



CUANDO LA CLAVE ES INTEGRAR: INTRODUCCIÓN AL DESARROLLO DE GRUPOS DE COMPORTAMIENTO DE DORMICIÓN DE MALEZAS EN CULTIVOS AGRÍCOLAS

Alejandra C. Duarte Vera¹; Diego Batlla; Claudio M. Ghersa y Diego O. Ferraro

¹Lic. Cs. Ambientales Alejandra Carolina Duarte Vera. IFEVA-CONICET. Departamento de Producción Vegetal. Cátedra de Cerealicultura. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. vduarte@agro.uba.ar

Recibido: 05-06-15

Aceptado: 03-12-15

RESUMEN

La intensificación agrícola ha generado la aparición de malezas de difícil control, tanto por cambios en su abundancia, como por el surgimiento de genotipos tolerantes o resistentes a herbicidas. Por ello es importante desarrollar aproximaciones analíticas basadas en la biología de las malezas que permitan predecir cambios florísticos ante diferentes escenarios ambientales. Aunque existen descripciones sobre el funcionamiento de ciertas especies en particular, es escaso el desarrollo de aproximaciones que aborden la predicción del enmalezamiento de manera mecanística. Este trabajo plantea un marco teórico novedoso para el estudio del proceso de enmalezamiento a través del estudio de los efectos de distintos filtros ambientales sobre el riesgo de salida de dormición de propágulos en campos agrícolas, aspecto clave para entender el riesgo de establecimiento de malezas en estos sitios. Para ello se describe la clasificación de especies de malezas en grupos de comportamiento de dormición (GCD), y se describe de manera cualitativa la influencia de distintos filtros ambientales sobre la determinación de ocurrencia de los GCD descriptos. En total se identificaron cuatro GCD de especies anuales y tres de especies perennes, a través de una revisión de 150 trabajos de la literatura. La aproximación teórica descrita en este trabajo ayuda a sistematizar de manera más eficiente el abordaje del problema del enmalezamiento, reduciendo su complejidad basándose en el uso de estrategias funcionales en lugar de las identidades de las especies.

Palabras clave. Malezas, dormición, enmalezamiento, modelos funcionales.

WHEN THE KEY IS INTEGRATE: INTRODUCTION TO DEVELOPMENT OF DORMANCY BEHAVIOR GROUPS WEEDS IN AGRICULTURAL CROPS

SUMMARY

Agricultural intensification has led to the emergence of weeds difficult to control, owing to changes in abundance, for the development of tolerance or resistance to herbicides. It is therefore important to develop analytical approaches based on the biology of weeds, to predict floristic changes under different environmental scenarios. Although there are descriptions of the operation of particular species, there is little development of approaches that address weed growth forecast of mechanistic way. This paper proposes a novel theoretical framework for the study of the process of weeds growth through the effects of different environmental filters about the risk of dormant propagules in agricultural fields, key to understanding the risk of establishment of weeds in these sites. Here, the classification of weed species in dormancy behavior groups (GCD) is described, and describes qualitatively the influence of different environmental filters on the determination of occurrence of GCD. A total of four GCD of annuals and three perennials were identified in a review of 150 works of literature. The theoretical approach described in this paper helps to systematize more efficiently the problem of weeds growth, reducing complexity by relying on the use of functional strategies rather than the identities of the species.

Key words. Weeds, dormancy, weed growth, functional models.

INTRODUCCIÓN

Uso de insumos y manejo de malezas en sistemas modernos

En los últimos años, los agroecosistemas argentinos han experimentado un proceso de intensificación caracterizado por el aumento en el uso de insumos y la ampliación geográfica de la cobertura de cultivos extensivos en nuestro territorio (Satorre, 2005; Frank y Viglizzo, 2010; Ferraro y Benzi, 2015). En particular, el aumento en el uso de recursos no renovables en los sistemas agrícolas puede alterar el equilibrio de los sistemas productivos al hacerlos cada vez más dependientes de entradas externas (Pretty, 2008; Ferraro, 2012). Por esta razón, y en simultáneo con el aumento de la demanda de alimentos, resulta necesario definir estrategias de manejo agrícola que permitan mantener rendimientos estables a través del tiempo, minimizando los efectos negativos sobre el ambiente (Tilman *et al.*, 2002). Sin embargo, este camino de la intensificación sustentable (Doré *et al.*, 2011) no puede recorrerse sin conocer el funcionamiento de los agroecosistemas, para que el uso creciente de insumos externos se haga racionalmente tanto en el aspecto económico como en el ambiental. Uno de los flujos de insumos externos más importantes en los agroecosistemas se canaliza a través de los agroquímicos, entre los cuales los herbicidas utilizados para controlar a las malezas tienen un rol principal, tanto en términos de cantidades utilizadas, como de capital invertido (Chikowo *et al.*, 2009).

El término “maleza” posee principalmente un carácter antropocéntrico, definiendo así a toda especie vegetal que interfiere con las actividades productivas y el bienestar humano (Neve *et al.*, 2009). Estas interferencias se asocian especialmente a reducciones significativas del rendimiento de los cultivos, a disminuciones de la calidad del producto cosechado (Gibson *et al.*, 2008), o al posible rol de las malezas como hospedantes de plagas que atacan al cultivo (Norris y Kogan, 2005). A pesar del incremento tanto global (Dill *et al.*, 2008) como local (CASAFE,

2012) de la cantidad de herbicidas aplicados y su innegable contribución al manejo de los sistemas productivos, las malezas siguen generando numerosas complicaciones asociadas con procesos de escape (Scursoni *et al.*, 2007) o el desarrollo de poblaciones con frecuencia creciente de individuos resistentes (Jasieniuk *et al.*, 1996; Vidal *et al.*, 2010; Ferraro y Ghersa, 2013). Estas fallas en el control generan un efecto de retroalimentación positiva (Chapin *et al.*, 1996), donde el aumento de la aplicación de herbicidas resulta cada vez más necesario, produciendo así un agravamiento de los efectos de escape y resistencia, que cíclicamente conllevan a más aumentos en las dosis aplicadas.

Estudio de las estrategias funcionales de malezas

El estudio de la interacción cultivo-malezas se encuentra frecuentemente enfocado en la investigación de: 1) la dinámica poblacional de las malezas y 2) las pérdidas de rendimiento de cultivos causadas por la interferencia de malezas (Ghersa *et al.*, 2000). Sin embargo, si bien existen aproximaciones descriptivas sobre el comportamiento de poblaciones específicas de malezas, es aún incipiente el desarrollo de modelos predictivos que abarquen el proceso de enmalezamiento de manera mecanística o funcional (Grundy, 2003). Teniendo en cuenta que los momentos y la magnitud de la emergencia y de la competencia de las distintas poblaciones de malezas son aspectos claves para definir su daño potencial sobre los cultivos, la inclusión de modelos de predicción de estos procesos mejoraría las estimaciones del daño que producen las malezas al momento de evaluar la conveniencia de realizar diferentes prácticas de manejo (Vleeshouwers, 1997). Actualmente, varios modelos de simulación han descrito el comportamiento de especies de malezas a escala de lote o incluso a escala regional (Holst *et al.*, 2007), y algunos han también incorporado múltiples especies o variables explicativas de los cambios en el elenco de malezas (Gardarin *et al.*, 2012).

A manera de ejemplo, es posible encontrar modelos de simulación que incluyan la humedad relativa, la temperatura del aire y el contenido hídrico del suelo como variables explicativas junto a información sobre la biología de las especies como la temperatura base para distintos procesos ecológicos o información demográfica para determinar los momentos de mayor sensibilidad al control (Forcella *et al.*, 2000; Westerman *et al.*, 2002; Grundy, 2003). En casi todos los casos cobra importancia la predicción del momento de emergencia de las malezas para evaluar la interacción cultivo-maleza (Benvenuti *et al.*, 2001). Sin embargo, a menudo, la aproximación mecanística, por la complejidad de los procesos analizados, deriva en la construcción de modelos con elevados niveles de parametrización que necesariamente obligan a restringir en espacio y tiempo su utilización, debido al error asociado en la inferencia de trayectorias fuera del sistema analizado (Grundy, 2003). Por esto, resulta fundamental abordar el entendimiento del proceso de enmalezamiento desde un balance entre aproximaciones ecológicas y fisiológicas, que nos permitan entender los procesos biológicos subyacentes, y un componente empírico complementario, que ofrezca la necesaria flexibilidad y simpleza para el desarrollo de herramientas de toma de decisión.

