

**Factores ambientales pre-dispersión y post-dispersión de semillas que  
modulan la germinación y emergencia de *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop.  
en el cultivo de soja**

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires, Área  
Ciencias Agropecuarias*

**Fernando Hugo Oreja**

Ingeniero Agrónomo – Facultad de Agronomía UBA - 2005

Lugar de Trabajo: Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires



**FAUBA** Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano  
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires





## COMITÉ CONSEJERO

Directora de tesis

**Elba Beatriz de la Fuente**

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)  
Doctora en Ciencias Agrarias (Universidad de Buenos Aires)

Co-director

**Diego Batlla**

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)  
Doctor en Ciencias Agrarias (Universidad de Buenos Aires)

Consejero de Estudios

**José Luis González-Andújar**

Licenciado en Ciencias Biológicas (Universidad Complutense de Madrid)  
Doctor en Ciencias Biológicas (Universidad Complutense de Madrid)

## JURADO DE TESIS

Director de tesis

**Elba Beatriz de la Fuente**

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)  
Doctora en Ciencias Agrarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

**Jaime Kigel**

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)  
Doctor of Philosophy (Hebrew University of Jerusalem, Israel)

JURADO

**Guillermo Ruben Chantre Balacca**

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional del Sur)  
Doctor en Agronomía (Universidad Nacional del Sur)

JURADO

**Guillermo Funes**

Licenciado en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Córdoba)  
Doctor en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Córdoba)

Fecha de defensa de la tesis: 03 de OCTUBRE de 2014



**DEDICATORIA**

A Marcela, mi esposa. A Felipe mi hijo y a los que vendrán.

A mis padres.







## AGRADECIMIENTOS

A mi directora, Elba, por estar siempre. Por la confianza depositada en mí y por saberme guiar durante todo este tiempo para que no me desvíe de mis objetivos y darme la libertad necesaria de poder decidir de qué manera alcanzarlos. Por su apoyo incondicional.

A mi co-director, Diego, por haber confiado en mí desde el principio, por el tiempo dedicado y por sus valiosos aportes a lo largo de estos años que, sin duda, enriquecieron mucho esta tesis.

A mi consejero de estudios, José Luis, porque si él no me hubiese dado la confianza que me dio en su momento, seguramente no hubiese seguido el camino de la investigación.

A mi mamá Stella, porque me apoyó incondicionalmente en la decisión de embarcarme en este proyecto, porque me enseñó que siempre hay que plantearse desafíos y tratar de superarse. A mi papá Hugo, porque me inculcó con el ejemplo que cultivar el conocimiento debe ser una tarea diaria y constante, que siempre hay que buscar el por qué suceden las cosas y tratar de encontrar las respuestas. Por su apoyo durante todos estos años.

A Marcela, mi esposa. Por estar siempre a mi lado y acompañarme, con paciencia y cariño, en todas las decisiones que tomé. Por esto ser fundamental para llegar con éxito al final del doctorado.

A mis compañeros becarios durante estos años, Claudia, Raúl, Belén, Luciana, Magui, Coni, Marianne, Diego, Renata, Cristian, Natalia con los que pasé muy buenos momentos y muchos me ayudaron en los trabajos en el campo o en el laboratorio. A todos los integrantes de la cátedra de Cultivos Industriales con quienes pasé muchos momentos importantes de mi vida, buenos y malos. A Mirta por su paciencia, eficacia y buena predisposición a resolver contingencias burocráticas. A Nora y a María. A Luis, por su ayuda con los experimentos de campo, sobretodo en las peores horas al sol en los días de verano.

A la gente de las Cátedras de Cereales y Producción Vegetal, muchos de los cuales compartí muy buenos momentos en clases, asados, congresos y viajes. A Liliana y Florencia. A Patricia del Fueyo, por su paciencia y buena predisposición a aclarar dudas y transmitir toda su experiencia y conocimientos, siempre con una sonrisa. A Santiago Poggio, por sus charlas, consejos y los buenos momentos compartidos en los congresos.

A la gente de la hemeroteca de la FAUBA por su buena predisposición y rápida respuesta a los pedidos de trabajos.

