



UN ENFOQUE FUNCIONAL AL ANÁLISIS DE LOS CAMBIOS EN LAS COMUNIDADES DE MALEZAS DE LOS SISTEMAS AGRÍCOLAS EXTENSIVOS DE LA REGIÓN PAMPEANA

Antonio C. Guglielmini*; Betina C. Kruk y Emilio H. Satorre

Cátedra de Cerealicultura.

Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires. Av. San Martín 4453. CABA. Argentina

*guglielm@agro.uba.ar

Recibido: 23-06-15

Aceptado: 08-12-15

RESUMEN

El estudio del impacto de los cambios tecnológicos y la intensificación agrícola sobre las comunidades de malezas de la región pampeana ha tenido diferentes abordajes teóricos. Aproximaciones descriptivas han permitido la elaboración de inventarios de malezas y la identificación de cambios en las comunidades y su asociación con procesos tecnológicos. Asimismo, se ha aplicado la teoría de ensamblaje, basada en la identificación de restricciones de diferente origen (filtros) que regulan los cambios de las comunidades de malezas. Sin embargo, los enfoques previos no han permitido construir un marco teórico para explicar la dirección de los cambios de las comunidades de malezas ligados a futuros cambios tecnológicos y mejorar su manejo. El objetivo de este trabajo es presentar y promover el análisis de esos cambios a través de un enfoque funcional que permita aportar soluciones efectivas al complejo problema del manejo de malezas. El enfoque funcional fragmenta el ciclo de vida de la maleza, sujeto a cambios tecnológicos, en tres procesos demográficos que se consideran determinantes de su estructura y funcionamiento: (i) establecimiento; (ii) competencia y (iii) dispersión. Estos procesos actúan circularmente asociados como mecanismos que determinan la dirección de los cambios y el éxito o fracaso de cada especie en la comunidad. Se ejemplifica el enfoque funcional con el análisis del caso de gramón (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) en la región pampeana.

Palabras clave. Cambios tecnológicos, comunidades de malezas, cambios de malezas, *Cynodon dactylon*.

ANALYZING WEED COMMUNITY CHANGES IN EXTENSIVE FARMING SYSTEMS OF THE PAMPAS THROUGH A FUNCTIONAL APPROACH

SUMMARY

The study of the impact of technological changes and agricultural intensification on weed communities of the Pampas region has been considered from different theoretical perspectives. Descriptive approaches allowed weed surveys identifying weed communities and changes which otherwise would have been ignored. Moreover, the assembly theory, which is based on identifying constraints of different origin (filters), has been considered to explain weed shifts. However, these approaches were not useful to build up a theoretical framework to be effectively used on weed community changes associated to future technologies. This work aims to analyze weed changes through a functional approach, highlighting its ability to support effective solutions to complex problems involving weed management. The functional approach fragments the life cycle of the plants in three demographic processes determining its structure and function: (i) establishment; (ii) competition and (iii) dispersion. These processes are circularly associated and perform as the mechanisms that determine change directions depending on the success or failure of each species in the community. A description of processes in this approach is presented and illustrated with the case study of bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) in the Pampas region.

Key words. Technological changes, weed community, weed shifts, *Cynodon dactylon*.

INTRODUCCIÓN

Las comunidades de malezas tienen propiedades biológicas semejantes a las comunidades naturales y, su organización, funcionamiento y estructura se rigen por los mismos principios que aquellas. En las áreas agrícolas, los cambios en el patrón de uso de las tierras cultivables y las tecnologías aplicadas a los cultivos actúan modificando la composición de las comunidades de malezas. Las labores, las rotaciones y la aplicación de insumos, son acciones propias de estos sistemas conducidos por el hombre, que tienden a la homogeneización del ambiente para fines productivos (Soriano, 1971; Harper, 1977). Este nuevo sistema (agroecosistema; Tivy, 1990) abre oportunidades a nuevas especies en las comunidades de malezas respondiendo a dos tipos de fuerzas motrices: (i) las que producen cambios en el ambiente físico (por deterioro o mejora del mismo); (ii) las que ponen en marcha un proceso selectivo, por adaptación a los disturbios producidos por el manejo de los cultivos. De este modo, los cambios tecnológicos y la intensificación agrícola ponen en marcha la acción de fuerzas que generan un mosaico espacial y temporal en el que se producen cambios en las comunidades de malezas en direcciones poco previsibles. La región pampeana ha experimentado importantes cambios en las últimas décadas (Peiretti, 2001; Meninato, 2001; Satorre, 2005) y constituye un excelente objeto de estudio para explorar marcos teóricos que permitan analizar y comprender las transformaciones en las comunidades de malezas.