Aproximaciones actuales para la predicción del enmalezamiento

A pesar de no ser abundantes, existen algunas aproximaciones al modelado del proceso de enmalezamiento de agroecosistemas. Desde un marco conceptual de una escala ecofisiológica, el software denominado *Weedcast* (Forcella, 1998) se basa en la utilización de determinadas variables extrínsecas (tales como precipitaciones diarias, temperaturas máximas y mínimas del aire, tipo de suelo, manejo y cultivo) que se combinan para inferir la temperatura media del suelo y su potencial hídrico. Posteriormente, dichas variables se vinculan a un valor umbral de

quiescencia de determinadas especies que se encuentran en el banco de semillas del suelo. Este modelado permite predecir la emergencia de estas especies y asociarlas, no solo a factores ambientales, sino también al manejo realizado. También existen aproximaciones desde el marco conceptual ecológico de las invasiones biológicas (Levine, 2000) que involucran el uso de la distribución previamente documentada de varias especies y variaciones climáticas generales para determinar una probabilidad de ocurrencia en función de diversos escenarios regionales de manejo o clima (Pheloung *et al.*, 1999; McDonald *et al.*, 2009). Sin embargo ambas aproximaciones hacen centro en el comportamiento de las especies de malezas, dificultando así la posibilidad de reconocer rasgos comunes de respuestas interespecíficas que podrían agrupar los comportamientos de las malezas, permitiendo reducir la complejidad en la predicción de los procesos estudiados (Pyšek y Richardson, 2007; Sutherland, 2004).

Basados en los antecedentes anteriores, **el objetivo general de este trabajo** es plantear una aproximación de análisis al enmalezamiento desde una perspectiva abarcativa y sistémica mediante:

- 1) La propuesta de un nuevo marco de análisis conceptual en donde se estudie el proceso de enmalezamiento a través del agrupamiento de especies de malezas que representan distintas "estrategias" de dormición, denominados grupos de comportamiento de dormición (GCD).
- 2) La construcción de reglas para modelar el efecto cualitativo de diversos filtros ambientales sobre el riesgo de ocurrencia relativo de salida de dormición de cada GCD. Este proceso de integración se ilustra aquí a partir de la determinación de los GCD de malezas existentes en los agroecosistemas pampeanos, junto a las condiciones ambientales (filtros) que pueden determinar (de manera cualitativa) la ocurrencia de cada uno de ellos.

MATERIALES Y MÉTODOS

A través de una revisión bibliográfica, se recopiló el conocimiento existente acerca de los factores determinantes de la variabilidad de ocurrencia de la dormición de propágulos de malezas. En primer lugar se revisaron las relaciones descriptas a nivel de especie entre diversos factores ambientales y la dormición. Posteriormente, se determinaron los “grupos de comportamiento de dormición” (GCD), que se definen como el agrupamiento de especies que poseen respuestas similares en la salida de dormición de sus propágulos (*i.e.* semillas o yemas subterráneas de especies perennes) frente a distintos factores ambientales. El criterio aplicado para incluir un trabajo en la base final de análisis y generar los GCD fue la disponibilidad de información cualitativa o cuantitativa acerca de la dormición de semillas y en yemas subterráneas de especies perennes frente a cambios ambientales a las que se expusieron las poblaciones de malezas. Como resultado de la aplicación de este criterio, se seleccionaron un total de 50 trabajos de investigación (de un total inicial de 150) publicados en el período 1921-2015. La base final de trabajos abarcó un total de 27 especies de malezas, tanto con información de dormición en especies con propagación por semilla (21 especies) como perennes con propagación vegetativa por yemas subterráneas (6 especies). La información recolectada de la base de trabajos se recopiló de manera de poder identificar efectos ambientales sobre el proceso demográfico de salida de la dormición. Siguiendo la estructura de una tabla de vida (Cousens y Mortimer, 1995), los estados demográficos identificados fueron 1- Semilla y 2- Yema subterránea en especies perennes, los cuales permiten la delimitación para la construcción de los grupos de comportamiento de dormición (GCD). La ocurrencia de distintos factores ambientales sobre la dormición fueron utilizados para generar GCD contrastantes.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La definición de los GCD se llevó a cabo mediante la elección de un número de factores que determinan el pasaje de estado de semilla o yema subterránea con alto nivel de dormición a baja o nula dormición. Estos factores permitieron

definir vías discriminantes de decisión (*i.e.* temperaturas frías o temperaturas cálidas para la disminución del nivel de dormición de las semillas o de las yemas subterráneas) para la construcción de los GCD. A su vez estas vías de decisión (de carácter cualitativo) se pudieron encontrar afectadas por factores reguladores de menor jerarquía, es decir, factores que modulan el grado de cambio de una vía determinante, modificando finalmente el grado relativo de aparición de un GCD (Fig. 1). A través de la revisión bibliográfica efectuada se definieron **siete GCD: cuatro de ellos corresponden a la caracterización de especies con propagación por semilla y tres a especies perennes con propagación por yemas subterráneas** (Fig. 2). Los GCD estuvieron representados por un total de 27 especies de la flora argentina descriptas en bibliografía que a su vez son reconocidas como malezas en campos agrícolas (Ghersa *et al.*, 2002; Poggio *et al.*, 2004; de la Fuente *et al.*, 2006). Del total de 27 especies definidas como representativas, 8 pertenecen a la familia de las Gramíneas, seguidas por las Crucíferas (4), Asteráceas (3), Ciperáceas (3) Poligonáceas (2), y otras siete familias de las cuales se halló en bibliografía sólo una especie descripta. Una estrategia funcional relevada en el ejercicio de revisión fue el requerimiento de temperaturas frías para salida de dormición en especies que se propagan por semilla (GCD 2, Fig. 3), la cual estuvo representada en un número importante de los trabajos revisados, constituyendo así un GCD que incluyó a varias especies de malezas. Entre los GCD de especies perennes, el más representado entre las especies revisadas en la bibliografía correspondió al que no presenta dormición (GCD 5, Fig. 3). Por el contrario, fue posible también identificar un GCD caracterizado por una sola especie (GCD 6, perenne, Fig. 3).

Caracterización de los GCD

La dormición puede definirse como “*un atributo propio del propágulo que impide su germinación*”

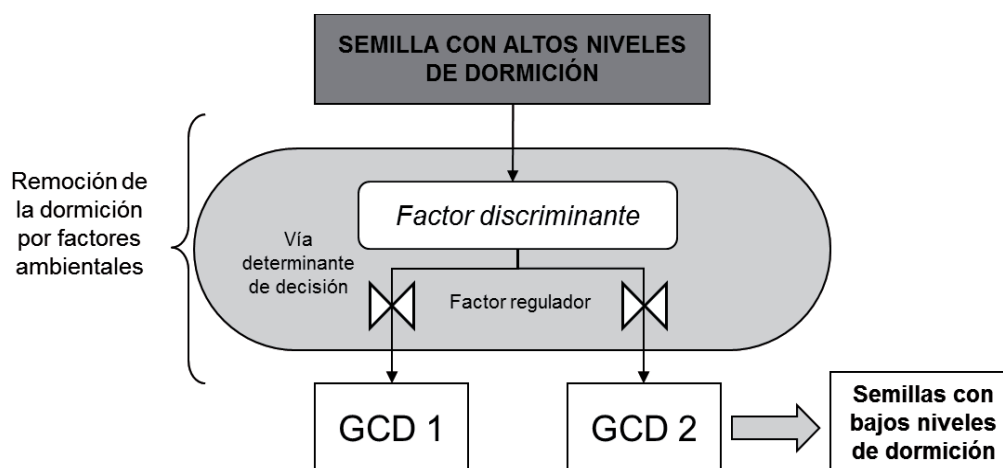


Figura 1. Bases funcionales en las que se apoyó la caracterización de las especies en grupos de comportamiento de dormición (GCD).

bajo condiciones hídricas, térmicas y gaseosas, que en otras circunstancias hubieran resultado adecuadas para su germinación" (Benech Arnold *et al.*, 2000). Bajo esta definición, se supone que una vez aliviadas esas restricciones es posible la germinación de la maleza en un rango relativamente amplio de condiciones ambientales. Desde un punto de vista ecológico, el fenómeno de dormición asegura el éxito reproductivo de las plantas silvestres, ya que les permite adecuar el momento de emergencia a las condiciones ambientales para garantizar su éxito reproductivo (Karszen, 1982; Batlla y Benech Arnold, 2010). A su vez, la presencia de dormición en muchas especies de malezas determina la existencia de bancos de semillas que tienden a perpetuarse en el suelo, produciendo pulsos de emergencia de malezas que compiten con el cultivo en cada ciclo agrícola. Son variados los tipos de dormición que presentan las malezas para promover su supervivencia en lugares con ambientes adversos y cambiantes. Baskin y Baskin (2001) clasificaron a los tipos de dormición en dos grandes grupos: por un lado las semillas en las cuales las cubiertas imponen la dormición (también denominada "dormición exógena") en donde la germi-

nación se produce cuando al embrión se lo aísla del resto de la semilla. Por el otro, las semillas en las que la dormición se impone por el embrión, el cual al ser aislado de la semilla continúa sin germinar (definida como dormición "endógena").