A las becas del FONCyT y del CONICET que me financiaron para poder llevar adelante la tesis con éxito.

A la Facultad de Agronomía y a la Escuela de Graduados de la FAUBA.







**DECLARACIÓN**

“Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.”

Fernando Hugo Oreja







## Índice General

Contenido	Página
Índice General	ix
Índice de Cuadros	xv
Abreviaturas	xxvi
Resumen	xxviii
Abstract	xxix
<b>CAPÍTULO 1</b>	<b>31</b>
Introducción General	31
1.1 Introducción	33
1.1.1 La especie objeto de estudio: <i>Digitaria sanguinalis</i>	34
1.1.1.1 Descripción botánica	34
1.1.1.2 Origen y distribución	35
1.1.1.3 Aspectos de la ecofisiología	35
1.1.2 Dormición	36
1.1.3 Germinación	39
1.1.4 Crecimiento pre-emergente	40
1.1.5 Condiciones pre-dispersión de las semillas	40
1.1.6 Condiciones post-dispersión de las semillas	44
1.1.7 Síntesis de los antecedentes que sustentan los objetivos y las hipótesis	46
1.2 Hipótesis y Objetivos	47
Objetivo general	47
1.3 Metodología general	49
1.3.1 Descripción del sitio experimental	49
1.3.2 Aspectos generales del manejo de los experimentos	49
1.4 Organización de la tesis	51
<b>CAPÍTULO 2</b>	<b>53</b>
Dormición y germinación en semillas de <i>Digitaria sanguinalis</i>	53
2.1 Introducción	54

2.1.1 Condiciones ambientales para la salida de la dormición y germinación de las semillas	54
2.1.2 Mecanismo de dormición de las semillas	55
2.2 Materiales y Métodos	56
2.2.1 Semilla utilizada	56
2.2.2 Test de viabilidad	56
2.2.3 Respuesta de la salida y terminación de la dormición de las semillas ante distintos factores ambientales	57
2.2.3.1 Experimento 1: Condiciones que favorecen la salida y la terminación de la dormición	57
2.2.3.2 Experimento 2: Ampliación del rango de temperaturas de almacenaje testeado	58
2.2.3.3 Experimento 3: Efecto de las temperaturas constantes sobre la terminación de la dormición	58
2.2.3.4 Experimento 4: Efecto de la calidad de la luz sobre la terminación de la dormición	58
2.2.3.5 Experimento 5: Ampliación del tiempo de exposición al rojo lejano	59
2.2.3.6 Experimento 6: Efecto de los ciclos de humedecimiento-desección	59
2.2.4 Mecanismos que actúan en la imposición de la dormición de semillas de <i>D. sanguinalis</i>	60
2.2.4.1 Experimento 1a. Rol de las cubiertas	60
2.2.4.2 Experimento 1b. Rol de las cubiertas: mecanismos involucrados	60
2.2.4.3 Experimento 2. Evaluar la presencia de inhibidores en las cubiertas	61
2.2.5 Análisis estadístico	61
2.3 Resultados	61
2.3.1 Respuesta de la salida y terminación de la dormición de las semillas ante distintos factores ambientales	61
2.3.1.1 Experimento 1: Condiciones que favorecen la salida y la terminación de la dormición	61
2.3.1.2 Experimento 2: Ampliación del rango de temperaturas de almacenaje testeado	62
2.3.1.3 Experimento 3: Efecto de las temperaturas constantes sobre la terminación de la dormición	63
2.3.1.4 Experimento 4: Efecto de la calidad de la luz sobre la terminación de la dormición	63
2.3.1.5 Experimento 5: Ampliación del tiempo de exposición al rojo lejano	65
2.3.1.6 Experimento 6: Efecto de los ciclos de humedecimiento-desección	65

