

**Amalia RIOS\***  
**Agustín GIMENEZ\*\***

\* Ing. Agr., Dr., Control de Malezas, Est. Exp. Alberto Boerger, INIA La Estanzuela, 70000, Colonia, Uruguay

\*\* Ing. Agr., Control de Malezas, Est. Exp. Alberto Boerger, INIA La Estanzuela, 70000, Colonia, Uruguay.

## INTRODUCCION

El estudio de las respuestas fisiológicas de las malezas a distintos ambientes permite comprender cómo interactúan con los cultivos, cuales son los factores que determinan su relativa competitividad y cómo ésta varía en diferentes condiciones ambientales. Este conocimiento ecofisiológico de las mismas favorece la integración de 1º) prácticas de control mecánico, con 2º) efecto de la interferencia del cultivo y 3º) control químico, facilitando la concreción del objetivo de minimizar el efecto de las malezas sobre los rendimientos de los agroecosistemas. Asimismo, a través de estos estudios es factible predecir la relevancia de especies exóticas.

1º) Durante el período de preparación de un suelo los laboreos pueden ser una herra-

## SUMMARY

*Physiological responses of weeds to different environments can explain how they interact with crops and their incidence in yields. Different morphological, physiological, and ecological characteristics contribute to the success of weeds in agriculture-pasture productive systems. Some of the most relevant traits are competence capacity, morphological and physiological plasticity, adaptation to the crop (similar phenological and morphological traits, acclimatation to chemical practices, genetic compatibility, similar reproductive propagules), production of allelopathic substances, photosynthetic pathways, germination and dormance.*

*Through knowledge of this traits is that integrated control is made easier, reducing production costs and environmental impacts, making possible the use of effective strategies to prevent any weed specie from becoming dominant. Preservation of actual plant communities will make management easier because of the available technology, so as to assign investigation resources to other deficient areas.*

# ECOFISIOLOGIA DE MALEZAS

mienta muy eficaz para el control de malezas. Para incrementar la efectividad de los mismos, se debe conocer la comunidad de malezas a través de la historia de la chacra y favorecer su germinación, lo cual implica satisfacer los requerimientos de temperatura, humedad, luz, eliminación de inhibidores, etc., que determinan la quiebra de la dormancia de las semillas. Importa además, determinar el momento óptimo para realizarlos a efectos de incentivar y homogeneizar la emergencia de plántulas y su posterior eliminación.

2º) Al favorecer la interferencia del cultivo, se procuran maximizar sus efectos competitivos y alelopáticos sobre las malezas. La inclusión de cultivos alelopáticos en una rotación implica estudiar la susceptibilidad de diferentes especies de malezas y la influencia de factores abióticos en la producción de fitoinhibidores, para obtener control eficiente, biológico, no contaminante y sin costos adicionales. Además, es necesario determinar el tiempo de persistencia en el suelo de sustancias alelopáticas, que puedan afectar el crecimiento de cultivos sucesivos.

3º) El éxito en el control químico, depende de la susceptibilidad de la maleza al herbicida, lo cual está determinado por el estado de crecimiento y desarrollo de las malezas y la incidencia de condiciones ambientales.

Los estudios ecofisiológicos, permiten también, predecir el potencial geográfico y



**Cuadro 1.** Tres estrategias sugeridas para la evolución de plantas vasculares (Grime, 1977).

INTENSIDAD DEL DISTURBIO	INTENSIDAD DEL ESTRÉS	
	Bajo	Alto
Bajo	Estrategia no viable	Competidoras
Alto	Ruderales	Tolerantes al estrés

el impacto agrícola de especies exóticas. Ejemplos de especies exóticas son abundantes, *Sorghum halepense* (L.) Pers. fue introducida en Argentina y Uruguay en el siglo pasado, y actualmente está avanzando hacia el interior de Brasil a través de la frontera argentina. *Bidens aurea* (AIT.) Sherff. es una especie que se encuentra como maleza de real importancia sólo en Chile (Kogan, 1983), sucediendo lo mismo con *Coleostepus myconis* (L.) Reinchenb. F. en Uruguay.

El objetivo del presente trabajo es discutir las características morfológicas, fisiológicas y ecológicas que contribuyen al suceso de las agromalezas en sistemas de producción agrícolas-pastoriles.

## RESUMEN

Las respuestas fisiológicas de las malezas en distintos ambientes permiten comprender como interactúan con los cultivos y el grado de incidencia de los factores que determinan los rendimientos de los agroecosistemas. Distintas características morfológicas, fisiológicas y ecológicas contribuyen al suceso de las agromalezas en sistemas de producción agrícolas-pastoriles. Entre éstas, son relevantes la capacidad de competencia, plasticidad morfológica y fisiológica, adaptación al cultivo (similitud morfológica-fenológica, adaptación a prácticas químicas, compatibilidad genética, similitud de propágulos reproductivos), capacidad de producción de sustancias alelopáticas, rutas fotosintéticas, germinación y dormancia.

El conocimiento de estas características facilita el manejo integrado de malezas y permitiría disminuir costos de producción y el efecto del impacto ambiental manteniendo la diversidad específica de las comunidades vegetales, atenuando el riesgo de la problemática mono-específica. De esta manera se preservarán las actuales comunidades florísticas de los agroecosistemas para las cuales hay más tecnología disponible, asignando los recursos en investigación hacia otras áreas deficitarias.