La clasificación de grupos de comportamiento de dormición se enmarcó en este trabajo bajo el concepto de *dormición fisiológica*, característica de la mayoría de las malezas de los campos agrícolas descritas en la bibliografía analizada. Se entiende a la dormición fisiológica como un tipo de dormición endógena, en la cual el embrión ejerce bloqueos metabólicos que evitan la germinación (Baskin y Baskin, 2001). Se han excluido de la formación de GCD a las especies con dormición física-mecánica, en la cual el embrión no germina debido a una imposición por las cubiertas de la semilla (Nikolaeva, 1977). El criterio de exclusión se justifica en la existencia de diversos mecanismos de salida de dormición que se basan más allá de las condiciones ambientales que no permiten generar criterios de clasificación bajo este estudio, como por ejemplo la acción del fuego, humo, digestión por parte de animales, entre otros (Baskin y Baskin, 2001).

En base a esta definición se determinaron dos vías discriminantes iniciales para la construcción de los GCD en especies con propagación por semillas y en propagación subterránea: 1) estrategias funcionales con dormición fisiológica y 2) sin dormición (Fig. 2). La ausencia de dormición (*i.e.* la germinación ocurre en todos los casos en los que se alcancen los valores umbrales de temperatura y contenido hídrico requeridos para la germinación) constituye el GCD 1, con *Conyza bonariensis* y *Eleusine indica* como especies representativas (Baskin y Baskin, 2001; Masin *et al.*, 2005; Karlsson y Milberg, 2007; Wu *et al.*, 2007; Lazaroto *et al.*, 2008) y en el caso de las especies perennes las mismas están representadas por el GCD 5, en donde se incluyen *Sorghum halepense*, *Cynodon dactylon* y *Convolvulus arvensis* (Weaver y Riley, 1982; Satorre *et al.*, 1985; Ghersa *et al.*, 1990; Satorre *et al.*, 1996). En cuanto a las estrategias funcionales que presentan dormición fisiológica para ambos tipos de propagación, fueron caracterizadas en un número mayor de GCD en función de los distintos factores que alteran el nivel de dormición.

Factores discriminantes promueven la salida de dormición

Régimen de temperaturas

La temperatura del suelo es señalada como el factor principal de los cambios en el nivel de dormición en semillas y yemas subterráneas que presentan dormición fisiológica (Baskin y Baskin, 1985). En general, los niveles de dormición en los propágulos disminuyen durante las estaciones que preceden el período que presenta condiciones favorables para el establecimiento y el posterior desarrollo reproductivo, y aumentan en las estaciones en las que las condiciones ambientales para estos procesos son adversas (Karssen, 1982; Baskin y Baskin, 2001). Muchas especies primavero-estivales presentan un grado alto de dormición durante el otoño, el cual disminuye durante el invierno debido al efecto de las bajas temperaturas, aumentando consiguientemente

en los meses cálidos del verano. Por el contrario, las malezas otoño-invernales, suelen mostrar un patrón temporal inverso en sus cambios en el nivel de dormición, reduciendo sus niveles de dormición con altas temperaturas durante el verano, y aumentando sus niveles de dormición por efecto de las bajas temperaturas del invierno (Probert, 2000). En este trabajo se han tenido en cuenta dos vías alternas cualitativas en relación al factor discriminante del régimen de temperaturas que promueven la salida de dormición en la conformación de los GCD, independientemente de su ciclo estacional (Fig. 2). Por un lado, especies con propagación por semilla que requieren temperaturas frías para disminuir sus niveles de dormición reunidas bajo el GCD 2 (Cuadro 1). Por el otro, las especies en que sus semillas requieren temperaturas cálidas para promover la salida de dormición (GCD 3 y 4, Cuadro 2).

Respecto a las especies con propagación vegetativa por yemas subterráneas, *Cyperus rotundus* y *Cyperus esculentus* (Tumbleson y Kommedahl, 1962) (GCD 7, Fig. 2) requieren la exposición de los tubérculos a temperaturas frías para disminuir los niveles de dormición de sus yemas (Nishimoto, 2001). Otras especies en cambio, requieren de temperaturas cálidas para disminuir sus niveles de dormición, como *Dactylis glomerata* (Volaire y Thomas, 1995; Volaire y Lelievre, 2001) (GCD 6). Estas vías cualitativas de decisión (*i.e.* temperaturas frías o cálidas aliviadoras de dormición) pueden presentar variaciones de orden cuantitativo, de modo tal que en una misma categoría se encuentren diferencias significativas en la respuesta de la población de semillas al factor, como por ejemplo, variaciones en el tiempo de exposición requerido para la salida de la dormición o cambios en la tasa de salida de la dormición en función de la temperatura dentro de un rango térmico determinado. Estas diferencias cuantitativas pueden eventualmente determinar cambios en los momentos de emergencia dentro de cada GCD. Estas variaciones cuantitativas no son tenidas en cuenta en el presente trabajo, sino que los GCD se determinan sólo sobre la base de la caracterización cua-

Cuadro 1. Especies con propagación por semilla que requieren temperaturas frías para promover la salida de dormición.

Especies	Referencias
<i>Datura ferox</i>	Miguel y Soriano, 1974; Reisman-Berman <i>et al.</i> , 1991.
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	Baskin y Baskin, 1980.
<i>Polygonum aviculare</i>	Courtney, 1968; Batlla y Benech Arnold, 2003; Batlla y Benech Arnold, 2004; Batlla <i>et al.</i> , 2009.
<i>Sisymbrium officinale</i>	Karssen, 1980; Bouwmeester y Karssen, 1993.
<i>Festuca arundinacea</i>	Boyce, 1973; Danielson y Toole, 1976.
<i>Digitaria sanguinalis</i>	Toole y Toole, 1941; Laudien y Koch, 1972; Masin <i>et al.</i> , 2006.
<i>Chenopodium album</i>	Williams y Harper, 1965; Roberts y Benjamín, 1979; Kruk, 2002; Tang <i>et al.</i> , 2008.
<i>Amaranthus quitensis</i>	Faccini y Vitta, 2005; Faccini y Vitta, 2007.
<i>Carduus acanthoides</i>	Kruk y Benech Arnold, 2000; Kruk, 2002.
<i>Brassica campestris</i>	Kruk, 2002.
<i>Rumex obtusifolius</i>	Gardner, 1921; Townley, 1955; Cavers y Harper, 1966; Totterdell y Roberts, 1979; Totterdell y Roberts, 1980.
<i>Plantago major</i>	Blom, 1978.

Cuadro 2. Especies con propagación por semilla que requieren temperaturas cálidas para promover la salida de dormición.

Especies	Referencias
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Baskin y Baskin, 1983; Baskin y Baskin, 1985; Baskin y Baskin, 2001.
<i>Commelina erecta</i>	Nisensohn <i>et al.</i> , 2011.
<i>Bromus tectorum</i>	Baskin y Baskin, 2001.
<i>Avena fatua</i>	Adkins <i>et al.</i> , 1987; Foley, 1994.
<i>Raphanus sp.</i>	Mekenian y Willensen, 1975.
<i>Lolium multiflorum</i>	Schafer y Chilcote, 1970; Wiesner y Grabe, 1972; Young <i>et al.</i> , 1975; Baskin y Baskin, 2001.

litativa de los factores, tanto de especies con propagación con semilla como propagación vegetativa por yemas subterráneas.