2.3.2 Mecanismos que actúan en la imposición de la dormición de semillas de <i>D. sanguinalis</i>	65
2.3.2.1 Experimento 1a. Rol de las cubiertas	65
2.3.2.2 Experimento 1b. Rol de las cubiertas: mecanismos involucrados	66
2.3.2.3 Experimento 2. Evaluar la presencia de inhibidores en las cubiertas	67
2.4 Discusión	67
2.4.1 Respuesta de la salida y la terminación de la dormición de las semillas ante distintos factores ambientales	67
2.4.2 Mecanismos que actúan en la imposición de la dormición de semillas de <i>D. sanguinalis</i>	72
CAPÍTULO 3	75
Interacciones entre <i>Digitaria sanguinalis</i> y el cultivo de soja	75
3.1 Introducción	76
3.2 Materiales y Métodos	77
3.2.1 Condiciones meteorológicas del sitio experimental	77
3.2.2 Experimento 1: Efecto del cultivo de soja sobre el ambiente y la maleza	77
3.2.2.1 Determinaciones	79
3.2.3 Experimento 2: Efecto de la calidad de la luz sobre la dormición	80
3.2.3.1 Determinaciones	81
3.2.4 Experimento 3: Simulación del efecto del cultivo sobre la intercepción de la radiación y la dormición de las semillas	81
3.2.4.1 Determinaciones	81
3.2.5 Experimento 4: Efecto de la competencia por nutrientes	82
3.2.5.1 Determinaciones	82
3.2.6 Experimento 5: Efecto de la presencia del cultivo y su relación con la fenología de la maleza	82
3.2.6.1 Determinaciones	83
3.2.7 Pruebas de germinación para evaluar el nivel de dormición de las semillas	84
3.2.8 Cosecha de semillas	84
3.2.9 Análisis de los datos	84
3.3 Resultados	85
3.3.1 Efecto de la estructura del cultivo de soja sobre el ambiente debajo del canopeo	85
Experimento 1	85
3.3.1.1 Temperatura	85
3.3.1.2 Humedad relativa	87

3.3.1.3 Radiación	88
3.3.1.4 Relación R-RL	90
3.3.2 Efecto del ambiente generado por la estructura del cultivo de soja sobre <i>D. sanguinalis</i> .	90
3.3.2.2 Dormición de las semillas	95
Experimento 2	97
3.3.2.3 Efecto de la calidad de la luz incidente sobre las panojas sobre la dormición de las semillas de <i>D. sanguinalis</i>	97
Experimento 3	97
3.3.2.4 Efecto de la radiación incidente sobre las panojas en la dormición de las semillas de <i>D. sanguinalis</i>	97
Experimento 4	99
3.3.2.5 Efecto de la presencia del cultivo y el nivel de fertilidad sobre <i>D. sanguinalis</i>	99
Experimento 5	102
3.3.2.6 Efecto del momento de presencia del cultivo sobre la dormición de las semillas de <i>D. sanguinalis</i>	103
3.3.3 Importancia relativa de las variables ambientales modificadas por el cultivo sobre el crecimiento de la maleza y la dormición de las semillas desarrolladas en la planta madre	104
3.4 Discusión	106
3.4.1 Efecto de la estructura del cultivo de soja sobre el ambiente debajo del canopeo	106
3.4.1.1 Temperatura	106
3.4.1.2 Humedad relativa	107
3.4.1.3 Radiación	107
3.4.1.4 Relación R-RL	108
3.4.2 Efecto del ambiente generado por la estructura del cultivo de soja sobre <i>D. sanguinalis</i>	108
3.4.3 Importancia relativa de cada uno de los factores modificados por el cultivo sobre la dormición de las semillas desarrolladas en la planta madre	111
CAPÍTULO 4	115
Factores post-dispersión que afectan la dormición de semillas a campo	115
4.1 Introducción	116
4.2 Materiales y Métodos	117
4.2.1 Semillas utilizadas en los experimentos	117
4.2.2 Pruebas de germinación para evaluar el nivel de dormición de las semillas	117