La región pampeana tradicionalmente estuvo dominada por actividades extensivas mixtas, con interacciones entre la ganadería y la agricultura. En los últimos 30 años esas tierras experimentaron enormes transformaciones que llevaron al aumento de la producción agrícola, pasando de cerca de 40 a 100 millones de toneladas para el conjunto de la producción de soja, maíz, sorgo, cebada, trigo y girasol. Asimismo, el área sembrada con cultivos anuales se duplicó, alcanzando aproximadamente 32 millones de hectá-

reas (SIIA, 2015). La participación relativa de los cultivos en la misma se modificó bruscamente, de una producción eminentemente cerealera se pasó al predominio de cultivos oleaginosos. Este proceso, por su magnitud y el cambio de actividades, es uno de los de mayor impacto sobre la flora espontánea y su organización en los últimos 50 años. El desarrollo y expansión de nuevas tecnologías fue y es también una característica de este período que estuvo dominado por el aumento en el uso de fertilizantes, la liberación de nuevas variedades e híbridos, incluyendo cultivos transgénicos, el uso de nuevos principios activos fungicidas, insecticidas y, especialmente, herbicidas, cambios en el sistema de labranza, con expansión de la siembra directa, y nuevos patrones de diseño de cultivos, tales como el doble cultivo trigo/soja de segunda o el maíz de siembra tardía en áreas centrales de la región (Satorre, 2001; Satorre, 2005; Satorre, 2012). Sin lugar a dudas, transformaciones de esta magnitud no podían pasar inadvertidos a las comunidades de malezas de la región. Para comprender el impacto de estas transformaciones sobre las malezas se requiere considerar la naturaleza ecológica del fenómeno.

El reconocimiento de la naturaleza ecológica del proceso de enmalezamiento conduce a la necesidad de invertir esfuerzos para comprender de qué modo los componentes tecnológicos asociados al manejo de los cultivos regulan los patrones de cambio de las malezas. Desde este punto de vista, el éxito ecológico de una maleza depende de los atributos que le confieren capacidad para sobrevivir a los disturbios y ajustarse a la oferta ambiental del sistema agrícola (Soriano, 1971). En el caso de los agroecosistemas pampeanos, el abordaje teórico inicial de los procesos que controlan la dinámica de las comunidades de malezas ha sido realizado dándole mayor importancia a las fuerzas que imperan en un proceso sucesional, según su visión clásica (Soriano, 1971; Ghersa y León, 1999; de la Fuente *et al.*, 2006). Este enfoque, fuertemente descriptivo, contribuye a la identificación de las comuni-

dades, su inventario y, eventualmente, pone en evidencia sus cambios. Un enfoque alternativo fue propuesto por Booth y Swanton (2002), quienes retomaron un cuerpo de ideas elaboradas bajo la teoría de ensamblaje (Diamond, 1975; Belyea y Lancaster, 1999). Estas ideas fueron utilizadas como una herramienta teórica para explicar cambios específicos en las comunidades; introduciendo un enfoque analítico a los procesos de cambio que los métodos tradicionales no consideraban. Básicamente, considera que las especies se ensamblan en el tiempo y espacio conformando comunidades luego de sobrepasar diferentes filtros o restricciones que actúan sobre ellas. Los filtros considerados varían en su denominación y diferente terminología fue utilizada para expresar conceptos análogos. Genéricamente, pueden ser clasificados como filtros origen biótico o abiótico (Booth y Swanton, 2002). Identificar y comprender estos filtros conforman un proceso clave para explicar y, eventualmente, manejar la dirección de los cambios en las comunidades de malezas.

La teoría de ensamblaje constituye, sin embargo, un marco muy general. Estudiar los cambios específicos en las comunidades de malezas requiere avanzar con un enfoque funcional que permita fragmentar el sistema en sus componentes y comprender los mecanismos involucrados. Es decir, buscar las causas próximas que regulan la dinámica de la vegetación, antes que analizar las propiedades emergentes de la comunidad (Peet y Christensen, 1980). Desde este punto de vista, la comunidad de malezas, surge como resultado del ciclo de vida de las especies y de los procesos que las vinculan (Satorre y Guglielmini, 2000; Guglielmini, 2010).