## CARACTERISTICAS DETERMINANTES DE LA CAPACIDAD DE INTERFERENCIA DE LAS AGROMALEZAS

La estrategia en el crecimiento y desarrollo que presentan las plantas en un ambiente dado están determinadas básicamente por dos fenómenos externos: estrés y disturbio (Grime, 1977). El primer fenómeno agrupa distintos factores abióticos que condicionan la producción como disponibilidad de agua, nutrientes, luz, temperaturas extremas, etcétera. El segundo considera la remoción parcial o total de la biomasa vegetal, ya sea por laboreo, cosecha, pastoreo, fuego, etcétera. Las plantas en su evolución y adaptación a ambientes con intensidades distintas de estrés y disturbio desarrollaron tres estrategias (cuadro 1).

Las plantas **competidoras** son especies herbáceas capaces de ocupar grandes áreas, con exclusión de otras especies. Se caracterizan por su capacidad de capturar y utilizar eficientemente recursos abióticos, favoreciendo el crecimiento vegetativo, en ambientes productivos y relativamente imperturbados, se presentan con alta frecuencia en estadios intermedios de una sucesión ecológica. Las plantas **ruderales** son especies herbáceas, anuales o perennes de vida corta, características de hábitats productivos y disturbados. Se caracterizan por el ciclo corto de desarrollo, rápido establecimiento y crecimiento. Consecuentemente una alta proporción de fotoasimilados son trasladados directamente a las semillas y en condiciones de estrés abiótico la producción de semillas es mantenida a expensas del crecimiento vegetativo. Son frecuentes en estadios iniciales de una sucesión. Las plantas **tolerantes al estrés** presentan tamaño pequeño, tasas bajas de crecimiento vegetativo y reproductivo, característico de plantas sometidas a stress, continuo y severo. Estas características son similares en todas las especies expuestas a diferentes tipos de estrés, ya sea deficiencias nutritivas, hídricas, lumínicas, etcétera. Estas especies adaptadas a ambientes desfavorables, poco productivos y no alterados, también son frecuentes en estadios finales de una sucesión ecológica de suelos fértiles (Grime, 1974).

Existen una serie de estrategias secundarias, enmarcadas por las señaladas en el cuadro 1, que se originaron en hábitats

intermedios, para lo cual Grime (1977), propone el modelo triangular presentado en la figura 1.

La mayoría de las malezas herbáceas anuales, bianuales y perennes al igual que muchos cultivos poseen características comunes a especies competidoras y ruderales. Estas especies clasificadas como competidoras-ruderales se caracterizan por la capacidad elevada de capturar recursos abióticos en los estadios iniciales del crecimiento, que le confieren tasas altas de crecimiento inicial y de producción de semilla. Se destacan también, por la adaptación a hábitats con bajos niveles de estrés abiótico, fuerte competencia y frecuentemente disturbados (Grime, 1979).

El suceso de las malezas en los ecosistemas agrícolas debe ser evaluado según Holt (1988), por la rapidez en colonizar en lugares disturbados, la dificultad en eliminarlas y por el impacto en la productividad de los cultivos. El grado de suceso está determinado por una serie de características que determinan su crecimiento y potencial reproductivo.

### Capacidad de competencia

El éxito en la implantación y posterior competencia de las agromalezas depende básicamente de la capacidad en desarrollar altas tasas de crecimiento al estado de plántula, que resultan en una rápida expansión de la superficie foliar y radical. En sistemas agrícolas estas características son más importantes que otras, como tolerancia al sombreado o habilidad para invadir cuando la vegetación ya está establecida (Patterson, 1985).

En hábitats de fertilidad media a alta las plantas ruderales y competitivas tienen tasas de crecimiento altas y sistemas radicales con elevada capacidad de absorción de nutrientes. Estas características están determinadas por la tasa de fotosíntesis dado que las plantas en suelos fértiles tienen reservas de carbohidratos bajas y tasas de respiración radical altas (Grime, 1977). Las tasas de fotosíntesis dependen fundamentalmente de la concentración de nitrógeno en las hojas, consecuentemente, tasas de absorción radical altas son necesarias para que las tasas fotosintéticas no decaigan (Chapin, 1980). Las tasas de fotosíntesis y de absorción de nutrientes declinan con la edad de hojas y raíces por lo que el mante-



**Figura 1.** Modelo triangular de clasificación de plantas herbáceas de acuerdo a la estrategia evolutiva. C=competidoras. R=ruderales. S= tolerantes al estrés.

nimiento de tasas altas dependerá de la rápida sustitución de hojas y raíces senescentes.

### Plasticidad morfológica y fisiológica

La capacidad de cambios fenotípicos como respuesta a variaciones ambientales es una característica importante que permite la adaptación de las plantas a un amplio rango de hábitats. Las especies competitivas responden al estrés abiótico o biótico, con rápidos cambios morfológicos: incremento en la relación parte aérea: sistema radical, mayor superficie foliar y radical; entre tanto las especies ruderales acortan el ciclo vegetativo y maximizan la producción de semilla (Grime, 1977).