Respuesta a la luz en especies con propagación por semilla

La luz es considerada un factor determinante para completar la salida de dormición en poblaciones de semillas de muchas especies maleza. La existencia de un mecanismo de respuesta a la luz les permite identificar si el espacio

que habitan es propicio para llevar a cabo el establecimiento y poder completar su ciclo de vida (Bewley y Black, 1982; Benech Arnold *et al.*, 2000; Batlla y Benech Arnold, 2014). A medida que los niveles de dormición del banco de semillas disminuyen las semillas son más sensibles a la presencia de vegetación y al nivel de profundidad a la que se encuentran respecto de la superficie. A muy bajos niveles de dormición, un pulso de luz generado por una arada podría promover la remoción total de la dormición, por lo que en estos casos el tipo de manejo resulta primordial para con-

trolar las poblaciones de malezas (Batlla y Benech Arnold, 2014). Se han documentado casos en donde las semillas podrían resultar indiferentes al efecto de la luz (clasificadas en el grupo 4, Fig. 2 y Fig. 3), y por consiguiente germinar en oscuridad, como *Commelina erecta* (Nisensohn *et al.*, 2011) o *Bromus tectorum* (Baskin y Baskin, 1988). Sin embargo, una gran parte de las especies de malezas suelen adquirir una alta sensibilidad a la luz cuando presentan un bajo nivel de dormición (Vleeshouwers, 1997; Batlla y Benech Arnold, 2005) y constituye un segundo factor discriminante para las estrategias funcionales que definen los GCD 2 y 3 para semillas y para el 7 en yemas subterráneas (Fig. 2). Esta respuesta a la luz, se ha registrado en las semillas de las especies detalladas en el Cuadro 3.

Factores reguladores que promueven la salida de dormición

Porcentaje de contenido hídrico en el suelo (CH%)

El contenido hídrico presente en el suelo es considerado el principal modulador del efecto de la temperatura sobre la tasa de salida de la dormición de los propágulos (Bauer *et al.*, 1998 y Baskin y Baskin, 2001). En general, un bajo contenido hídrico en el suelo determina una disminución de dormición en propágulos de especies que requieren temperaturas cálidas (afterripening o almacenamiento en seco), mientras que condiciones húmedas se asocian positivamente a la remoción de la dormición en especies que responden a temperaturas frías (estratificación hú-

Cuadro 3. Especies que poseen en sus semillas sensibilidad a la luz para completar la remoción de dormición.

Especies	Referencias
<i>Datura ferox</i>	Scopel <i>et al.</i> , 1991.
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	Baskin y Baskin, 1980.
<i>Polygonum aviculare</i>	Baskin y Baskin, 1990.
<i>Sisymbrium officinale</i>	Hilhorst, 1990; Derx y Karssen, 1993; Derx y Karssen, 1994.
<i>Festuca arundinacea</i>	Danielson y Toole, 1976.
<i>Digitaria sanguinalis</i>	Botto <i>et al.</i> , 1998; Masin <i>et al.</i> , 2006.
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Botto <i>et al.</i> , 1996; Shinomura <i>et al.</i> , 1996; Casal y Mazzella, 1998.
<i>Chenopodium album</i>	Taylorson y Borthwick, 1969.
<i>Amaranthus quitensis</i>	Kruk <i>et al.</i> , 2006.
<i>Carduus acanthoides</i>	Kruk <i>et al.</i> , 2006.
<i>Brassica campestris</i>	Batlla <i>et al.</i> , 2000.
<i>Rumex crispus</i>	Totterdell y Roberts, 1980; Totterdell y Roberts, 1981; Baskin y Baskin, 2001.
<i>Rumex obtusifolius</i>	Totterdell y Roberts, 1980; Totterdell y Roberts, 1981; Takaki <i>et al.</i> , 1985.
<i>Plantago major</i>	Pons, 1986; Baskin y Baskin, 2001.
<i>Avena fatua</i>	Hou y Simpson, 1990; Baskin y Baskin, 2001.
<i>Raphanus sp.</i>	Kruk, 2002; Kruk <i>et al.</i> , 2006.
<i>Lolium multiflorum</i>	Deregibus <i>et al.</i> , 1994; Ichihara <i>et al.</i> , 2009.

meda) (Baskin y Baskin, 2001). Por ejemplo la disminución de dormición en semillas de *Polygonum aviculare* ocurre con mayor intensidad cuando las mismas son almacenadas a bajas temperaturas (4 °C) en condiciones húmedas. Si las mismas son almacenadas a bajas temperaturas pero en seco, esta disminución ocurre a una tasa significativamente menor (Kruk y Benech Arnold, 1998; Batlla y Benech Arnold, 2004). La misma condición ocurre en semillas de *Ambrosia artemisiifolia* (Bazzaz, 1979) o en yemas de *Cyperus esculentus* (Mathers, 2004), en donde la hidrata-

ción a bajas temperaturas de las semillas y las yemas respectivamente juegan un rol central en disminuir los niveles de dormición (Stokes, 1965).

Calidad lumínica (R/RL) como regulador del nivel de dormición en semillas

La presencia de un canopeo puede regular la salida de dormición de semillas ubicadas por debajo del mismo a través de cambios en la calidad de la luz (GCD 2 y 3, Fig. 2) (Batlla *et al.*, 2000 y Kruk *et al.*, 2006). La cobertura vegetal re-

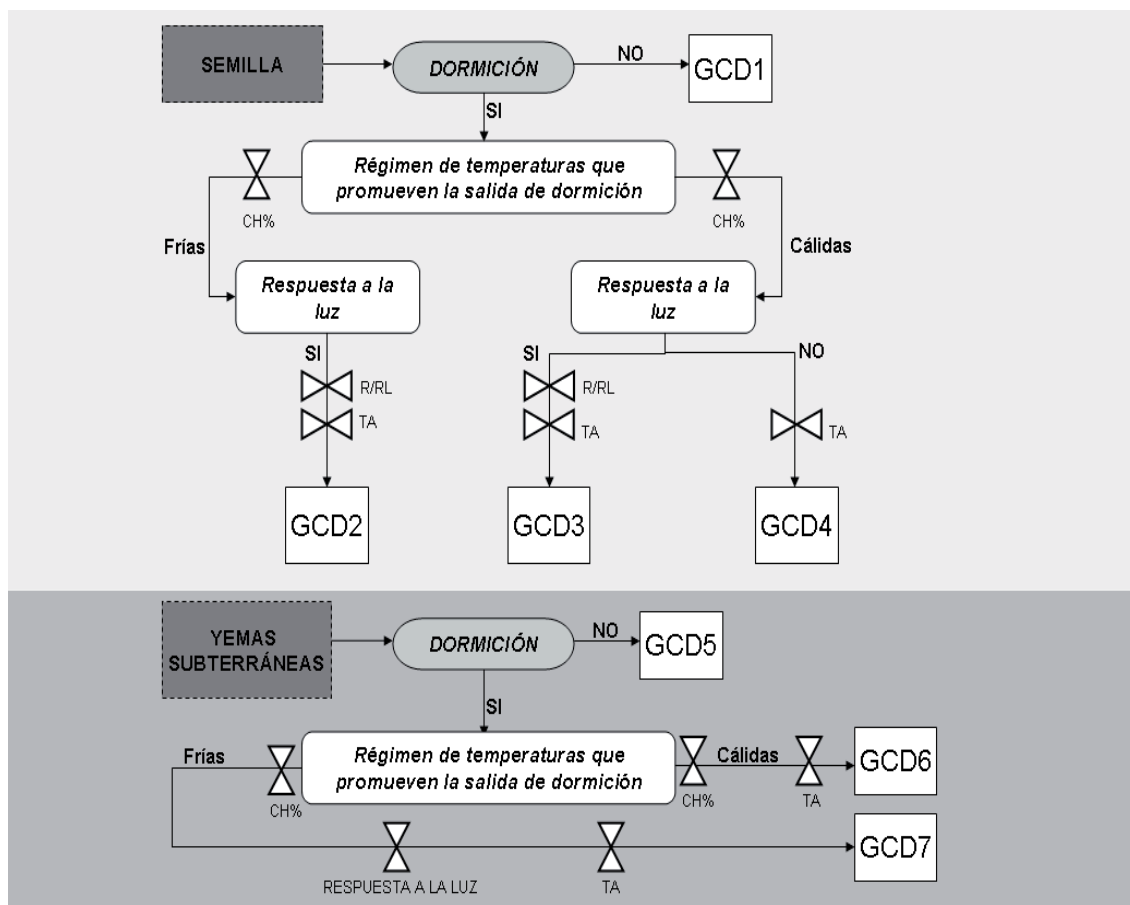


Figura 2. Construcción de grupos de comportamiento de dormición (GCD) con propagación por semilla (superior) y con propagación vegetativa por yemas subterráneas (inferior). Las referencias principales están indicadas en la Figura 1. Otras referencias: CH (%): Porcentaje de contenido hídrico en el suelo, T (°C): Temperatura del suelo, TA: Temperaturas alternadas en la superficie del suelo, R/RL: Calidad lumínica.

gula la cantidad de luz roja (R) que llega a la semilla expuesta lo que produce modificaciones en la calidad de la luz incidente. De esta manera, las semillas que responden a la luz no germinarían en presencia de un canopeo suficientemente denso (Smith, 1982; Batlla *et al.*, 2000; Kruk *et al.*, 2006). El espectro de luz R es prácticamente retenido en su totalidad en las hojas de un canopeo debido a la absorción ejercida por la clorofila transmitiendo una alta proporción de luz en el espectro de rojo lejano (RL). Mientras que la relación R/RL que se mide en un suelo desnudo es de aproximadamente 1,2, la presencia de un canopeo de cultivo reduce este valor hasta 0,2, dependiendo del índice de área foliar que presente (Pons y Pearcy, 1992).