4.2.3 Experimento 1: Efecto de la cobertura del suelo sobre la dormición y viabilidad de las semillas de <i>D. sanguinalis</i>	118
4.2.3.1 Determinaciones	118
4.2.3.2 Precipitaciones	119
4.2.4 Experimento 2: Efecto de la cobertura del suelo y el cultivo de soja sobre la germinación y la emergencia de las semillas de <i>D. sanguinalis</i>	119
4.2.4.1 Determinaciones	120
4.2.5 Experimento 3: Relación entre el nivel de dormición de las semillas al momento de su dispersión y la emergencia con distintos tipos de cobertura del suelo	120
4.2.5.1 Determinaciones	121
4.2.5.2 Precipitaciones	121
4.2.6 Análisis de los datos	122
4.3 Resultados	122
4.3.1 Efecto de la cobertura del suelo sobre la dormición y la cantidad de semillas viables en el suelo de <i>D. sanguinalis</i>	122
Experimento 1	122
4.3.2 Efecto de la cobertura del suelo y la presencia del cultivo de soja sobre la germinación y emergencia de las plántulas de <i>D. sanguinalis</i>	125
Experimento 2	125
4.3.3 Importancia del nivel de dormición de las semillas al momento de dispersarse y la cobertura del suelo sobre la emergencia de las plántulas de <i>D. sanguinalis</i> .	129
Experimento 3	129
4.4 Discusión	131
4.4.1 Efecto de la cobertura del suelo sobre la dormición y permanencia de semillas viables en el banco del suelo	132
4.4.2 Efecto de la cobertura del suelo y la presencia del cultivo de soja sobre la germinación y emergencia de las plántulas de <i>D. sanguinalis</i>	133
4.4.3 Importancia del nivel de dormición de las semillas al momento de dispersarse y la cobertura del suelo sobre la emergencia de las plántulas de <i>D. sanguinalis</i> .	137
4.5 Conclusiones	137
CAPÍTULO 5	140
Discusión general	140
5.1 Síntesis de los resultados obtenidos	141
5.2 Síntesis del marco general de la tesis	141
5.3 Dormición y germinación en semillas de <i>Digitaria sanguinalis</i>	142

5.4 Interacciones entre <i>Digitaria sanguinalis</i> y el cultivo de soja	143
5.5 Factores post-dispersión que afectan la dormición de semillas a campo	144
5.6 Avances logrados en el conocimiento	146
5.7 Implicancias agronómicas de los resultados obtenidos	147
5.8 Implicancias para futuras investigaciones	148
REFERENCIAS	150
APÉNDICE	162
Tablas de análisis estadísticos. Capítulo 2	162
Tablas de análisis estadísticos. Capítulo 3	163
Figuras Apéndice. Capítulo 3	166
Tablas de análisis estadísticos. Capítulo 4	172

## Índice de Cuadros

### CAPÍTULO 1

Cuadro 1.1 Temperaturas máximas, mínimas y promedio (°C) y precipitaciones acumuladas (mm) durante los meses y años en que hubo experimentos en el campo experimental.....	50
--	----

### CAPÍTULO 3

Cuadro 3.1 Valores medios y desvío estándar de las variables respuesta del ACP. Temperatura media (Temp Media), temperatura máxima media (Temp Máx Media), temperatura mínima media (Temp Mín Media), temperatura alternada media (Temp Alt Media), relación R-RL con el cultivo en estado R3 (R-RLR3), en R5 (R-RLR5), en R7 (R-RLR7), radiación incidente con el cultivo en estado R3 (RINCR3), en R4 (RINCR4), en R6 (RINCR6) y en R7 (RINCR7).....	85
Cuadro 3.2 Valores medios y desvío estándar de las variables numéricas candidatas a explicatorias del ACP. ....	85
Cuadro 3.3 Valores de temperatura máxima (Máx) media, mínima (Mín) media, promedio y alternada (Alt) media en los tratamientos de la campaña 2008-09. Los valores entre paréntesis son los desvíos estándares. Valores entre filas de una misma columna con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo a test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).....	86
Cuadro 3.4 Valores de temperatura máxima (Máx) media, mínima (Mín) media, promedio y alternada (Alt) media en los tratamientos de la campaña 2009-10. Los valores entre paréntesis son los desvíos estándares. Valores entre filas de una misma columna con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo a test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).....	86
Cuadro 3.5 Valores de temperatura máxima (Máx) media, mínima (Mín) media, promedio y alternada (Alt) media en los tratamientos de la campaña 2010-11. Los valores entre paréntesis son los desvíos estándares. Valores entre filas de una misma columna con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo a test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).....	87
Cuadro 3.6 Valores de humedad relativa media y mínima media en los tratamientos de la campaña 2009-10. Los valores entre paréntesis son los desvíos estándares. Valores entre filas de una misma columna con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo a test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ )....	87
Cuadro 3.7 Valores de humedad relativa media y mínima media en los tratamientos de la campaña 2010-11. Los valores entre paréntesis son los desvíos estándares. Valores entre filas de una misma columna con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo a test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ )....	88
Cuadro 3.8 Correlaciones entre las variables respuesta de los datos de los tratamientos y las variables explicatorias en los dos ejes principales del ACP.....	104
Cuadro 3.9 Correlaciones entre las variables explicatorias de los datos de los tratamientos y las variables respuesta en los dos ejes principales del ACP. ....	106