Las consecuencias ecológicas del estrés dependerán además del tipo de hábitat. En hábitats con factores abióticos limitados las especies competitivas se caracterizan por agotar las reservas de agua, nutrientes, etcétera. Las especies ruderales presentan una producción crónicamente baja de semilla que no es suficiente para compensar las altas tasas de mortandad poblacional. En hábitats potencialmente productivos frecuentemente perturbados, las consecuencias ecológicas de deficiencia hídrica o competencia determinan que en las



especies competitivas se reduzca la producción de semillas, y que en las ruderales se realice el esfuerzo reproductivo para asegurar la persistencia de la especie (Grime, 1977). Los hábitats donde se originaron cultivos y malezas agrícolas fueron similares, así como la evolución posterior, sin embargo las malezas retiene mayor plasticidad fenotípica que permite mayor versatilidad fisiológica y morfológica en respuesta a las variaciones del ambiente (Patterson, 1985).

### Adaptación al cultivo

Las agromalezas están adaptadas a las prácticas culturales aplicadas a los cultivos. Esta adaptación se manifiesta de diferentes formas: similitud morfológica-fisiológica, adaptación a prácticas químicas, compatibilidad genética, dificultad de separación de propágulos reproductivos.

#### Similitud morfológica-fenológica

Entre las características más nocivas de una maleza se destaca la similitud morfológica y fenológica con el cultivo asociado durante el período de desarrollo reproductivo. *Avena fatua* L. tiene la capacidad de adaptar su hábito de crecimiento según el cultivo que infeste; siendo más alta y erecta cuando está asociada a *Triticum durum* L. que asociada a *Hordeum vulgare* L.; consecuentemente al momento de la cosecha presenta altura similar al cultivo que infestó (Harlan, 1929).

#### Adaptación a prácticas químicas

Diversas malezas que fueron controladas por herbicidas específicos evolucionaron originando biotipos actualmente tolerantes, como consecuencia de la aplicación de un mismo herbicida durante años sucesivos. Algunos biotipos presentan resistencia absoluta pues no son afectados, pero en general los más comunes son biotipos tolerantes, en éstos algunas plantas con desarrollo menor, sobreviven. Así, por ejemplo, las aplicaciones sucesivas de s-triazinas en cultivos de maíz, viñas, naranjales, etc., originó la resistencia determinada en 38 especies pertenecientes a 18 géneros (Gressel et al., 1982; LeBaron & Gressel, 1982; Gressel, 1984). Entre éstas, se incluye *Amaranthus retroflexus* L. (Peabody,

1973), *Brassica campestris* L. (Maltais & Bouchard, 1978), *Capsella bursa-pastoris* L. (Holliday & Putwain, 1974), *Chenopodium album* L. (Bandeem & McLaren, 1976; Warwick & Black, 1980), *Chenopodium strictum* Roth (Warwick et al., 1979), *Poa annua* L. (Ducruet & Gasquez, 1978) y *Senecio vulgaris* L. (Holliday & Putwain, 1980).

Distintas estrategias se desarrollan en las malezas para sobrevivir a las aplicaciones sucesivas de un mismo herbicida. Harper (1956), sugiere que los herbicidas pueden inducir cambios fenológicos como un mecanismo de escape en especies susceptibles, citando como ejemplo, la selección por germinación tardía y ciclo corto. Esta reducción en el ciclo de especies anuales también fue indicado por Kott (1971) como consecuencia del establecimiento sucesivo de cultivos agrícolas. Haas & Streibig (1982) destacan la dormancia de semillas como la causa principal determinante para la persistencia de especies susceptibles a herbicidas, mientras que Fryer & Chancellor (1970), señalan fallas técnicas periódicas de control, tales como momentos inadecuados de aplicación. Hume (1988) estudió los efectos de aplicaciones a largo plazo de 2,4-D en *Chenopodium album* L. y *Thlaspi arvense* L. e identificó diez maneras de escape al herbicida. Éstas fueron germinación escalonada, tolerancia al herbicida, tamaño pequeño y emergencia tardía de plántulas, ciclo de vida corto, vigor de plántulas, fallas en las prácticas de control, dormancia, mecanismos de dispersión de semillas, viabilidad de semillas inmaduras y ciclo anual invernal en *T. arvense*.

#### Compatibilidad genética

El cruzamiento entre cultivos y malezas da origen a materiales altamente competitivos y de difícil control, dada la similitud fisiológica con el cultivo. Un ejemplo de esta situación son los cruzamientos de *Sorghum bicolor* (L.) Moench y *Sorghum halepense* (L.) Pers

#### Dificultad de separación de propágulos reproductivos

Entre las características adaptativas más importantes de las malezas, se destacan la maduración en momentos similares a los cultivos que infestan, con propágulos

reproductivos de muy difícil separación de la semilla de éstos, favoreciendo así su capacidad de propagación (ejemplos: *Lolium multiflorum* en *Festuca arundinacea*, *Lolium tumulentum* L. en *Triticum aestivum* L., etcétera).

### Capacidad de producir sustancias alelopáticas

La alelopatía o interferencia bioquímica se define como el efecto nocivo directo o indirecto de inhibición que una planta ejerce sobre otra planta o microorganismo a través de la producción de compuestos químicos que se liberan al ambiente (Rice, 1984). Compuestos alelopáticos han sido identificados en todos los tejidos de las plantas desde semillas hasta raíces, pudiendo ser incorporados al ambiente por secreción radicular, descomposición de residuos y/o volatilización, contribuyendo a dotar de mayor agresividad a las malezas.