Temperaturas alternadas (TA)

Las temperaturas alternadas regulan la salida de la dormición en semillas y yemas subterráneas, afectando los patrones de establecimiento en condiciones de campo (Benech Arnold *et al.*, 1990; Ghera *et al.*, 1992; Miles *et al.*, 1996; Qiu *et al.*, 2006). La revisión bibliográfica mostró que esta regulación es en general independiente de los factores determinantes de la dormición (*i.e.* temperaturas y luz) por lo que su efecto regulador se extendió a todos los GCD que presentaron dormición fisiológica (Fig. 2). A partir de la regulación por TA, dada por aumentos de amplitud térmica diaria en suelos desnudos, los propágulos con bajos niveles de dormición perciben la ausencia de especies competidoras cuando

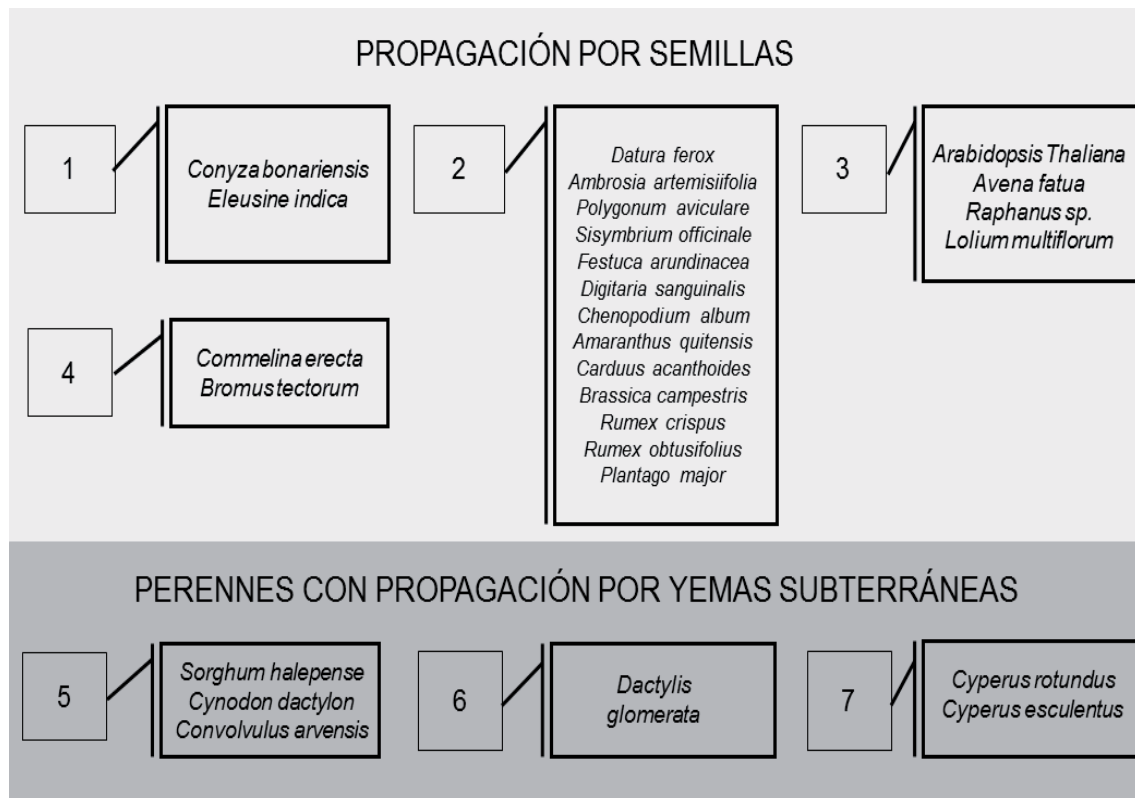


Figura 3. Especies representativas de cada grupo de comportamiento de dormición (GCD).

se encuentran en los primeros centímetros de superficie. En cambio, en sitios cubiertos por vegetación (como el dosel de un cultivo) estas amplitudes térmicas diarias son mucho menores. Por ejemplo, en la medición de temperaturas diarias bajo un dosel, la amplitud térmica varió entre 0 °C y 4 °C, mientras que en el suelo desnudo esas variaciones aumentaron entre 5 °C y 10 °C (Thompson *et al.*, 1977). Semillas de *Polygonum aviculare*, resultaron sensibles a varios ciclos de temperaturas alternadas para finalizar la dormición una vez que fueron almacenadas a bajas temperaturas en húmedo (Batlla y Benech Arnold, 2003; Batlla y Benech Arnold, 2004; Batlla y Benech Arnold, 2007). Otros experimentos describen la misma respuesta para semillas de *Rumex obtusifolius* y *Rumex crispus*, en donde ciclos diarios de temperaturas alternadas en semillas levemente dormidas promovieron un porcentaje superior de germinación (Totterdell y Roberts, 1979).

Respuesta a la luz en especies con propagación vegetativa por yemas subterráneas

El pulso lumínico fue designado en yemas subterráneas como una condición reguladora y no como un factor determinante que altera el grado de dormición (como en el caso de los GCD de especies con propagación por semilla, Fig. 1 y Fig. 2). Esto se resolvió de tal manera debido a que no se encontró para el caso de yemas subterráneas con régimen de temperaturas frías para salida de dormición bibliografía que respalde la ausencia de requerimientos de luz en la atenuación de dormición con la idea de generar otra vía de decisión en la formación de GCD. Se han observado aumentos en el intervalo térmico de brotación cuando los tubérculos de *Cyperus rotundus* y *Cyperus esculentus* (GCD 7) se han expuesto a la luz (Stoller *et al.*, 1972). En estos experimentos, una exposición de tubérculos a luz R permitió terminar la dormición en contraste con aquellas yemas tratadas en oscuridad. La luz actuó como terminador de dormición favoreciendo inclusive en algunos casos la brotación de yemas subterráneas inmaduras (Shamsi *et al.*, 1978).

CONCLUSIÓN

Este trabajo aborda la construcción de una nueva propuesta metodológica de estudio de ecología de las malezas bajo el estudio de las distintas estrategias de salida de dormición de las más frecuentes en campos agrícolas. El estudio profundiza en la formación de grupos de comportamiento de dormición (GCD) resultando en un total de cuatro GCD con propagación por semillas y tres con propagación por yemas subterráneas. En cuanto a la metodología de construcción de los mismos es importante destacar que la conformación de los GCD está supeditada a la cantidad y calidad de información bibliográfica disponible sobre la dormición de malezas, por lo que se pone en valor la disponibilidad de información. A pesar de esto, las ventajas del abordaje funcional permitirían salvar estas limitaciones a partir del uso de relaciones funcionales empíricas que pueden partir desde la elicitación de conocimiento experto como a la percepción de distintos actores del medio productivo sobre el comportamiento de las poblaciones de malezas en condiciones de producción. El manejo agrícola es un importante agente en el riesgo relativo de cada GCD alterando el efecto de los distintos filtros ambientales sobre el proceso de dormición. La fecha y densidad de siembra, el tipo de cultivo, el sistema de labranza implementado, o la rotación de cultivos pueden alterar el valor final de riesgo de salida de dormición (*i.e.* la ocurrencia diferencial de algunos de los GCD). Por ello sería importante determinar de qué manera esta influencia incide específicamente en cada uno de los factores discriminantes y reguladores utilizados para la formación de los GCD.