El ordenamiento de especies en una comunidad puede sostenerse a través del estudio de tres procesos demográficos que resultan determinantes de su estructura y funcionamiento: (i) la dinámica del establecimiento, modulada por la dormición fisiológica de los órganos de supervivencia de las especies: semilla>germinación>

emergencia> plántula, o estructura vegetativa> brotación> emergencia> vástago, en especies anuales y perennes, respectivamente; (ii) la competencia, regida por la habilidad competitiva específica para la captura y uso de recursos escasos y, (iii) la dispersión (en el espacio) de semillas y propágulos, como regulador de la capacidad exploratoria y de expansión de la especie (e.g. introducción, colonización y naturalización de una especie; Cousens y Mortimer, 1995). Los tres procesos poblacionales actúan circularmente asociados y determinan diferencialmente la supervivencia, el éxito o fracaso de cada especie en la comunidad, expuesta al ambiente y a los cambios tecnológicos. Este trabajo, tiene como objetivo promover el análisis y reflexión de este nuevo enfoque funcional como base para la discusión de un tema que aún no ha aportado soluciones efectivas a problemas complejos, tales como la aparición y expansión de malezas tolerantes o resistentes a herbicidas en los sistemas agrícolas pampeanos. Como parte del análisis, se presenta una descripción de los procesos clave de este enfoque funcional y se ilustra el impacto comparando sistemas simples e intensificados por su potencial efecto sobre la organización de las comunidades de malezas en la Región Pampeana.

El establecimiento como proceso clave

La dormición es un atributo fisiológico común a muchas especies de malezas y determina la germinación y el establecimiento de las plántulas o la brotación y crecimiento de vástagos. Una proporción menor de la población de semillas producidas por las plantas adultas puede ser exportada, morir o germinar, pero la mayoría son mantenidas en el suelo para constituir el banco de semillas o propágulos, en un sentido amplio (Thomson y Grime, 1979). La dormición es importante para la sobrevivencia de una especie a largo plazo, especialmente en hábitats perturbados con acciones predecibles, como las de los ambientes agrícolas. La temperatura ha sido

identificada como el principal factor que regula el grado de dormición en las zonas templadas (Baskin y Baskin, 1985; Benech Arnold *et al.*, 1990; Bouwmeester y Karssen, 1992; Kruk y Benech Arnold, 1998; 2000). También existen claras evidencias de que la humedad del suelo regula el nivel de dormición (Kruk y Benech Arnold, 1998; Batlla *et al.*, 2007). Otros factores como las temperaturas alternadas y la calidad e intensidad de la luz inciden sobre el proceso como factores terminadores de la dormición, reduciéndola a valores finales compatibles con los factores propicios para la germinación (*i.e.* disponibilidad de agua, oxígeno y temperaturas adecuadas) y el establecimiento en condiciones de campo (Bewley y Black, 1982; Benech Arnold *et al.*, 2000).

Cuando se inicia un ciclo agrícola, el productor opera sobre el ambiente, brindando información y señales a las poblaciones de malezas. Las actividades de cada año que dan inicio al barbecho con las labranzas y controles químicos (*v.g.* sistemas convencional o de siembra directa), continúan con la siembra y finalizan con la cosecha, regulan rítmicamente diferentes señales ambientales que determinan la salida de dormición y el establecimiento de las malezas a campo (Soriano, 1971; Benech Arnold *et al.*, 2000). Las rotaciones y las especies de cultivos que las integran, también afectan la longitud y la oportunidad de los disturbios y la cobertura vegetal verde durante el año. En este sentido, la intensificación de los sistemas productivos, *i.e.* el incremento del número de cultivos por hectárea y año, representa una transformación de alto impacto sobre la organización y funcionamiento de las comunidades de malezas. Además, el sistema de labranza empleado determina la cubierta de rastrojos que queda sobre el suelo y, de esta forma regula factores tales como agua, temperatura y luz anteriormente mencionados. En este escenario, la dormición constituye una forma de ajuste temporal de la germinación o brotación y una estrategia adaptativa de las semillas o yemas para evitar un ambiente peligroso duran-

te el establecimiento (Harper, 1977). Por otro lado, el momento relativo de emergencia entre especies de malezas y entre éstas y el cultivo determina en gran parte la cantidad de recursos disponibles y capturados por cada componente cuando crecen en competencia. En general, una especie es más competitiva cuando emerge antes y captura recursos anticipadamente en relación a otra especie que emerge después (Joenje y Kropff, 1987). Este aspecto, el momento de germinación-emergencia en especies anuales o brotación-emergencia en perennes, en relación a sus competidores, constituye uno de los principales atributos que otorga éxito en el establecimiento y capacidad competitiva a una especie o población (Fig.1).