La producción de compuestos alelopáticos favorece la persistencia de las semillas de malezas en el suelo por la producción de inhibidores químicos que previenen la actividad de patógenos sobre la semilla y por inhibidores de la germinación que permiten que las semillas permanezcan viables y durmientes (Evenary, 1949; Horton & Kraebel, 1955; Ferenczy, 1956). En la etapa de implantación, la producción de sustancias alelopáticas excluye o deprime la presencia de competidores asegurando el establecimiento. Esta característica es relevante en especies tolerantes al estrés, tipo las que crecen en zonas desérticas o en suelos de baja fertilidad, y para especies perennes que presentan bajas tasas de crecimiento inicial.

Existe actualmente suficiente información que permitiría la explotación de la alelopatía en un manejo integral de malezas en diferentes agroecosistemas (Rice, 1984; Putman, 1988). Cuando los compuestos alelopáticos son producidos por los cultivos, se favorece su implantación al interferir en la emergencia y en la capacidad de competencia de las malezas, consecuentemente disminuye la población de éstas y aumenta el potencial de interferencia del cultivo. Este proceso implica un control eficiente sin costo adicional. Además, de acuerdo a los resultados de Alsaadawi (1988), estos compuestos inhibirían la actividad de las bacterias *Nitrosomonas* y *Nitrobacter* disminuyendo las pérdidas de N en los suelos, y permitien-

do que sea utilizado en cultivos posteriores.

La capacidad de afectar el crecimiento de las malezas a través de la producción de sustancias alelopáticas difiere entre cultivares, según lo determinado en estudios comparativos de distintos cultivos tales como *Avena* (Fay & Duke, 1977), *Glycine max* (L.) Merr (Rose et al., 1983), *Helianthus annuus* L. (Leather, 1983), *Sorghum bicolor* (L.) Moench. (Alsaadawi et al., 1986).

### Rutas fotosintéticas

A nivel mundial, una alta proporción de las malezas más agresivas son especies  $C_4$ . Si se consideran las 76 especies más problemáticas, un 42% son  $C_4$ , en tanto, si se toman en cuenta las 18 más competitivas, un 78% son  $C_4$  (Black et al., 1969; Holm et al., 1977; Mcworter & Patterson, 1979). Sin embargo las malezas  $C_3$  también presentan capacidad alta de competencia y son agrónomicamente problemáticas (cuadro 2).

Las plantas  $C_4$  han evolucionado en climas tropicales (Larcher, 1975), su suceso e impacto en los agroecosistemas está determinado por una serie de características desarrolladas en su adaptación a hábitats disturbados. Éstas presentan ventajas comparativas en relación a las  $C_3$ , tales como ruta fotosintética más rápida y eficiente, y fotosintetizan con los estomas cerrados, pues realizan reserva de  $CO_2$ . Presentan otras características ecofisiológicas que las diferencian de las  $C_3$  como mayor temperatura óptima y rango de saturación de luz del proceso fotosintético, mayor eficiencia en el uso del agua y del nitrógeno (Schmitt & Edwards, 1981), mayor producción de materia seca (Brown, 1978).

### Germinación y dormancia

Las agromalezas anuales se caracterizan por el esfuerzo reproductivo que realizan al final de su ciclo, lo que constituye parte de la estrategia para la perpetuación de la especie (Harrington et al., 1984). Entre los mecanismos de sobrevivencia, la habilidad de una especie de producir semilla con requerimientos contrastantes de germinación, o sea heteroblásticas, disminuye los riesgos de extinción de la especie, determinando que aún en óptimas condiciones sólo



**Cuadro 2.** Clasificación de cultivos y malezas importantes de acuerdo al ciclo fotosintético que presentan (adaptado de Patterson, 1985).

C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>
<b>CULTIVOS</b>	
Algodón	Caña
Arroz	Sorgo
Soja	Maíz
Trigo	Setaria
Avena	<i>Pennisetum glaucum</i>
Cebada	
Centeno	
Tréboles y Alfalfa	
Festuca	
Falaris	
Raigrás	
Maíz	
<b>MALEZAS</b>	
<i>Ambrosia</i> spp.	<i>Amaranthus</i> spp.
<i>Avena fatua</i> L.	<i>Brachiaria</i> spp.
<i>Bidens pilosa</i> L.	<i>Cenchrus</i> spp.
<i>Brassica</i> spp.	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers
<i>Cassia obtusifolia</i> L.	<i>Cyperus rotundus</i> L.
<i>Chenopodium album</i> L.	<i>C. esculentus</i> L.
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	<i>Digitaria</i> spp.
<i>Galium aparine</i> L.	<i>Echinochloa</i> spp.
<i>Ipomoea</i> spp.	<i>Eleusine indica</i> L. Gaertn.
<i>Lantana camara</i> L.	<i>Euphorbia hirta</i> L.
<i>Lolium temulentum</i> L.	<i>Imperata cylindrica</i> L. Beauv
<i>Plantago</i> spp.	<i>Panicum</i> spp.
<i>Rumex</i> spp.	<i>Paspalum dilatatum</i> Poir
<i>Sida</i> spp.	<i>Pennisetum</i> spp.
<i>Solanum</i> spp.	<i>Portulaca oleracea</i> L.
<i>Stellaria media</i> (L.) Cyrill	<i>Rottboellia exaltata</i> L.
<i>Striga</i> spp.	<i>Setaria</i> spp.
<i>Xanthium</i> spp.	<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers.