En este sentido, este trabajo constituye un primer paso, el de la caracterización *cualitativa* de las estrategias de establecimiento de las malezas, abordando el primer proceso ecológico que es el de cambios en el nivel de dormición de los propágulos. Esta categorización en GCD resultaría clave en conjunto con la caracterización cualitativa de los procesos de germinación (en semillas) y brotación (en yemas subterráneas)

para modelar y estimar la probabilidad de aparición (establecimiento) de malezas, ampliando el panorama de análisis desde el estudio de especies a grupos numerosos de malezas de comportamiento similar frente a los filtros ambientales. Así podría ser posible inferir la presencia de grupos de especies que tengan la potencialidad de causar daños a los cultivos, a partir de un conjunto de condiciones ambientales que pueden

generar las condiciones propicias para la ocurrencia de los distintos GCD. La generación de este tipo de información sobre las estrategias de las malezas y su interacción con el cultivo y el ambiente podría entonces perfeccionar el conocimiento acerca del funcionamiento de los agroecosistemas, para que la planificación del uso de insumos externos sea eficiente tanto en el aspecto económico como en el ambiental.

BIBLIOGRAFÍA

- Adkins, S.W.; M. Loewen and S.J. Symons. 1987. Variation within pure lines of wild oats (*Avena fatua*) in relation to temperature of development. *Weed Science* 169-172.
- Baskin, J.M. and C.C. Baskin. 1980. Ecophysiology of secondary dormancy in seeds of *Ambrosia artemisiifolia*. *Ecology* 475-480.
- Baskin, J.M. and C.C. Baskin. 1983. Seasonal changes in the germination responses of buried seeds of *Arabidopsis thaliana* and ecological interpretation. *Botanical Gazette* 540-543.
- Baskin, J.M. and C.C. Baskin. 1985. The annual dormancy cycle in buried weed seeds: a continuum. *BioScience* 35: 492-498.
- Baskin, C.C. and J.M. Baskin. 1988. Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region. *American Journal of Botany* 286-305.
- Baskin, J.M. and C.C. Baskin. 1990. The role of light and alternating temperatures on germination of *Polygonum aviculare* seeds exhumed on various dates. *Weed Research* 30: 397-402.
- Baskin, C.C. and J.M. Baskin. 2001. Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Elsevier. Oxford, UK. 666 págs.
- Batlla, D.; B.C. Kruk and R.L. Benech Arnold. 2000. Very early detection of canopy presence by seeds through perception of subtle modifications in red: far red signals. *Functional Ecology* 14: 195-202.
- Batlla, D. and R.L. Benech-Arnold. 2003. A quantitative analysis of dormancy loss dynamics in *Polygonum aviculare* L. seeds: development of a thermal time model based on changes in seed population thermal parameters. *Seed Science Research* 13: 55-68.
- Batlla, D. and R.L. Benech-Arnold. 2004. A predictive model for dormancy loss in *Polygonum aviculare* L. seeds based on changes in population hydrotime parameters. *Seed Science Research* 14: 277-286.
- Batlla, D. and R.L. Benech-Arnold. 2005. Changes in the light sensitivity of buried *Polygonum aviculare* seeds in relation to cold induced dormancy loss: development of a predictive model. *New Phytologist* 165: 445-452.
- Batlla, D. and R.L. Benech-Arnold. 2007. Predicting changes in dormancy level in weed seed soil banks: implications for weed management. *Crop Protection* 26: 189-197.
- Batlla, D.; A. Grundy; K.C. Dent; H.A. Clay and W.E. Finch Savage. 2009. A quantitative analysis of temperature dependent dormancy changes in *Polygonum aviculare* seeds. *Weed Research* 49: 428-438.
- Batlla, D. and R.L. Benech-Arnold. 2010. Predicting changes in dormancy level in natural seed soil banks. *Plant molecular biology* 73: 3-13.
- Batlla, D. and R.L. Benech-Arnold. 2014. Weed seed germination and the light environment: Implications for weed management. *Weed Biology and Management* 14: 77-87.
- Bauer, M.C.; S.E. Meyer and P.S. Allen. 1998. A simulation model to predict seed dormancy loss in the field for *Bromus tectorum* L. *Journal of Experimental Botany* 49: 1235-1244.
- Bazzaz, F.A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual review of Ecology and Systematics* 351-371.
- Benech Arnold, R.B.; C.M. Ghersa; R.A. Sanchez, R. A. and P. Insausti,. 1990. Temperature effects on dormancy release and germination rate in *Sorghum halepense* L. Pers. seeds: a quantitative analysis. *Weed Research* 30: 81-89.

- Benech-Arnold, R.L.; R.A. Sánchez; F. Forcella; B.C. Kruk and C.M. Ghersa. 2000. Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research* 67: 105-122.
- Benvenuti, S.; M. Macchia and S. Miele. 2001. Light, temperature and burial depth effects on *Rumex obtusifolius* seed germination and emergence. *Weed Research* 41: 177-186.
- Bewley, J.D. and M. Black. 1982. Dormancy. In *Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination*. Springer Berlin Heidelberg. 125 págs.
- Blom, C.W.P.M. 1978. Germination, seedling emergence and establishment of some *Plantago* species under laboratory and field conditions. *Acta botanica neerlandica* 27: 257-271.
- Botto, J.F.; R.A. Sanchez; G.C. Whitelam and J.J. Casal. 1996. Phytochrome A mediates the promotion of seed germination by very low fluences of light and canopy shade light in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 110: 439-444.
- Botto, J.F.; A.L. Scopel; C.L. Ballaré and R.A. Sánchez. 1998. The effect of light during and after soil cultivation with different tillage implements on weed seedling emergence. *Weed science* 351-357.
- Bouwmeester, H.J. and C.M. Karssen. 1993. Annual changes in dormancy and germination in seeds of *Sisymbrium officinale* L. Scop. *New Phytologist* 124: 179-191.
- Boyce, K.G. 1973. Seed dormancy in tall fescue (*Festuca arundinacea* Shreb). Acquisition, effect on metabolic processes and relief by temperature and growth regulators. An abstract of the teshis submitted to Oregon State University. University Microfilms. 170 págs.
- Cavers, P.B. and J.L. Harper. 1966. Germination polymorphism in *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*. *The Journal of Ecology* 367-382.
- CASAFE, Cámara Argentina de Sanidad Agropecuaria y Fertilizantes. 2012. Evolución del mercado de herbicidas en Argentina online. www.casafe.org.
- Casal, J.J. and M.A. Mazzella. 1998. Conditional synergism between cryptochrome 1 and phytochrome B is shown by the analysis of phyA, phyB, andhy4 simple, double, and triple mutants in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 118: 19-25.
- Chapin, F.S.; M.S. Torn, M. S. and M. Tateno. 1996. Principles of ecosystem sustainability. *American Naturalist* 148: 1016-1037.
- Chikowo, R.; V. Faloya; S. Petit and N.M. Munier-Jolain. 2009. Integrated Weed Management systems allow reduced reliance on herbicides and long-term weed control. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 132: 237-242.
- Courtney, A.D. 1968. Seed dormancy and field emergence in *Polygonum aviculare*. *Journal of Applied Ecology* 675-684.
- Cousens, R. and M. Mortimer. 1995. Dynamics of weed populations. Cambridge University Press. UK. 225 págs.
- Danielson, H.R. and V.K. Toole. 1976. Action of temperature and light on the control of seed germination in Alta tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Crop Science* 16: 317-320.
- De la Fuente, E.B.; S.A. Suárez and C.M. Ghersa. 2006. Soybean weed community composition and richness between 1995 and 2003 in the Rolling Pampas Argentina. *Agriculture, ecosystems & environment* 115: 229-236.
- Deregibus, V.A.; J.J. Casal; E.J. Jacobo; D. Gibson; M. Kauffman and A.M. Rodriguez. 1994. Evidence that heavy grazing may promote the germination of *Lolium multiflorum* seeds via phytochrome-mediated perception of high red/far-red ratios. *Functional Ecology* 536-542.
- Derx, M.P.M. and C.M. Karssen. 1993. Variability in light-, gibberellin- and nitrate requirement of *Arabidopsis thaliana* seeds due to harvest time and conditions of dry storage. *Journal of plant physiology* 14: 574-582.
- Derx, M.P.M. and C.M. Karssen. 1994. Are seasonal dormancy patterns in *Arabidopsis thaliana* regulated by changes in seed sensitivity to light, nitrate and gibberellin? *Annals of Botany* 73: 129-136.
- Dill, G.M.; C.A. CaJacob and S.R. Padgett. 2008. Glyphosate resistant crops: adoption, use and future considerations. *Pest Management Science* 64: 326-331.
- Doré, T.; D- Makowski; E. Malézieux; N. Munier-Jolain; M. Tchamitchian and P. Tittone. 2011. Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy: Revisiting methods, concepts and knowledge. *European Journal of Agronomy* 34: 197-210.
- Faccini, D. and J.I. Vitta. 2005. Germination characteristics of *Amaranthus quitensis* as affected by seed production date and duration of burial. *Weed research* 45: 371-378.
- Faccini, D. y J. Vitta. 2007. Efecto de la profundidad de siembra, cobertura de rastrojo y ambiente térmico sobre la germinación y emergencia de *Amaranthus quitensis* K. *Agriscientia* 24: 19-27.