## CAPÍTULO 4

Cuadro 4.1 Temperatura media, mínima, máxima y alternancia diaria medida sobre la superficie del suelo en los distintos tratamientos en las campañas a) 2009-10 y b) 2010-11: con cultivo y rastrojo de soja (CCrs), rastrojo de maíz (CCrm), sin rastrojo (CCsr), y media sombra (CCms). Sin cultivo y con rastrojo de soja (SCrs), rastrojo de maíz (SCrm) sin rastrojo (SCsr) y media sombra (SCms). Letras diferentes entre filas de la misma columna en cada una de las campañas indican diferencias significativas según la prueba de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ). ..... 128

## APÉNDICE

### CAPÍTULO 2

Cuadro Apéndice 2.1 Resumen del análisis de varianza (ANOVA) de la germinación de semillas de *Digitaria sanguinalis* a diferentes temperaturas de almacenaje (TEA), tiempo de almacenaje (TIA), temperaturas alternadas (TALT) y con luz u oscuridad (L). ..... 162

Cuadro Apéndice 2.2 Resumen del análisis de varianza (ANOVA) de la germinación de semillas de *Digitaria sanguinalis* a diferentes temperaturas de almacenaje (TEA), tiempo de almacenaje (TIA) y temperaturas alternadas (TALT)..... 162

Cuadro Apéndice 2.3 Resumen del análisis de varianza (ANOVA) de la germinación de semillas de *Digitaria sanguinalis* a diferentes tiempos de almacenaje (TIA) y tratamientos de luz (LUZ)..... 163

Cuadro Apéndice 2.4 Resumen del análisis de varianza (ANOVA) de la germinación de semillas de *Digitaria sanguinalis* a diferentes concentraciones de  $H_2O_2$  (CONC) y tiempos de inmersión (T). ..... 163

### CAPÍTULO 3

Cuadro Apéndice 3.1 Resumen del análisis de varianza (ANOVA) de la biomasa aérea de *Digitaria sanguinalis* en dos campañas (CAMP) y con o sin cultivo (CULT). (b) Análisis de la interacción (Factor CAMP dentro de cada nivel de CULT), CAMP1: Campaña 2008-09, CAMP2: Campaña 2010-11. (c) Análisis de la interacción (Factor CULT dentro de cada nivel de CAMP), CULT1: Grupo Madurez III, CULT2: Grupo Madurez IV y CULT3: Sin Cultivo. .... 163

Cuadro Apéndice 3.2 Resumen del análisis de varianza (ANOVA) de la biomasa aérea de *Digitaria sanguinalis* en dos campañas agrícolas (CAMP), diferentes grupo de madurez de las plantas vecinas de soja (GM) y distinta distancia entre surcos (DES) de dichas plantas. .... 164

Cuadro Apéndice 3.3 Resumen del análisis de varianza (ANOVA) de los vástagos totales por planta de *Digitaria sanguinalis* en dos campañas agrícolas (CAMP) y con o sin cultivo (CULT). .... 164