Competencia como proceso clave

La permanencia de una especie de maleza en la comunidad se da como resultante de varios procesos que se desenvuelven en condiciones de competencia plena durante su ciclo de vida. De este modo, la importancia de la competencia puede medirse a través de la relación existente entre la habilidad competitiva (*i.e.* capacidad para capturar recursos y dejar progenie) y el orden jerárquico de una especie en la comunidad (Guglielmini, 2010; Poggio y Ghera, 2011). Este ordenamiento es dinámico porque la habilidad competitiva cambia en diferente medida según el grado de manejo agrícola (*v.g.* especies o genotipos cultivados, fecha de siembra, fertilizantes y herbicidas utilizados) y el ambiente (*v.g.* precipitaciones, suelo). La habilidad competitiva conduce la dinámica del proceso de acuerdo a los recursos capturados y su utilización para producir biomasa, pero también tiene consecuencias demográficas, porque esto está fuertemente asociado al número de semillas producidas por individuo. La habilidad competitiva favorece la expresión de la fecundidad, y esta otorga a la especie proyección temporal y contribuye a perpetuarla. La capacidad para establecer un gran número de individuos (*v.g.* densidad de indivi-

duos) contribuye junto con el momento de germinación-emergencia mencionado (*i.e.* regulado por la dormición) a establecer relaciones de dominancia entre competidores en una comunidad de malezas y cultivo (Guglielmini, 2010; Poggio y Ghera, 2011).

La competencia le da carácter dinámico a la vegetación y vincula el establecimiento inicial de una población con la producción de semillas y propágulos. La competencia conducida por la habilidad competitiva de las poblaciones tiene un rol básico en la distribución de recursos en la comunidad. La habilidad competitiva de una especie en un ambiente con alta intensidad de competencia, asegura su perpetuación y participación en la comunidad vegetal. De esta forma, las especies que capturan mayor cantidad de recursos están más representadas en la comunidad (Ghera y León, 1999; Guglielmini, 2010; Poggio y Ghera, 2011). En este sentido, es preciso continuar estudiando con más detalle la habilidad competitiva de las poblaciones específicas y evaluar los alcances de este atributo para la organización de la comunidad vegetal.

Dispersión como proceso clave

Los vínculos entre la competencia y la capacidad dispersión de malezas han sido explorados a través de modelos de simulación (Maxwell y Ghera, 1992; de Abelleira, 2008) y, experimentalmente, en malezas anuales y en perennes como gramón (Guglielmini y Satorre, 2002; de Abelleira, 2008; Guglielmini, 2010). Estos estudios han demostrado que en una maleza anual, como resultado del proceso de competencia se establece la biomasa y la fecundidad. A su vez, las semillas serán dispersadas por diferentes vectores según la morfología de las mismas. Por otro lado, la capacidad de dispersión de una especie determinará el resultado de la competencia. En malezas perennes (*v.g.* gramón) la competencia regula la dispersión de acuerdo a un patrón definido de crecimiento espacial a través de la biomasa producida por la maleza y la

partición hacia estructuras vegetativas aéreas, *i.e.* hojas y estolones y subterráneas, *i.e.* rizomas (Guglielmini y Satorre, 2002; Fig. 1). En especies leñosas, la dispersión de semillas en campos bajo siembra directa constituye un proceso central de su invasión en la pampa ondulada (Ghera *et al.*, 2002).

Hacia un enfoque funcional: integrando procesos clave en un análisis de caso (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.)

Los sistemas de producción pampeanos están dominados por cultivos estivales, sin embargo, cerca del 16% de la superficie es sembrada con cultivos invernales, mayormente trigo y cebada (SIIA, 2015). Luego de la cosecha de estos cultivos invernales, en su mayor parte, se siembra inmediatamente un cultivo de ciclo estival, usualmente soja, conformando el sistema trigo/soja de segunda que contribuye a intensificar el uso de la tierra en la región pampeana. Desde el punto de vista funcional, la intensificación agrícola (el aumento de área sembrada con doble cultivos, trigo/soja de segunda, por ejemplo) cambia el patrón temporal de uso y la cantidad y eficiencia con la que se usan los recursos (*v.g.* radiación, agua y nutrientes), regulando la dinámica de las interacciones entre cultivos y malezas (Andrade *et al.*, 2015). En general, el uso intensivo de los recursos en los sistemas cultivados acrecienta la percepción de la competencia como organizadora de las comunidades y como proceso clave en las interacciones entre poblaciones de malezas (Guglielmini, 2010).

