semillas que emerge del banco de semillas en la cohorte i. Pi: probabilidad de las plántulas de la cohorte i de alcanzar el estadio reproductivo. Fi: número promedio de semillas por individuo reproductivo de la cohorte i. λ : tasa finita de crecimiento poblacional.

operations (second cohort) than in successive cohorts. Similar evidence has been recorded in the study of the demography of weed species in other agricultural systems (Fernandez-Quintanilla *et al.*, 1986; Puricelli *et al.*, 2002).

Finite rate of population growth

The estimation of each of the parameters of the model proposed by Mortimer (1983) allowed determining population growth rates for each one of the studied species. The value of λ for *A. indica* var. *mexicana* was 0.60 while for *L. racemosa*, *G. parviflora*, and *S. tiliifolia*, values were 7.02, 9.17 and 1.81 (Table 1).

Our data on finite rates of population growth are similar to the range of values that have been recorded in weeds from diverse agricultural systems (Mortimer, 1983; Fernandez-Quintanilla *et al.*, 1986, 2000). It is likely that the variation found among species in finite

de crecimiento (Figura 5; Cuadro 1). Actualmente no sabemos cuál es el mecanismo responsable del patrón de emergencia, pero es evidente que el estudio de dicho mecanismo podría proporcionar evidencia decisiva sobre la prevalencia de malezas nativas bajo monocultivo.

Por consiguiente, nuestros datos mostraron que en la cohorte que emergió inmediatamente después de los desyerbes (segunda cohorte) la supervivencia y la probabilidad de alcanzar el estadio reproductivo fue mayor que en las cohortes sucesivas. Se han registrado evidencias similares en estudios sobre la demografía de las especies de malezas en otros sistemas agrícolas (Fernández-Quintanilla *et al.*, 1986; Puricelli *et al.*, 2002).

Tasa finita de crecimiento poblacional

La estimación (el cálculo) de cada uno de los parámetros del modelo propuesto por Mortimer (1983)

rates of growth is associated with maize monoculture and maize-alfalfa rotation. *L. racemosa*, *G. parviflora* and *S. tiliifolia* were the species that showed maximum emergence after weeding operations, exhibited $\lambda > 1$ and are typically abundant in maize (Villegas, 1970). In contrast, *A. indica* var. *mexicana* showed declining number of seedlings with successive cohorts, had the greatest number of plants eliminated by weeding operations, exhibited $\lambda < 1$ and is locally abundant under alfalfa (F. Molina-Freaner, Personal observation), where this species can survive the periodical alfalfa harvesting operations due to its basal branching habit and low height (Adame y Espinosa, 1992). Because in alfalfa there are no weeding operations until the first alfalfa harvest, it is expected that the emergence of *Acalypha* together with germinating alfalfa would result in greater seed set than delayed emergence. In alfalfa fields in the Valley of México, erect weeds are gradually eliminated by the periodical alfalfa cuts that occur before these plants reproduce (Adame y Espinosa, 1992).

Empirical (Westerman *et al.*, 2005; Heggenstaller and Liebman, 2006) and theoretical (Jordan *et al.*, 1995; Mertens *et al.*, 2002) studies have shown that crop rotation imposes multiple stress and mortality factors that can contribute to effective weed suppression and deny the opportunities for growth or reproduction of continuous monoculture. Thus, it is likely that the different trajectories shown by major weeds in our maize field reflect differences in their ability to grow in maize or alfalfa. Our study field had seven years of maize monoculture after four years of alfalfa. It is likely that the native weed species that exhibited $\lambda > 1$ possess life history traits that allow a temporal escape to traditional weeding practices and produce sufficient seeds to increase in numbers. This set of native weeds may be well adapted to traditional management under the rain-fed maize of the Valley of México. Future studies on these native weeds should address the set of life-history traits that has allowed this group to persist so well under maize and the mechanism that has enabled them to resist replacement by weeds of European origin.

CONCLUSIONS

In this study we documented the demography of major weeds present in a rain-fed maize field in a maize-alfalfa rotation system. The seed density in the seed bank was similar to that in other agricultural soils. However, the floristic composition involved mainly native weeds.

The four predominant weed species represented 93% of the total seed bank and exhibited contrasting

permitió determinar las tasas de crecimiento poblacional para cada una de las especies estudiadas. El valor de λ para *A. indica* var. *mexicana* fue de 0.60 mientras que para *L. racemosa*, *G. parviflora*, y *S. tiliifolia* los valores fueron de 7.02, 9.17 y 1.81 (Cuadro 1).