Cuadro Apéndice 3.4 Resumen del análisis de varianza (ANOVA) de los vástagos totales por planta de *Digitaria sanguinalis* en dos campañas agrícolas (CAMP), diferentes

grupo de madurez de las plantas vecinas de soja (GM) y distinta distancia entre surcos (DES) de dichas plantas.....	164
Cuadro Apéndice 3.5 Resumen del análisis de varianza (ANOVA) de la relación entre los vástagos totales por planta y los vástagos reproductivos por planta de <i>Digitaria sanguinalis</i> en dos campañas agrícolas (CAMP) y con o sin cultivo (CULT).....	164
Cuadro Apéndice 3.6 Resumen de los análisis de varianza (ANOVA) de la relación entre (a) la biomasa aérea y (b) vástagos por planta de <i>Digitaria sanguinalis</i> en dos campañas agrícolas (CAMP), con o sin cultivo (CULT) y fertilidad (FERT).....	165
Cuadro Apéndice 3.7 Resumen de los análisis de varianza (ANOVA) de la fecundidad de las plantas de <i>Digitaria sanguinalis</i> , medida como producción de semillas por planta, en dos campañas agrícolas (CAMP) y (a) con o sin cultivo (CULT) y (b) con alta, baja fertilidad o con separación subterránea de las raíces (FERT). .....	165
<b>CAPÍTULO 4</b>	
Cuadro Apéndice 4.1 Resumen del (a) análisis de varianza (ANOVA) de la cantidad de semillas dormidas de <i>D. sanguinalis</i> bajo distintos tipos de coberturas (COB) y tiempo de permanencia en el suelo (Ti) para el año 2009. (b) Análisis de la interacción (Factor Ti dentro de cada nivel de COB), Ti1: 1 mes, Ti2: 5 meses y Ti3: 9 meses. (c) Análisis de la interacción (Factor COB dentro de cada nivel de Ti), COB1: Rastrojo de maíz, COB2: Rastrojo de soja y COB3: Sin rastrojo. ....	172
Cuadro Apéndice 4.2 Resumen del (a) análisis de varianza (ANOVA) de la cantidad de semillas despiertas de <i>D. sanguinalis</i> bajo distintos tipos de coberturas (COB) y tiempo de permanencia en el suelo (Ti) para el año 2009. (b) Análisis de la interacción (Factor Ti dentro de cada nivel de COB), Ti1: 1 mes y Ti2: 5 meses. (c) Análisis de la interacción (Factor COB dentro de cada nivel de Ti), COB1: Rastrojo de maíz, COB2: Rastrojo de soja y COB3: Sin rastrojo.....	172
Cuadro Apéndice 4.3 Resumen del (a) análisis de varianza (ANOVA) de la cantidad de semillas germinadas o muertas de <i>D. sanguinalis</i> bajo distintos tipos de coberturas (COB) y tiempo de permanencia en el suelo (Ti) para el año 2009. (b) Análisis de la interacción (Factor Ti dentro de cada nivel de COB), Ti1: 5 meses y Ti2: 9 meses. (c) Análisis de la interacción (Factor COB dentro de cada nivel de Ti), COB1: Rastrojo de maíz, COB2: Rastrojo de soja y COB3: Sin rastrojo. ....	173
Cuadro Apéndice 4.4 Resumen del (a) análisis de varianza (ANOVA) de la cantidad de semillas de <i>D. sanguinalis</i> (a) germinadas o muertas, (b) dormidas y (c) despiertas, en el año 2010, bajo distintos tipos de coberturas (COB) y tiempo de permanencia en el suelo (Ti) para el año 2010. ....	173

Cuadro Apéndice 4.5 Resumen del análisis de varianza (ANOVA) del porcentaje de plántulas de <i>Digitaria sanguinalis</i> emergidas, bajo distintos tipos de coberturas (COB) y con la presencia o no de un cultivo de soja en la superficie (CULT) para (a) la campaña 2009-10 y (b) la campaña 2010-11. (c) Análisis de la interacción (Factor CULT dentro de cada nivel de COB), COB1: Rastrojo de maíz, COB2: Rastrojo de soja, COB3: Media sombra y COB4: Sin rastrojo. (d) Análisis de la interacción (Factor COB dentro de cada nivel de CULT), CULT1: Con cultivo, CULT2: Sin cultivo. ....	174
--	-----

## Índice de Figuras

### CAPÍTULO 1

Figura 1.1 Representación esquemática del ciclo de vida de *D. sanguinalis* en un lote de soja. Adaptado de Oreja y de la Fuente (2005)..... 35