- Ferraro, D.O. 2012. Energy use in cropping systems: A regional long-term exploratory analysis of energy allocation and efficiency in the Inland Pampa (Argentina). *Energy* 44: 490-497.
- Ferraro, D.O. and C.M. Ghersa. 2013. Fuzzy assessment of herbicide resistance risk: Glyphosate-resistant johnsongrass, *Sorghum halepense* (L.) Pers., in Argentina's croplands. *Crop Protection* 51: 32-39.
- Ferraro, D. and P. Benzi. 2015. A long-term sustainability assessment of an Argentinian agricultural system based on emergy synthesis. *Ecological Modelling* 306: 121-129.
- Foley, M.E. 1994. Temperature and water status of seed affect afterripening in wild oat (*Avena fatua*). *Weed Science* 200-204.
- Forcella, F. 1998. Real-time assessment of seed dormancy and seedling growth for weed management. *Seed science Research* 8: 201-209.
- Forcella, F.; R.L. Benech Arnold; R.A.Sanchez and C.M. Ghersa. 2000. Modelling seedling emergence. *Field crops Research* 67: 123-139.
- Frank, F. y E. Viglizzo. 2010. Evaluación ecológica: ejemplo de estudio en las pampas de Argentina. Revista de la Cátedra Unesco sobre Desarrollo Sostenible de la UPV/EHU, 4, 79.
- Gardarin, A.; C. Dürr and N. Colbach. 2012. Modeling the dynamics and emergence of a multispecies weed seed bank with species traits. *Ecological Modelling* 240: 123-138.
- Gardner, W.A. 1921. Effect of light on germination of light-sensitive seeds. *Botanical Gazette* 249-288.
- Ghersa, C.M.; E.H. Satorre; M. ESSO; A. Pataro and R. Elizagaray. 1990. The use of thermal calendar models to improve the efficiency of herbicide applications in *Sorghum halepense* L. *Weed research* 30: 153-160.
- Ghersa, C.M.; R.B. Arnold and M.A. Martinez-Ghersa. 1992. The role of fluctuating temperatures in germination and establishment of *Sorghum halepense*. Regulation of germination at increasing depths. *Functional Ecology* 460-468.
- Ghersa, C.M.; R.L. Benech-Arnold; E.H. Satorre and M.A. Martínez-Ghersa. 2000. Advances in weed management strategies. *Field crops research* 67: 95-104.
- Ghersa, C.M.; E. de la Fuente; S. Suarez and R.J. Leon. 2002. Woody species invasion in the Rolling Pampa grasslands, Argentina. *Agriculture, ecosystems & environment* 88: 271-278.
- Gibson, D.J.; K. Millar; M. Delong; J. Connolly; L. Kirwan; A.J. Wood and B.J. Young. 2008. The weed community affects yield and quality of soybean (*Glycine max* L.). *Journal of the Science of Food and Agriculture* 88: 371-381.
- Grundy, A.C. 2003. Predicting weed emergence: a review of approaches and future challenges. *Weed Research* 43: 1-11.
- Hilhorst, H.W. 1990. Dose-response analysis of factors involved in germination and secondary dormancy of seeds of *Sisymbrium officinale* II: Nitrate. *Plant physiology* 94: 1096-1102.
- Holst, N.; I.A. Rasmussen and L. Bastiaans. 2007. Field weed population dynamics: a review of model approaches and applications. *Weed Research* 47: 1-14.
- Hou, J.Q. and G.M. Simpson. 1990. Phytochrome action and water status in seed germination of wild oats *Avena fatua*. *Canadian journal of Botany* 68: 1722-1727.
- Ichihara, M.; M. Yamashita; H. Sawada; Y. Kida and M. Asai, M. 2009. Influence of afterripening environments on the germination characteristics and seed fate of Italian ryegrass (*Lolium multiflorum*). *Weed Biology and Management* 9: 217-224.
- Jasieniuk, M.; A.L. BruleBabel and N.I. Morrison. 1996. The evolution and genetics of herbicide resistance in weeds. *Weed Science* 44: 176-193.
- Karlsson, L.M. and P. Milberg. 2007. Comparing after ripening response and germination requirements of *Conyza canadensis* and *C. bonariensis* (Asteraceae) through logistic functions. *Weed research* 47: 433-441.
- Karszen, C.M. 1980. Patterns of change in dormancy during burial of seeds in soil. *Israel Journal of Botany* 29: 65-73.
- Karszen, C.M. 1982. Seasonal patterns of dormancy in weed seeds. The physiology and biochemistry of seed development, dormancy and germination. Elsevier Biomedical Press Amsterdam, New York. 243-270.
- Kruk, B.C. and R.L. Benech Arnold. 1998. Functional and quantitative analysis of seed thermal responses in prostrate knotweed (*Polygonum aviculare*) and common purslane (*Portulaca oleracea*). *Weed Science* 83-90.
- Kruk, B.C. and R.L. Benech Arnold. 2000. Evaluation of dormancy and germination responses to temperature in *Carduus acanthoides* and *Anagallis arvensis* using a screening system, and relationship with field-observed emergence patterns. *Seed Science Research* 10: 77-88.
- Kruk, B.C. 2002. Análisis funcional y cuantitativo de la emergencia de especies maleza en el cultivo de trigo. Tesis para acceder al Doctorado en Ciencias Agropecuarias. Escuela para Graduados Alberto Soriano. Universidad de Buenos Aires. Facultad de Agronomía.

- Kruk, B.; P. Insausti; A. Razul and R.L. Benech Arnold. 2006. Light and thermal environments as modified by a wheat crop: effects on weed seed germination. *Journal of Applied Ecology* 43: 227-236.
- Laudien, H. and W. Koch. 1972. Some Comments on the Ecology and Distribution of *Echinochloa crus-galli* (L.), *Digitaria sanguinalis* (Scop.) and *Setaria* spp. in the Federal Republic of Germany. *Notiziario sulle Malattie delle Piante* 86: 149-162.
- Lazaroto, C.A.; L.G. Fleck y R.A. Vidal. 2008. Biología e ecofisiología de buva (*Conyza bonariensis* y *Conyza Canariensis*). *Ciencia Rural, Santa María* 38: 852-860.
- Levine, J.M. 2000. Complex interactions in a streamside plant community. *Ecology* 81: 3431-3444.
- Masin, R.; M.C. Zuin, M.C. and G. Zanin. 2005. Phenological observations on shrubs to predict weed emergence in turf. *International journal of biometeorology* 50: 23-32.
- Masin, R.; M.C. Zuin; S. Otto and G. Zanin. 2006. Seed longevity and dormancy of four summer annual grass weeds in turf. *Weed Research* 46: 362-370.
- Mathers, H. 2004. «Out-and-About» with Hannah Problematic Weeds in Ohio Landscapes and Nurseries: Part 1. 4 págs.
- McDonald, A.; S. Riha; A. DiTommaso and A. DeGaetano. 2009. Climate change and the geography of weed damage: analysis of US maize systems suggests the potential for significant range transformations. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 130: 131-140.
- Mekenian, M.R. and R.W. Willemsen. 1975. Germination characteristics of *Raphanus raphanistrum*. I. Laboratory studies. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 243-252.
- Miguel, L.C. and A. Soriano. 1974. The breakage of dormancy in *Datura ferox* seeds as an effect of water absorption. *Weed Research* 14: 265-270.
- Miles, J.E.; R.K. Nishimoto and O. Kawabata. 1996. Diurnally alternating temperatures stimulate sprouting of purple nutsedge *Cyperus rotundus* tubers. *Weed Science* 122-125.
- Neve, P.; M. Vila Aiub and F. Roux. 2009. Evolutionary-thinking in agricultural weed management. *New Phytologist* 184: 783-793.
- Nikolaeva, M.G. 1977. Factors controlling the seed dormancy pattern. A.A. Khan (ed.). The physiology and biochemistry of seed dormancy and germination. North-Holland, Amsterdam, The Netherlands. Págs. 54-74.
- Nisensohn, L.A., Tuesca, D.H. y Vitta, J.I. 2011. Características reproductivas de *Commelina erecta* L. asociadas con su propagación en sistemas agrícolas. *Agriscientia* 28: 51-60.
- Nishimoto, R.K. 2001. Purple nutsedge tuber sprouting. *Weed Biology and Management* 1: 203-208.
- Norris, R.F. and M. Kogan. 2005. Ecology of interactions between weeds and arthropods. Annual. *Rev. Entomology* 50: 479-503.
- Pheloung, P.; P. Williams and S. Halloy. 1999. A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. *Journal of Environmental Management* 57: 239-251.
- Poggio, S.L.; E.H. Satorre and E.B. de la Fuente. 2004. Structure of weed communities occurring in pea and wheat crops in the Rolling Pampa Argentina. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 103: 225-235.
- Pons, T.L. and R.W. Pearcy. 1992. Photosynthesis in flashing light in soybean leaves grown in different conditions. II. Lightfleck utilization efficiency. *Plant, Cell & Environment* 15: 577-584.
- Pons, T.L. 1986 Response of *Plantago major* seeds to the red/far red ratio as influenced by other environmental factors. *Physiologia Plantarum* 68: 252-258.
- Pretty, J. 2008. Agricultural sustainability: concepts, principles and evidence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363: 447-465.
- Probert, R.J. 2000. The role of temperature in the regulation of seed dormancy and germination. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* 2: 261-292.
- Pyšek, P. and D. Richardson. 2007. Traits Associated with Invasiveness in Alien Plants: Where Do we Stand? In «Biological Invasions» (W. Nentwig, ed.), Springer Berlin Heidelberg. Vol. 193, pp. 97-125.
- Qiu, J.; Y. Bai; B. Coulman and J.T. Romo. 2006. Using thermal time models to predict seedling emergence of orchardgrass *Dactylis glomerata* L. under alternating temperature regimes. *Seed Science Research* 16: 261-271.
- Reisman-Berman, O.; J. Kigel and B. Rubin. 1991. Dormancy patterns in buried seeds of *Datura ferox* and *D. stramonium*. *Canadian journal of botany* 69: 173-179.
- Roberts, E.H. and S.K. Benjamin, S. K. 1979. Interaction of light, nitrate and alternating temperature on the germination of *Chenopodium album*, *Capsella bursa pastoris* and *Poa annua* before and after chilling. *Seed Science and Technology* 7: 379-392.