Nuestros datos sobre las tasas finitas de crecimiento poblacional son similares al rango de valores que se han registrado en malezas de diversos sistemas agrícolas (Mortimer, 1983; Fernández-Quintanilla *et al.*, 1986, 2000). Es altamente probable que la variación observada entre las especies en tasas finitas de crecimiento esté asociada con el monocultivo de maíz y la rotación maíz-alfalfa. *L. racemosa*, *G. parviflora*, y *S. tiliifolia* registraron emergencia máxima después del desyerbe, mostraron $\lambda > 1$ y abundan habitualmente en el maíz (Villegas, 1970). En contraste, *A. indica* var. *mexicana* mostró un descenso en el número de plántulas con cohortes sucesivas, registró el mayor número de plantas eliminadas mediante desyerbe, mostró $\lambda < 1$ y es abundante localmente en alfalfa (F. Molina-Freaner, observación personal), en donde estas especies pueden sobrevivir a las cosechas periódicas de alfalfa debido a su hábito de ramificación basal (o proximal) y a su baja estatura (Adame y Espinosa, 1992). Dado que en el caso de la alfalfa no se realizan operaciones de desyerbe sino hasta el momento de la primera cosecha, se estima que la emergencia de *Acalypha* junto con la alfalfa en proceso de germinación podría llevar a una producción de semillas mayor que la emergencia tardía. En los campos de alfalfa del Valle de México las malezas erguidas (o decumbentes) son eliminadas gradualmente mediante los cortes periódicos de alfalfa que se realizan antes de la etapa de reproducción de dichas plantas (Adame y Espinosa, 1992).

Estudios empíricos (Westerman *et al.*, 2005; Heggenstaller y Liebman, 2006) y teóricos (Jordan *et al.*, 1995; Mertens *et al.*, 2002) muestran que la rotación de cultivos genera múltiples factores de estrés y mortalidad que pueden contribuir a la supresión efectiva de malezas y a limitar (restringir, impedir) las oportunidades de crecimiento o reproducción del monocultivo continuo. Por lo tanto, es muy probable que las diferentes trayectorias mostradas por las principales malezas en nuestro campo de maíz reflejen diferencias en su capacidad de desarrollarse en maíz o alfalfa. En nuestro campo de estudio, durante siete años sólo se cultivó maíz, tras cuatro años de cultivo de alfalfa. Muy probablemente, las especies nativas de maleza que mostraron $\lambda > 1$ poseen life history traits (rasgos evolutivos) que permiten un alejamiento temporal de las prácticas tradicionales de desyerbe y producir suficientes semillas para incrementarse en número. Este conjunto de malezas nativas puede ser adaptado adecuadamente al manejo tradicional bajo el

patterns of emergence and finite rates of population increase (λ). The weed species typical in the maize phase, *Lopezia racemosa* ($\lambda=7.02$), *Galinsoga parviflora* ($\lambda=9.17$) and *Salvia tiliifolia* ($\lambda=1.81$) emerged predominantly after the first weeding operation, whereas *Acalypha indica* var. *mexicana* ($\lambda=0.60$), common in the alfalfa phase, reached an emergence peak before the first weeding operation.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Heike Vibrans for critical comments on earlier versions of the manuscript, Dionisio Delgadillo for permission to study his farm, Enrique Solís Villalpando for information on soils from the area, and Rafael Díaz, Clara Tinoco and Rogelio Molina for field assistance.

LITERATURE CITED

- Adame, C. J., y F. J. Espinosa G. 1992. Sucesión de arvenses en alfalfa (*Medicago sativa*). Memorias del XIII Congreso Nacional de la Ciencia de la Maleza. México. pp: 7.
- Bussan, A. J., C. M. Boerboom, and D. E. Stolenberg. 2000. Response of *Setaria faberi* demographic processes to herbicide rates. Weed Sci. 48: 445-453.
- Dessaint, F., R. Chadoeuf, and G. Barralis. 1997. Nine years' soil seed bank and weed vegetation relationships in an arable field without weed control. J. Appl. Ecol. 34: 123-130.
- Espinosa-García, F. J., y J. Sarukhán. 1997. Manual de Malezas del Valle de México. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica. México, D. F. 407 p.
- Espinosa-García, F. J., J. L. Villaseñor, and H. Vibrans. 2004. The rich generally get richer, but there are exceptions: Correlations between species richness of native plant species and alien weeds and in México. Diversity and Distributions 10: 399-407.
- Fernández-Quintanilla, C., L. Navarrete, J. L. G. Andujar, A. Fernández, and M. J. Sánchez. 1986. Seedling recruitment and age-specific survivorship and reproduction in populations of *Avena sterilis* spp. *ludoviciana* (Durieu) Nyman. J. Appl. Ecol. 23: 945-955.
- Fernández-Quintanilla, C., J. Barroso, J. Recasens, X. Sans, C. Torner, and M. J. Sánchez del Arco. 2000. Demography of *Lolium rigidum* in winter barley crops: analysis of recruitment, survival and reproduction. Weed Res. 40: 281-291.
- Forcella, F., R. G. Wilson, K. A. Renner, J. Dekker, R. G. Harvey, D. A. Alm, D. D. Buhler, and J. Cardina. 1992. Weed seedbanks of the U.S. corn belt: magnitude, variation, emergence and application Weed Sci. 40: 636-644.
- Harlan, J. R., 1992. Crops & Man. Second Edition. American Society of Agronomy and Crop Science Society of America. Madison, Wisconsin, USA. 295 p.
- Heggenstaller, A. H., and M. Liebman. 2006. Demography of *Abutilon theophrasti* and *Setaria faberi* in three crop rotation systems. Weed Res. 46: 138-151.
- Jordan, N., D. A. Mortensen, D. M. Prenzlow, and K. C. Cox. 1995. Simulation analysis of crop rotation effects on weed seedbanks. Am. J. Bot. 82: 390-398.
- Lotz, L. A. P., R. M. H. Groeneveld, B. Habekotte, and H. Van Oene. 1991. Reduction of growth and reproduction of *Cyperus esculentus* by specific crops. Weed Res. 31: 153-160.
- Mertens, S. K., F. Van den Bosch, and J. A. P. Heesterbeek. 2002. Weed populations and crop rotations: exploring dynamics of a structured periodic system. Ecol. Applications 12: 1125-1141.