una parte del banco de semillas germinan. Diversos factores tales como posición de la semilla, fotoperíodo, temperatura, radiación luminosa, limitantes hídricas, etc., determinan el heteroblastismo en una población de malezas y en una misma planta. Estas adaptaciones ecofisiológicas son uno de los mecanismos más importantes que permiten la persistencia y el progresivo avance de las fronteras ocupadas por las poblaciones de malezas (Rios, 1987). Como consecuencia, muchas especies de malezas tienen la capacidad de distribuir en el tiempo la germinación de semillas enterradas, perma-

neciendo otras sin germinar, viables, durmientes aún cuando están con niveles adecuados de temperatura, humedad, oxígeno y condiciones favorables para el desarrollo plantular. Este comportamiento de las semillas tiene carácter adaptativo, por lo tanto está estrechamente relacionado con el hábitat de la especie (Labouriau, 1983). Las condiciones en las cuales la quiebra de la dormancia ocurre, pueden frecuentemente ser deducidas por las condiciones prevalentes en el área de distribución de la especie y por aspectos fenológicos (Berrie, 1984).

Entre los factores abióticos importantes en la quiebra de la dormancia se destaca la temperatura. En especies propagadas por semillas, el conocimiento del rango de temperatura donde germinan las malezas contribuye a la comprensión de su distribución geográfica (Labouriau, 1983). En el aspecto agronómico, en los ecosistemas agrícolas, el conocimiento de las temperaturas cardinales (temperaturas por encima o por debajo de las cuales la germinación no ocurre), es fundamental para los estudios de determinación de flujos de emergencia durante el año agrícola y para predecir la ocurrencia de reinfestaciones, después de realizadas las prácticas de control.

Las exigencias de temperaturas alternadas de muchas semillas de malezas, es una característica adaptativa fundamental en especies que producen semillas pequeñas. A mayor profundidad de emergencia se consumen más reservas de la semilla para alcanzar la superficie del suelo antes de iniciar la fotosíntesis, condicionando el éxito del establecimiento de la plántula a las reservas contenidas en la semilla (Labouriau, 1983). En condiciones naturales ésta es una causa importante de mortandad de plántulas (Taylorson, 1970). Las fluctuaciones térmicas son menores a medida que se profundiza en el perfil del suelo (Larcher, 1975); por tanto las semillas "detectan" su posición en éste por la mayor amplitud de temperatura que se da en los centímetros próximos a la superficie (Labouriau, 1983).

En zonas templadas las semillas de malezas, también suelen requerir de un período de estratificación (frío) para quebrar la dormancia. Esto determina que las semillas no germinen hasta que los requerimientos de frío se satisfagan, generalmente en la primavera siguiente, evitando la eliminación masiva de plántulas por bajas temperaturas. El efecto de bajas temperaturas es cuantitativo realizándose un proceso fisiológico de



adaptación, "endurecimiento" al frío. Con la estratificación de las semillas se amplía el rango de temperaturas en el cual germinan, siendo una típica adaptación ecológica a climas templados (cuadro 3).

Las temperaturas ejercen sus efectos determinando cambios en el estado físico de los componentes celulares, afectando las velocidades de las reacciones (Forsyth & Brown, 1982). Las bajas temperaturas ejercerían sus efectos alterando el equilibrio entre promotores e inhibidores del crecimiento (Webb et al., 1972), promoviendo la germinación.

El fotoperíodo y la calidad de la luz también afectan la germinación. Esta, al igual que el crecimiento, la posición y orientación de órganos es controlada por la radiación visible.

Ese fenómeno es conocido como fotoblastismo, positivo o negativo según la luz aumente el porcentaje y la velocidad de germinación o los disminuya respectivamente. Muchas especies indiferentes a la luz, se vuelven fotoblásticas positivas, cuando son sometidas a situaciones de estrés, ya sea térmicos (Toole et al., 1957) o hídricos (Khan, 1969; Koller, 1972). El fitocromo actúa como fotorreceptor y está presente en dos formas, una inactiva, fitocromo 660 ( $F_{660}$ ) y tiene un pico de absorción en la zona del espectro visible de 660 nm (rojo). El  $F_{660}$  bajo radiación 660 nm pasa a la forma activa conocida como fitocromo 730 ( $F_{730}$ ) promotora de la germinación. La reversión de la forma  $F_{730}$  a  $F_{660}$  se realiza en ausencia de luz o bajo radiación rojo lejano (730 nm) (Song, 1984).

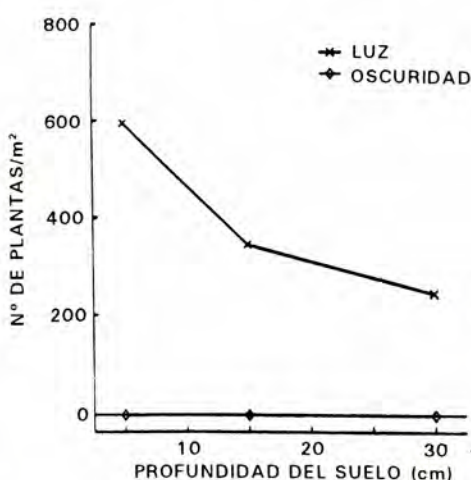
En condiciones naturales la proporción de luz roja: luz roja lejana (R:RL) incidente en el suelo depende o no de la presencia de cobertura vegetal. Taylorson & Borthwick (1969) determinaron bajo cielo sin nubes un valor de 1,2, en tanto bajo cobertura de un cultivo de tabaco 0,18. Si las semillas están a la sombra de otras plantas el fitocromo está en la forma inactiva  $F_{660}$ , siendo más pronunciado el efecto cuando mayor sea la densidad de follaje. Semillas de una misma población o removidas de una misma inflorescencia pueden presentar diferencias en los requerimientos lumínicos (Cavers & Harper, 1966). La inducción a requerimientos de luz de semillas ocurre no sólo en semillas sombreadas por plantas vecinas, sino también cuando la maduración se completa en las propias estructuras originales (Ríos, 1987). La mayoría de las especies de hábitats abiertos se caracterizan por pre-