- Satorre, E.H.; C.M. Ghersa and A.M. Pataro. 1985. Prediction of *Sorghum halepense* L. Pers. rhizome sprout emergence in relation to air temperature. *Weed Research* 25: 103-109.
- Satorre, E.H.; F.A. Rizzo and S.P. Arias, S. P. 1996. The effect of temperature on sprouting and early establishment of *Cynodon dactylon*. *Weed Research* 36: 431-440.
- Satorre, E. 2005. Cambios tecnológicos en la agricultura argentina actual. *Ciencia Hoy* 15: 24-31.
- Schafer, D.E. and D.O. Chilcote. 1970. Factors influencing persistence and depletion in buried seed populations. II. The effects of soil temperature and moisture. *Crop Science* 10: 342-345.
- Scopel, A.L.; C.L. Ballaré and R.A. Sanchez. 1991. Induction of extreme light sensitivity in buried weed seeds and its role in the perception of soil cultivations. *Plant, Cell & Environment* 14: 501-508.
- Scursoni, J.A.; F. Forcella and J. Gunsolus. 2007. Weed escapes and delayed weed emergence in glyphosate-resistant soybean. *Crop Protection* 26: 212-218.
- Shamsi, S.R.A.; F.A. Ali and S.M. Hussain. 1978. Temperature and light requirements for the sprouting of chilled and unchilled tubers of the purple nutsedge, *Cyperus rotundus*. *Physiologia Plantarum* 44: 193-196.
- Shinomura, T.; A. Nagatani; H. Hanzawa; M. Kubota; M. Watanabe and M. Furuya. 1996. Action spectra for phytochrome A- and B-specific photoinduction of seed germination in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93: 8129-8133.
- Smith, H. 1982. Light quality, photoperception, and plant strategy. *Annual review of plant physiology* 33: 481-518.
- Stokes, P. 1965. Temperature and seed dormancy. In *Differentiation and Development*. Springer Berlin Heidelberg. 1° ed. Vol 15, part 2. 2393-2450.
- Stoller, E.W.; D.P. Nema and V.M. Bhan. 1972. Yellow nutsedge tuber germination and seedling development. *Weed Science* 93-97.
- Sutherland, S. 2004. What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia* 141: 24-39.
- Takaki, M.; G.H. Heeringa; J.W. Cone and R.E. Kendrick. 1985. Analysis of the effect of light and temperature on the fluence response curves for germination of *Rumex obtusifolius*. *Plant Physiology* 77: 731-734.
- Tang, D.S.; M. Hamayun; Y.M. Ko; Y.P. Zhang; S. M.y and I.J. Lee. 2008. Role of red light, temperature, stratification and nitrogen in breaking seed dormancy of *Chenopodium album* L. *Journal of Crop Science and Biotechnology* 11: 199-204.
- Taylorson, R.B. and H.A. Borthwick. 1969. Light filtration by foliar canopies: significance for light-controlled weed seed germination. *Weed Science* 48-51.
- Thompson, K.; J.P. Grime and G. Mason. 1977. Seed germination in response to diurnal fluctuations of temperature. *Nature* 147-149.
- Tilman, D.; K.G. Cassman; P.A. Matson; R. Naylor and S. Polasky. 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418: 671-677.
- Toole, E.H. and V.K. Toole. 1941. Progress of germination of seed of *Digitaria* as influenced by germination temperature and other factors. *Journal agricultural. Research* 63: 65-90.
- Totterdell, S. and E.H. Roberts. 1979. Effects of low temperatures on the loss of innate dormancy and the development of induced dormancy in seeds of *Rumex obtusifolius* L. and *Rumex crispus* L. *Plant, Cell & Environment* 2: 131-137.
- Totterdell, S. and E.H. Roberts. 1980. Characteristics of alternating temperatures which stimulate loss of dormancy in seeds of *Rumex obtusifolius* L. and *Rumex crispus* L. *Plant, Cell & Environment* 3: 3-12.
- Totterdell, S. and E.H. Roberts. 1981. Ontogenetic variation in response to temperature change in the control of seed dormancy of *Rumex obtusifolius* L. and *Rumex crispus* L. *Plant, Cell & Environment* 4: 75-80.
- Townley, P.M. 1955. Dormancy and germination in certain species of *Rumex*. LMS thesis. Cornell University. New York.
- Tumbleson, M.E. and T. Kommedahl. 1962. Factors Affecting Dormancy in Tubers of *Cyperus esculentus*. *Botanical Gazette* 186-190.
- Vidal, R.A.; H.P. Rainero; A. Kalsing and M.M. Trezzi. 2010. Prospección de las combinaciones de herbicidas para prevenir malezas tolerantes y resistentes al glifosato. *Planta Daninha* 28: 159-165.
- Vleeshouwers, L.M. 1997. Modelling the effect of temperature, soil penetration resistance, burial depth and seed weight on pre-emergence growth of weeds. *Annals of Botany* 79: 553-563.

- Volaire, F. and H. Thomas, H. 1995. Effects of drought on water relations, mineral uptake, water-soluble carbohydrate accumulation and survival of two contrasting populations of cocksfoot *Dactylis glomerata* L. *Annals of Botany* 75: 513-524.
- Volaire, F. and F. Lelievre. 2001. Drought survival in *Dactylis glomerata* and *Festuca arundinacea* under similar rooting conditions in tubes. *Plant and Soil* 229: 225-234.
- Weaver, S.E. and W.R. Riley. 1982. The biology of Canadian Weeds: 53. *Convolvulus arvensis* L. *Canadian Journal of Plant Science* 62: 461-472.
- Westerman, P.R.; A. Van Ast and L. Bastiaans. 2002. Population dynamics of *Striga hermonthica*: a conceptual approach, in, 12th EWRS Symposium, the Netherlands, 390-391.
- Wiesner, L.E. and D.F. Grabe. 1972. Effect of Temperature Preconditioning and Cultivar on Ryegrass *Lolium* sp. Seed Dormancy. *Crop Science* 12: 760-764.
- Williams, J.T. and J.L. Harper. 1965. Seed polymorphism and germination. *Weed Research* 5: 141-150.
- Wu, H.; S. Walder; M.J. Rollin; D.K.I. Tan; G. Robinson and J. Werth. 2007. Germination, persistence, and emergence of flaxleaf fleabane *Conyza bonariensis* [L.] Cronquist. *Weed Biology and Management* 7: 192-199.
- Young, J.A.; R.A. Evans and B.L. Kay. 1975. Germination of Italian ryegrass seeds. *Agronomy Journal* 67: 386-389.