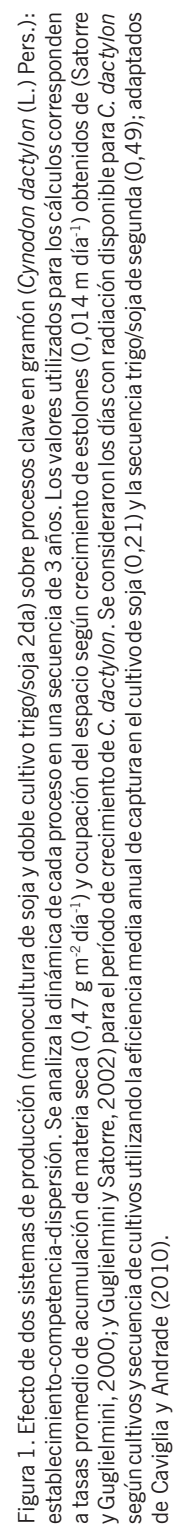
La intensificación del sistema productivo pampeano, no determina *per se* el éxito o fracaso de determinadas poblaciones, sino que constituye un modulador de los procesos que rigen estos cambios. La selección que opera dentro de determinadas poblaciones conduce cambios en los procesos demográficos de las especies y, finalmente, en su importancia relativa (por ejemplo, frecuencia) dentro de la comunidad que explican los cambios y nuevos ensamblajes específicos en

la comunidad de malezas. El éxito de algunas especies y la pérdida o fracaso de otras son indicadores de las trayectorias de comunidades de malezas en sistemas agrícolas y, la estructura de los sistemas productivos (cultivos simples o intensificados) actúa como fuerza motriz de esos cambios. Desde esta perspectiva, esas fuerzas actuarían sobre procesos clave para la supervivencia de las especies. De hecho, muchos estudios fundacionales de malezas importantes (Satorre *et al.*, 1985; Ballaré *et al.*, 1987; Ghera *et al.*, 1990; Satorre *et al.*, 1996) pusieron en evidencia y consideraron distintos procesos demográficos relevantes orientándolos hacia el diseño de prácticas de manejo y control. Sin embargo, aunque sólo ha sido parcialmente probado (Satorre y Guglielmini, 2000), cuando se integran, los procesos constituyen herramientas útiles para explicar y modelar funcionalmente la dirección de los cambios en la vegetación.

El gramón es una especie perenne de crecimiento primavera-verano-otoño, que actúa como maleza dominante en muchos sistemas de cultivo estivales. Es una planta herbácea de porte bajo y crecimiento rastrero. Se extiende superficialmente por medio de estolones aéreos y en forma subterránea a través de rizomas que crecen con diferente orientación espacial. Produce semillas, la mayor parte de ellas inviables, lo que determina que en los sitios invadidos, las estructuras vegetativas sean los principales órganos de perpetuación de la especie (Koller *et al.*, 1974; Satorre *et al.*, 1996). La mayoría de las estructuras aéreas de la maleza mueren durante el otoño, con la ocurrencia de las primeras heladas. Durante casi todo el invierno, los rizomas y estolones producidos en la estación de crecimiento anterior permanecen inactivos por las bajas temperaturas. A la salida del invierno y durante el inicio de la primavera, las yemas de los rizomas y estolones sobrevivientes que permanecieron enterrados o protegidos debajo del suelo y la broza, comienzan a brotar acompañando el progresivo incre-

mento de la temperatura. Una vez que estas estructuras han emergido se regenera el ciclo de la especie usualmente aumentando su biomasa, capacidad reproductiva y colonizando el espacio aéreo y subterráneo hasta que las bajas temperaturas de otoño detienen nuevamente el crecimiento.