sentar requerimientos de luminosidad en la germinación (King 1975; Fenner 1980). En un estudio realizado en Inglaterra, se verificó que más del 90% de malezas eran fotoblásticas positivas (Wesson & Wareing 1969a). El fitocromo actúa como un trasmisor ecológico de la composición espectral de la luz incidente promoviendo o inhibiendo la germinación. Esa acción transductora es adaptativa y tiende a circunscribir la germinación donde hay mayores condiciones de luminosidad y por tanto mayor posibilidad de sobrevivencia de plántulas (Labouriau, 1983). Semillas que inicialmente no son fotoblásticas pasan a serlo después de un período de tiempo en el suelo (figura 2).

Muchas de las especies que requirieron luz para germinar después de estar enterradas en el suelo por más de 2 años, no eran fotoblásticas positivas cuando recién formadas. La sensibilidad a la luz es un requisito impuesto posteriormente. Entre estas especies se destacan *Plantago* spp, *Polygonum persicaria*, *Sinapsis arvensis*, *Spergula arvensis*, *Stellaria media*, *Trifolium repens*

**Cuadro 3.** Germimación (%) de *Hemerocallis* en diferentes temperaturas en función del tiempo de estratificación (Nikolaeva, 1977).

Estratificación (semanas)	Temperaturas (°C)				
	10	16	22	27	33
0	0	1-20	41-60	21-40	0
2	1-20	61-80	81-100	41-60	0
8	81-100	81-100	81-100	61-80	1-20



**Figura 2.** Efectos de la luz en la germinación de semillas de varias especies tomadas de muestras de suelos a varias profundidades (adaptado de Wesson & Wareing, 1969b)

(Wesson & Wareing, 1969b). La transmisión de la luz a través del suelo altera la composición del espectro disminuyendo la relación R:RL. Suelos arcillosos y con altos porcentajes de humedad producen las mayores alteraciones de luz (Bewley & Black, 1982). En experiencias realizadas simulando lo que sucede cuando se laborea el suelo, se expusieron muestras de suelos a apenas 80 segundos de luz blanca, determinándose incrementos del 62% de germinación en relación a los controles no iluminados (Wesson & Wareing, 1969a; Taylorson, 1972). Esta es una característica adaptativa de especies ruderales a los disturbios más o menos frecuentes de los predios agrícolas.

La lluvia también produce quiebra de la dormancia, cuando ésta está determinada por la presencia de inhibidores. Los inhibidores de la germinación se concentran en los tejidos que recubren la semilla y se caracterizan por su solubilidad en agua (Harper, 1977; Labouriau, 1983). Este es uno de los mecanismos de adaptación ecológica de especies del desierto, caatingas brasileras, chaco argentino y de climas tropicales con marcados períodos de lluvias y seca. Las sustancias inhibitoras están presentes en cantidades tales que, solamente lluvias fuertes y prolongadas son capaces de lavarlas permitiendo la germinación, y asegurando la disponibilidad de agua para el establecimiento de las plántulas. El efecto del agua en la quiebra de la dormancia sólo se verifica cuando este elemento es usado para "lavar" la cubierta. La imbibición en agua parada, en vez de lixiviar los inhibidores, apenas los redistribuye por la semilla (cuadro 4).

## CONCLUSIONES

En los sistemas de rotación son varios los factores que inciden en la dinámica de las relaciones de las comunidades florís-

ticas. Los estudios ecofisiológicos de las relaciones cultivo-maleza son imprescindibles para el manejo integrado de las comunidades vegetales. En ecosistemas agrícolas-pastoriles esto favorecerá la reducción de costos de producción, disminuirá el efecto del impacto ambiental permitiendo el mantenimiento de la diversidad específica de las comunidades vegetales y disminuyendo el riesgo de la problemática monoespecífica. De esta manera se preservarán las actuales comunidades florísticas de los agroecosistemas para los cuales hay más tecnología disponible, asignando los recursos en investigación hacia otras áreas deficitarias.