Figura 1.2 Representación esquemática de los efectos que ejerce un cultivo de soja sobre una planta de *D. sanguinalis* a diferentes alturas del canopeo. (LAz: luz azul, R-RL: relación Rojo - Rojo lejano, T°: temperatura). ..... 41

Figura 1.3 Absorción, reflexión y transmisión de una típica hoja de soja. I/Io: Relación entre la radiación absorbida, reflejada y transmitida a intervalos de 50 nm y la radiación incidente para las mismas longitudes de onda (Adaptado de Karsperbauer 1987). ..... 42

Figura 1.4 Representación esquemática de los factores que actúan luego de la dispersión, en la salida de la dormición, terminación de la dormición y la germinación-emergencia sobre las semillas de *D. sanguinalis*. ..... 44

### CAPÍTULO 2

Figura 2.1 Fotos de: a) espiguilla completa, vista de frente y detrás, b) cariopse encerrado dentro de la lemma y la palea, c) cariopse sin la lemma, cubierto parcialmente por la palea, visto de (1) detrás y (2) de frente y d) cariopse desnudo. (gs: gluma superior, gi: gluma inferior, le: lemma de la flor estéril, l: lemma, p: palea, e: embrión, end: endosperma). ..... 57

Figura 2.2 Germinación de semillas de *D. sanguinalis* (%) sometidas a diferentes temperaturas de almacenaje (5°C, 20°C, 30°C y sin almacenaje) y luego incubadas a distintas temperaturas alternadas, 10/20°C, 15/25°C y 20/30°C (8/16hs) con luz u oscuridad. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ). ..... 62

Figura 2.3 Germinación de semillas de *D. sanguinalis* (%) durante tres periodos de almacenaje (14, 21 y 28 días), (a) incubadas con luz o en oscuridad y (b) para tres temperaturas de almacenaje (5°C, 20°C y 30°C). Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ). ..... 63

Figura 2.4 Germinación de semillas de *D. sanguinalis* (%) incubadas a distintas temperaturas alternadas, 10/20°C, 15/25°C y 20/30°C (8/16hs) y sometidas a diferentes temperaturas de almacenaje en húmedo (10°C y 25°C). Los valores son las medias y las líneas verticales denotan el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ). ..... 64

Figura 2.5 Germinación de semillas de *D. sanguinalis* (%) incubadas a distintas temperaturas constantes, 12°C, 15°C, 20°C, 25°C, 30°C y temperaturas alternadas de 20/30°C (8/16hs) con luz. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ )... 64

Figura 2.6 Germinación de semillas de *D. sanguinalis* (%) expuestas a diferentes regímenes de luz, oscuridad (OSC), 60 min de luz roja (R), 30 min de luz rojo lejano (30RL), y un ciclo de 60 min de luz roja/30 minutos de oscuridad/60 minutos de luz rojo lejano (R-RL) con tres duraciones de almacenaje en húmedo a 5°C, 0, 15 y 30 días. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ )..... 65

Figura 2.7 Germinación de semillas de *D. sanguinalis* (%) expuestas a diferentes regímenes de luz, oscuridad (OSC), 60 min de luz roja (R), 30 min de luz rojo lejano (30RL), 60 min de luz rojo lejano (60RL), 120 min de rojo lejano (120RL), un ciclo de 60 min de luz roja/30 minutos de oscuridad/60 minutos de luz rojo lejano (R-RL) a dos temperaturas de germinación (a) 25°C constantes y (b) temperaturas alternadas de 20/30°C (8/16hs) con luz. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. .... 66

Figura 2.8 Germinación de semillas de *D. sanguinalis* (%) incubadas a 20/30°C (8/16hs) con luz, (a) con espiguilla completa (Esp), cariopse desvestido con las cubiertas al lado (Car + cub), cariopse desvestido (Car) y espiguillas con un almacenaje a 5°C previo (Esp + 5°C) y (b) con espiguilla completa (Esp), cariopse desvestido (Car), cariopse sin las glumas (s/gl), cariopse sin la lemma (s/lmm), cariopse desvestido incubado con extracto de glumas (c/ext), espiguillas punzadas (Punz) y embebidas con fluridone al 5µM (Fl (5M)) y al 50µM (Fl (50M)). Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ). .... 68