La generación de nuevos vástagos aéreos y el mantenimiento del crecimiento inicial de las estructuras recién formadas se producen a partir de las reservas de carbohidratos provenientes de rizomas y estolones (Horowitz, 1972; Satorre *et al.*, 1996; Rizzo y Satorre, 1999; Rizzo, 2001). La brotación de las yemas de las estructuras vegetativas enterradas da origen, en primer lugar, a rizomas ortotrópicos negativos (crecen hacia la superficie perpendiculares al suelo). Estas estructuras llevan los vástagos que emergen sobre la superficie del suelo y regeneran la planta nueva. La secuencia de los procesos brotación y emergencia determina la etapa de establecimiento de la población. El establecimiento a la salida del invierno ha sido mencionado como un período crítico para la supervivencia de varias especies de malezas perennes (Hakansson, 1982; Satorre *et al.*, 1985; Ghera *et al.*, 1990). Una vez establecida, la especie coloniza rápidamente los sitios aledaños, formando matas densas que inhiben por competencia el crecimiento de otras especies. Los estolones se propagan horizontal y radialmente desde esas matas produciendo la dispersión espacial de las estructuras (Guglielmini y Satorre, 2002). En presencia de laboreo, las herramientas agrícolas arrastran las estructuras a varias decenas de metros de las matas de gramón, acelerando el proceso de dispersión de la especie (Guglielmini y Satorre, 2004).



Los procesos clave de la maleza arriba mencionados pueden ser regulados por cambios en el sistema de producción (Fig. 1). El enfoque funcional, permite predecir la magnitud de esa regulación, cuando actúa sobre una especie dominante como gramón. En condiciones en las que se ha registrado la presencia de biotipos de especies del género *Cynodon* resistentes a herbicidas, este conocimiento adquiere relevancia no sólo para manejar y controlar la especie. Predecir la dirección de los cambios en la comunidad de malezas resultaría posible a partir de la evaluación de las posibilidades de éxito o fracaso que tienen los procesos demográficos que regulan el crecimiento de las malezas en el nuevo escenario tecnológico. Usualmente, el tomador de decisión frente al manejo y control de las malezas opera con una visión parcial del ciclo de la maleza, manejando algún proceso e ignorando los restantes. De este modo, el problema de enmalezamiento se regenera o transforma. La aproximación funcional, además de incentivar la reflexión sobre los mecanismos que regulan procesos parciales de la maleza, brinda una imagen completa de su ciclo de persistencia y crecimiento, que *per se* puede contribuir a tomar mejores decisiones. Sin embargo, cabe mencionar que este ejercicio completo ha sido evaluado sobre poblaciones maleza y aún no ha sido aplicado a la organización de comunidades.

COMENTARIOS FINALES

Resultados recientes han mostrado la existencia de interacciones entre procesos demográficos en la jerarquización de poblaciones de malezas en la comunidad. En sistemas con aplicación de herbicidas donde la aparición de biotipos tolerantes o resistentes puede ocurrir, los procesos clave arriba indicados continúan operando en la determinación de la importancia de esos biotipos. En algunos casos, se observó el intercam-

bio entre atributos (v.g. "trade off": habilidad competitiva por niveles de dormición) de algunas especies (v.g. *Lolium rigidum*) que explicaban diferentes grados de ajuste (v.g. costos y beneficios) de esta especie a sistemas manejados con altos niveles de aplicación de herbicidas (Villa-Aiub *et al.*, 2009). La eficacia diferencial de los herbicidas sobre algunas malezas es, sin dudas, un componente relevante del éxito de algunas especies. Sin embargo, la aplicación de herbicidas no debe analizarse en forma aislada, pues opera en conjunto con un patrón cíclico de crecimiento y decaimiento de la comunidad de malezas controlado por otros múltiples factores propios de los sistemas productivos pampeanos.

Para considerar las ventajas del marco teórico planteado es necesario medir su capacidad para hacer predicciones, de modo que tenga aplicaciones prácticas importantes en las decisiones y actividades de manejo de malezas (Pickett y Kolasa; 1989). Hasta aquí, los fundamentos teóricos anteriores fueron integrados en una síntesis basada en evidencia empírica (Fig. 1). Sin embargo, resta aún trabajo por hacer: a partir de este marco deberíamos identificar y jerarquizar los procesos clave (establecimiento, competencia, dispersión) para diagnosticar y predecir la trayectoria de los cambios específicos y la importancia relativa de especies emergentes como nuevas malezas de importancia en los sistemas agrícolas. En esta línea, algunos de estos procesos fueron modelados y probados, estableciendo un marco objetivo para el análisis de los cambios asociados a las transformaciones tecnológicas experimentadas en la región pampeana (de Aballeira, 2008; Guglielmini, 2010). La complejidad para vincular los procesos y lo fragmentado de la información disponible han, sin embargo, atentado contra este ejercicio. Por ello, aún quedan eslabones sueltos para lograr predicciones confiables y efectivas para el manejo de malezas en los sistemas agrícolas pampeanos.