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- AISAADAWI, I. S. 1988. Biological suppression of nitrification by selected cultivars of *Helianthus annuus* L. J. Chem. Ecol., 14:733-741.
- AISAADAWI, I. S., AI-UQAILI, J. K., AIRUBEAA, A. J.; AI-HADITHY, S. M. 1986. Allelopathic suppression of weeds and nitrification by selected cultivars of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. J. Chem. Ecol., 12:200-206.
- BANDEEN, J. D.; McLAREN, R. D. 1976. Resistance of *Chenopodium album* L. to triazine herbicide. Can. J. Plant Sci., 56:411-412.
- BERRIE, A. M. M. 1984. Germination and Dormancy. In: WILKINS, M. B. ed. Advances Plant Physiology. London, Pitman. Chap. 19, p. 440-458.
- BEWLEY, J. D.; BLACK, M. 1982. Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination. 2. Viability, Dormancy and Environmental Control. Berlin, Springer-Verlag. 375p.
- BLACK, C. C., CHEN, T. M.; BROWN, R. H. 1969. The biochemical basis for plant competition. Weed Sci., 17:338-344.
- BROWN, R. H. 1978. A difference in N use efficiency in C3 and C4 crop plants and its implications in adaptation and evolution. Crop Sci., 18:93-98.
- CARVALHO, N. M.; NAKAGAWA, J. 1983. Sementes: ciencia, tecnologia e produção. Campinas, Fundação Cargill, 429 p.
- CAVERS, P. B.; HARPER, J. L. 1966. Germination polymorphism in *Rumex*

**Cuadro 4.** Efecto de la lixiviación y la luz en la germinación de *Betula* spp. (Carvalho & Nakagama, 1983).

Régimen luminoso	secas	embebidas	lixiviadas
Sin luz	0	0	0
Días cortos	17	20	70
Días largos	69	63	90



- crispus* and *Rumex obtusifolius*. J. Ecology, 54:307-82.
- CHAPIN, F. S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. Ann. Rev. Ecol. Syst., 11:233-260.
- DUCRUET, J. M.; GASQUEZ, J. 1978. Observation de la fluorescence sur feuille entière et mise en évidence de la résistance chloroplastique à l'atrazine chez *Chenopodium album* L. et *Poa annua* L. Chemosphera, 8:691-696.
- EVENARY, M. 1949. Germination inhibitors. Bot. Rev., 15:153-194.
- FAY, P. K.; DUKE, W. B. 1977. An assessment of allelopathic potential in *Avena* germplasm. Weed Sci., 22:224-225.
- FENNER, M. 1980. Germination test on thirty two East African weed species. Weed Research, 20:135-138.
- FERENCZY, L. 1956. Occurrence of antibacterial compounds in seeds and fruits. Acta Biol. Acad. Sci. Hung., 6., 317-323.
- FORSYTH, C.; BROWN, N. A. C. 1982. Germination of the dimorphic fruits of *Bidens pilosa* L. New Phytol. 90:151-164.
- FRYER, J. D.; CHANCELLOR, R. J. 1970. Herbicides and our changing weeds. In: The Flora of a Changing Britain. Perring, F. & Classey, E. W. Ltd., Faringdon, England. p. 105-118.
- GRESSEL, J. 1984. The evolution of herbicide resistant weeds. In: Origins and Development of Adaptation. Ciba Symp. N° 102. Pitman, London. p.73.
- GRESSEL, J., AMMON, H. U., FOGELFORS, H., GASQUEZ, J., KAY, Q. O. N., KEES, H. 1982. Discovery and distribution of herbicides resistant weeds outside North America. In: LeBARON, H. M. & GRESSEL, J., ed. Herbicide Resistance in Plants. John Wiley & Sons. New York. p. 9-17.
- GRIME, J. P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. Nature 250:26-31.
- GRIME, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Am. Nat. III, 1169-1194.
- GRIME, J.P. 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. John Wiley & Sons, New York. 209 p.
- HAAS, H.; STREIBIG, J. C. 1982. Changing patterns of weed distribution as a result of herbicide use and other agronomic factors. In: LeBARON, H. M. & GRESSEL, J., ed. Herbicide Resistance in Plants. John Wiley & Sons. New York. p.57-79.
- HARLAN, H. V. 1929. The weedishness of wild oats. J. Hered., 20: 515.
- HARPER, J. L. 1956. The evolution of weeds in relation to resistance to herbicides. Proc. Br. Weed Conf., 3:179-188.
- HARPER, J. L. 1977. Population biology of plants. London, Academic Press. 892 p.
- HARRINGTON, G. N.; FRIEDEL, M. H.; HODGKINSON, K. C.; NOBLE, J. C. 1984. Vegetation ecology and management. In: HOWES, K. M. W., ed. Management of Australia's Rangelands. Perth. CSIRO. Cap. 4. p. 41-61.
- HOLLIDAY, R. J.; PUTWAIN, P. D. 1974. Variation in susceptibility to simazine in three species of annual weeds. Proc. Br. Weed Control Conf., 12: 649-654.
- HOLLIDAY, R. J.; PUTWAIN, P. D. 1980. Evolution of herbicide resistance in *Senecio vulgaris* L.: variation in susceptibility to simazine between and within populations. J. Applied Ecol., 17:779-791.
- HOLM, L. G., PLUCKNETT, D. L., PANCHO, J. V.; HERBERGER, J. P. 1977. The Worst Weeds. University Press of Hawaii, Honolulu. 609p.
- HOLT, J. S. 1988. Ecological and physiological characteristics of weeds In: ALTIERI, M. A. and LIEBMAN, M., ed. Weed Management in Agroecosystems: Ecological Approaches. Florida. CRC Press. p. 7-23.
- HORTON, J. S.; KRAEBEL, C. J. 1955. Development of vegetation after fire in the Chamise Chaparral of Southern California. Ecology, 36:244-262.
- HUME, L. 1988. Long-term effects of 2,4-D application on plant. II. Herbicide avoidance by *Chenopodium album* and *Thlaspi arvense*. Can. J. of Botany, 66:230-235.
- KHAN, A. A.; WATERS, E. C. 1969. The hormonal control of post harvest dormancy and germination in barley seeds. Life Science, 8:729-736.
- KING, T. J. 1975. Inhibitions of seed germination under leaf canopies in *Arenaria serpyllifolia*, *Veronica arvensis* and *Cerastium holosteoides*. New Phytol., 75:87.
- KOGAN, M. 1983. *Bidens aurea* (AIT) SHERFF, su biología y control. In: PANEL DE EXPERTOS EN ECOLOGIA Y