maíz de temporal del Valle de México. Estudios futuros sobre estas especies nativas podrían identificar el conjunto de rasgos evolutivos que ha permitido que este grupo sea tan persistente en maíz, así como determinar cuál es el mecanismo que ha contribuido a que resistan a ser sustituidas por malezas de origen europeo.

CONCLUSIONES

En este estudio documentamos la demografía de las principales malezas presentes en un campo de maíz de temporal en un sistema de rotación maíz-alfalfa. La densidad de semillas en el banco de semillas fue similar a la de otros terrenos agrícolas. Sin embargo, la composición florística estuvo integrada principalmente por malezas nativas.

Las cuatro especies de maleza predominantes representaron 93% del total del banco de semillas y mostraron diferentes patrones de emergencia; las tasas finitas de población aumentaron (λ). Las especies de maleza típicas en la etapa de maíz, *Lopezia racemosa* ($\lambda=7.02$), *Galinsoga parviflora* ($\lambda=9.17$) y *Salvia tiliifolia* ($\lambda=1.81$) emergieron en su mayoría después del primer desyerbe, mientras que *Acalypha indica* var. *mexicana* ($\lambda=0.60$), común en la etapa de alfalfa, alcanzó su nivel máximo de emergencia antes del primer desyerbe.

—Fin de la versión en español—



- Moore, R. P. 1973. Tetrazolium staining for assessing seed quality. In: Heydecker, W. (ed). Seed Ecology. Butterworth Group, London. pp: 347-366.
- Mortimer, A. M. 1983. On weed demography. In: Fletcher, W. W. (ed). Recent Advances in Weed Research. Commonwealth Agricultural Bureau, Farnham Royal, U. K. pp: 3-40.
- Palerm, A. y E. Wolf. 1972. Agricultura y Civilización en Mesoamérica. Editorial SepSetenta-Diana, México D. F. 148 p.
- Puricelli, E., G. Orioli, and M. R. Sabbatini. 2002. Demography of *Anoda cristata* in wide and narrow-row soybean. Weed Res. 42: 456-463.
- Roberts, H. A. 1981. Seed banks in soils. Adv. Appl. Biol. 6: 1-55.
- Rzedowski, G. C., y J. Rzedowski. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, Michoacán, México. 1406 p.
- Sosnoskie, L. M., C. P. Herms, and J. Cardina. 2006. Weed seedbank community composition in a 35-year-old tillage and rotation experiment. Weed Sci. 54: 263-273.
- Standifer, L. C. 1980. A technique for estimating weed seed populations in cultivated soil. Weed Sci. 28: 134-138.
- Swanton, C. J., B. D. Booth, K. Chandler, D. R. Clements, and A. Shrestha. 2006. Management in a modified no-tillage corn-soybean-wheat rotation influence weed population and community dynamics. Weed Sci. 54: 47-58.

- Vibrans, H. 1998. Native maize field weed communities in south central Mexico. *Weed Res.* 38: 153-166.
- Villaseñor, J. L., and F. J. Espinosa-García. 2004. The alien flowering plants of Mexico. *Diversity and Distributions* 10: 113-123.
- Villegas D., M. 1970. Estudio florístico y ecológico de las plantas arvenses de la parte meridional de la Cuenca de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México.* 18: 17-89.
- Villegas D., M. 1979. Malezas de la Cuenca de México. Publicación No. 5, Instituto de Ecología y Museo de Historia Natural de la Ciudad de México, México D. F. 137 p.
- Webster, T. M., J. Cardina, and A. D. White. 2003. Weed seed rain, soil seedbanks, and seedling recruitment in no-tillage crop rotations. *Weed Sci.* 51: 569-575.
- Weining, C. 2005. Rapid evolutionary responses to selection in heterogeneous environments among agricultural and nonagricultural weeds. *Int. J. Plant Sci.* 166: 641-647.
- Westerman, P. R., M. Liebman, F. D. Menalled, A. H. Hegenstaller, R. G. Hartzler, and P. Dixon. 2005. Are many little hammers effective? Velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) population dynamics in two- and four-year crop rotation systems. *Weed Sci.* 53: 382-392.