BIBLIOGRAFÍA

- Andrade, J.F.; S.L. Poggio; M. Ermácora and E.H. Satorre. 2015. Productivity and resource use in intensified cropping systems in the Rolling Pampa, Argentina. *European Journal of Agronomy* 67: 37-51.
- Ballaré, C.L.; A.L. Scopel; C.M. Ghersa and R.A. Sánchez. 1987. The demography of *Datura ferox* (L.) in soybean crops. *Weed Research* 27: 91-102.
- Baskin, J.M. and C.C. Baskin. 1985. The annual dormancy cycle in buried weed seeds: A continuum. *BioScience* 35: 492-498.
- Batlla, D.; M. Nicoletta and R.L. Benech Arnold. 2007. Sensitivity of *Polygonum aviculare* seeds to light as affected by soil moisture conditions. *Annals of Botany* 99: 915-924.
- Belyea, L.R. and J. Lancaster. 1999. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos* 86: 402-416.
- Benech Arnold, R.L.; C.M. Ghersa; R.A. Sánchez 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.
- Bewley, J.D. and M. Black. 1982. Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination. Vol 2 Springer Verlag, Berlin.
- Booth B.D. and C.J. Swanton. 2002. 50th Anniversary-Invited article. Assembly theory applied to weed communities. *Weed Science* 50: 2-13.
- Bouwmeester, H.J. and C.M. Karssen. 1992. The dual role of temperature in the regulation of the seasonal changes in dormancy and germination of seeds of *Polygonum persicaria* L., *Oecologia* 90: 88-94.
- Caviglia, O.P. and F.H. Andrade. 2010. Sustainable intensification of agriculture in the Argentinean pampas: Capture and use efficiency of environmental resources. *American Journal of Plant Science Biotechnology* 3: 1-8.
- Cousens R. and M. Mortimer. 1995. Dynamics of weed populations. Cambridge University Press. UK.
- de Abelleira, D. 2008. Modelización del crecimiento de gramón (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) en cultivos de granos. Tesis de Maestría en Producción Vegetal. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. 81 pp. URL: <http://www.agro.uba.ar/users/deabelle/gramon> (acceso en julio 2015).
- 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 and Environment* 115: 229-236.
- Diamond, J.M. 1975. Assembly of species communities. En: M.L. Cody and J.M. Diamond (eds) *Ecology and Evolution of Communities*, pp. 342-444. Cambridge, MA: Belknap Press/Harvard University Press.
- Ghersa, C.M. and R.J.C. León. 1999. Successional changes in the agroecosystems of the Rolling Pampas. En: L.R. Walker (ed) *Ecosystems of the World. Ecosystems of disturbed ground*, Chapter 20, pp. 487-502. Elsevier. Amsterdam. Netherlands.
- Ghersa, C.M.; E.H. Satorre; M.L. Van Esso; A. Pataro and R. Elizagaray. 1990. The use of thermal calendar models to improve the efficiency of herbicide applications in *Sorghum halepense* (L.) Pers. *Weed Research* 30: 153-160.
- Ghersa, C.M.; E.B. de la Fuente; S.A. Suárez and R.J.C. León, 2002. Woody species invasion in the Rolling Pampas grasslands, Argentina. *Agriculture Ecosystems and Environment* 88: 271-278.
- Guglielmini, A.C. 2010. Cambios poblacionales en las comunidades de malezas asociados a la secuencia de cultivos de verano en la región pampeana. El rol de la competencia. *Tesis de doctorado*. Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires, 145 pp.
- Guglielmini, A.C. and E.H. Satorre. 2002. Shading effects on spatial growth and biomass partitioning of *Cynodon dactylon*. *Weed Research* 42: 123-134.
- Guglielmini, A.C. and E.H. Satorre. 2004. The effect of non-inversion tillage and light availability on dispersal and spatial growth of *Cynodon dactylon*. *Weed Research* 44: 366-374.
- Håkanson, S. 1982. Multiplication, growth and persistence of perennial weeds. En: (Holzner, W. & N. Numata (eds): *Biology and ecology of weeds*. Dr. Junk Publishers. The Hague. Netherlands.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Horowitz, M. 1972. Development of *Cynodon dactylon* (L.) Pers. *Weed Research* 12: 207-220.