- CONTROL DE MALEZAS PERENNES. Santiago, Chile, 1983. Trabajos. Santiago. Pontificia Universidad Católica de Chile. FAO. p. 139-176.
- KOLLER, D. 1972. Environmental control of seed germination. In: KOZLOWSKI, T. T., ed. Seed Biology. Academic Press, New York. pp. 2-93.
- KOTT, S. A. 1971. Evolutionary trends in the formation of biotypes of field weeds. Vestn. Skh. Nauki (Moscow), 16:64-70.
- LABOURIAU, L. G. 1983. Germinação das sementes. Washington, D.C., OEA. 174 p.
- LARCHER, W. 1975. Physiological Plant Ecology. Berlin. Springer-Verlag. 252 p.
- LEATHER, G. R. 1983. Sunflowers (*Helianthus annuus*) are allelopathic to weeds. Weed Sci., 31:37-42.
- LeBARON, H. M.; GRESSEL, J. 1982. Herbicide Resistance in Plants. John Wiley & Sons. New York. 401 p.
- MALTAIS, B.; BOUCHARD, C. J. 1978. Une moustard des oiseaux (*Brassica rapa* L.) résistante à l'atrazine. Phytoprotection, 59:117-119.
- McWORTHER, C. G.; PATTERSON, D. T. 1979. Ecological factors affecting weed competitions in soybean. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE II: Proc., CORBIN, F. T., ed., Westview Press, Boulder.
- NIKOLAEVA, M. G. 1977. Factors controlling the dormancy pattern. In: KHAN, A. A., ed. The Physiology and Biochemistry of Seeds. Dormancy and Germination. North-Holland Publishing Company. Amsterdam. p.51-71.
- PATTERSON, D. T. 1985. Comparative ecophysiology of weeds and crops. In: DUKE, S. O., ed. Weed Physiology Vol. I. Chap 4. p. 102-129.
- PEABODY, D. 1973. Aatrex tolerant pigweed found in Washington. Weeds Today, 4: 17-19.
- PUTMAN, A. R. 1988. Allelopathy: Problems and Opportunities in weed management. In: ALTIERI, M. A. and LIEBMAN, M., eds. Weed Management in Agroecosystems: Ecological Approaches. Florida. CRC Press p.77-88.
- ROSE, S. J., BURSIDE, O. C. SPECHT, J. E., WILLIAMS, J. H.; SWISHER, B. A. 1983. Competition and allelopathy of soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] cultivars to weeds. Weed Sci. Soc. Am. Abstr. p.16.
- RICE, E. L. 1984. Allelopathy. Academic Press, New York. 423p.
- RIOS, A. 1987. Estudo de fatores do ambiente na germinação de frutos polimórficos de *Bidens pilosa* L. Viçosa, UFV, Imp. Univ. Tesis M.Sc. 60p.
- SCHMITT, M. R.; EDWARDS, G. E. 1981. Photosynthetic capacity and nitrogen use efficiency of maize, wheat, and rice: a comparison between C3 and C4 photosynthesis. J. Exp. Bot., 32: 459-463.
- SONG, P. S. 1984. Phytochrome. In: WILKINS, M. B., ed. Advanced plant Physiology. London, Pitman. Cap. 16. p. 354-379.
- TAYLORSON, R. B. 1970. Changes in dormancy and viability of seed weeds in soils. Weed Sci., 18: 265.
- TAYLORSON, R. B. 1972. Phytochrome controlled changes in dormancy and germination of buried weed seeds. Weed Sci., 20:417-422.
- TAYLORSON, R. B.; BORTHWICK, H. A. 1969. Light filtration by foliar canopies; significance for light-controlled weed seed germination. Weed Science, 17:48-51.
- TOOLE, E. H.; TOOLE, V. K.; HENDRICKS, S. B.; BORTHWICK, H. A. 1957. Effect of temperature on germination of light sensitive seeds, Proc. Intern. Seed Test Assoc., 22:1-9.
- WARWICK, S. I.; BLACK, L. 1980. Uniparental inheritance of atrazine resistance in *Chenopodium album* L. Can. J. Plant Sci., 60: 751-753.
- WARWICK, S. I., SOUZA MACHADO, V., MARRIAGE, P. B.; BANDEEN, J. D. 1979. Resistance of *Chenopodium strictum* Roth (late-flowering goose-foot) to atrazine. Can. J. Plant Sci., 59:269-270.
- WEBB, D. P.; VAN STADEN, J.; WAREING, P. F. 1972. Seed dormancy in Acer. J. Exp. Bot., 24:105-116.
- WESSON, G.; WAREING, P. F. 1969a. The role of light in the germination of naturally occurring populations of buried weed seeds. J. Exp. Bot., 20:402-413.
- WESSON, G.; WAREING, P. F. 1969b. The induction of light sensitivity in weed seeds by burial, J. Exp. Bot., 20:414-425.