- Joenje, W. and M.J. Kropff. 1987. Relative time of emergence, leaf area development and plant height as major factors in crop-weed competition. *Proceedings of the British Crop Protection Conference Weeds* 3: 971-978.
- Koller, D.; J. Kigel; M. Ofir; I. Nir; S. Ovadia and I. Jazmawie. 1974. *Environmental control of weed physiology*. USDA. PL 480. Project Number: A10-CR-80, Gran Number: FG-Is-277. Final Report.
- Kruk, B. and R.L. Benesh Arnold. 1998. Seed thermal responses in knotgrass (*Polygonum aviculare*) and purslane (*Portulaca oleracea*) a functional and quantitative analysis for the construction of predictive models. *Weed Science* 46: 83-90.
- Kruk B.C. and R.L. Benesh Arnold. 2000. Dormancy and germination responses to temperature in *Carduus acanthoides* and *Anagallis arvensis*, assessed through a screening system: their relationship with field-observed emergence patterns. *Seed Science Research* 10: 77-88.
- Maxwell, B.D. and C.M. Ghera. 1992. The influence of weed seed dispersion versus the effect of competition on crop yield. *Weed Technology* 6: 196-204.
- Meninato, R. 2001. The impact of biotechnology in South America. *En: Paarlberg R., Solbrig O. and F. Di Castri (eds) Globalization and the rural environment*. Pg. 217-224; David Rockefeller Center for Latin-American Studies. Harvard University Press, Cambridge, USA.
- Peet, R.K. and N.L. Christensen. 1980. Succession: a population process. *Vegetatio* 43: 131-140.
- Peiretti, R.A. 2001. Direct seed cropping in Argentina: Economic, Agronomic and Sustainability benefits. *In: Paarlberg R., Solbrig O. and F. Di Castri (eds) Globalization and the rural environment*. Pg. 179-200; David Rockefeller Center for Latin-American Studies. Harvard University Press, Cambridge, USA.
- Pickett, S.T.A. and J. Kolasa 1989. Structure and theory in vegetation science. *Vegetatio* 83: 7-15.
- Poggio, S.L. and C.M. Ghera. 2011. Species richness and evenness as a function of biomass in arable plant communities. *Weed Research* 51: 241-224.
- Rizzo, F.A. 2001. Bases ecofisiológicas del establecimiento de gramón (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) a partir de estructuras vegetativas. *Tesis de Maestría en Producción Vegetal*. Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires. 97 pp.
- Rizzo, F.A. and E.S. Satorre. 1999. Establecimiento de gramón (*Cynodon dactylon* (L.) Pers. a partir de estructuras vegetativas. *Revista Facultad de Agronomía* 19: 11-20.
- Satorre, E.H. 2001. Production Systems in the Argentine Pampas and their Ecological Impact. *In: Paarlberg R., Solbrig O. and F. Di Castri (eds) Globalization and the rural environment*. Pg 79-102; David Rockefeller Center for Latin-American Studies. Harvard University Press, Cambridge, USA.
- Satorre E.H. 2005. Cambios tecnológicos en la agricultura argentina actual. *Ciencia Hoy* 87: 24-31.
- Satorre, E.H. 2012. Recent changes in Pampean agriculture: possible new avenues to cope global change challenges. *In: Slafer and Araus (eds). Crop stress management & Climate Change*, CABI Climate Change Series, pp. 47-57.
- Satorre, E.H. and A.C. Guglielmini. 2000. Ecophysiology of weed-crop competition and dispersion *Proceedings of the Third International Weed Science Congress*; 2000 June 6-11; Foz do Iguassu, Brazil, Manuscript number 40, 10 p., CD-ROM. Available from: International Weed Science Society, Oxford, MS, USA
- Satorre, E.H.; C.M. Ghera 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. 1996. The effect of temperature on sprouting and early establishment of *Cynodon dactylon*. *Weed Research* 36: 431-440.
- SIIA. (Sistema Integrado de Información Agropecuaria). 2015. *Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. Presidencia de la Nación*. URL: <http://www.siiia.gov.ar> (acceso en julio 2015).
- Soriano, A. 1971. Aspectos rítmicos o cíclicos del dinamismo de la comunidad vegetal. *En: R.H. Mejía y J.A. Moguilevski (eds) Recientes adelantos en Biología*, pp. 441-445. Buenos Aires. Argentina.
- Thompson, K. and J.P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67, 893-921.
- Tivy, J. 1990. *Agricultural Ecology*. Longman Scientific & Technical, UK, 287 pp.
- Vila-Aiub, M.M.; P. Neve and S.B. Powles. 2009. Fitness costs associated with evolved herbicide resistance alleles in plants. *New Phytologist* 184: 751-767.