Figura 2. 9 Germinación de semillas de *D. sanguinalis* (%) sumergidas en distintas concentraciones molares de agua oxigenada, 0M, 0,5M, 1M, 1,5M y 2,6M durante 2, 4 y 6 horas. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ). .... 69

### CAPÍTULO 3

Figura 3.1 (a) Datos de precipitaciones mensuales (mm) y (b) radiación incidente mensual ( $Mj/m^2$  día) registradas durante los meses en que hubo experimentos en el campo en las tres campañas agrícolas 2008-09, 2009-10, 2010-11 y 2011-12. Letras distintas indican diferencias significativas entre campañas para un mismo mes. A los puntos superpuestos les corresponde la misma letra. .... 78

Figura 3.2 Diagrama de los tratamientos realizados en el experimento 4, cada uno de ellos constaba de 3 repeticiones asignadas aleatoriamente. .... 82

- Figura 3.3 Diagrama esquemático describiendo los tratamientos realizados en el experimento 5..... 83
- Figura 3.4 Radiación interceptada debajo del canopeo con relación a la radiación incidente sobre el canopeo expresada en porcentaje (%) para las tres campañas agrícolas (a) 2008-09, (b) 2009-2010 y (c) 2010-11 para los tratamientos grupos de madurez (GM) GM III (■), GMIV (●), con gaps (▲), distancia entre surcos (DES) ancha (símbolos y líneas llenos) y angosta (símbolos vacíos y líneas punteadas). 89
- Figura 3.5 Relación Rojo-Rojo Lejano para las tres campañas agrícolas (a) 2008-09, (b) 2009-10 y (c) 2010-11 para los tratamientos grupos de madurez (GM) GM III (■), GMIV (●), con gaps (▲), distancia entre surcos (DES) ancha (símbolos y líneas llenos) y angosta (símbolos vacíos y líneas punteadas) y sobre el canopeo (◆). .... 91
- Figura 3.6 Altura media de plantas de *D. sanguinalis* en el estado R6 del cultivo en las campañas agrícolas (a) 2008-09 y (b) 2009-10 para los distintos tratamientos. Letras distintas entre columnas significan diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ). Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. .... 92
- Figura 3.7 (a) Biomasa aérea (g/planta) de plantas de *D. sanguinalis* medida a cosecha en las campañas 2008-09 y 2010-11 para los tratamientos con cultivo (GMIV y GMIII), sembrados a una distancia entre surcos de 0,45m en 2008-09 y de 0,52m en 2010-11, y sin cultivo de soja. (b) Biomasa aérea (g/planta) para las campañas 2008-09 y 2010-11 de plantas provenientes de los tratamientos de grupo de madurez (GM) y distancia entre surcos (DES). Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra indican que no hay diferencias significativas, de acuerdo a test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ )..... 93
- Figura 3.8 (a) Vástagos por planta medidos a cosecha en las campañas agrícolas 2008-09 y 2010-11 juntas para los tratamientos con cultivo de soja (GMIV y GMIII), sembrados a una distancia entre surcos ancha y sin cultivo de soja y (b) Vástagos por planta medidos a cosecha en las campañas agrícolas 2008-09 y 2010-11. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ )..... 94
- Figura 3.9 Proporción de vástagos reproductivos con respecto a los vástagos totales por planta medidos a cosecha en las campañas agrícolas 2008-09 y 2010-11 para los tratamientos con cultivo de soja (GMIV y GMIII) sembrados a una distancia entre surcos ancha y sin cultivo de soja. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ )..... 94
- Figura 3.10 Relación entre la fecundidad de las plantas y la biomasa aérea producida de *D. sanguinalis* para las campañas agrícolas (a) 2009-10 y (b) 2010-11 para los diferentes tratamientos. .... 95

- Figura 3.11 Semillas germinadas (%), cosechadas en distintas fechas de dispersión provenientes de plantas que crecieron durante las campañas agrícolas (a y b) 2008-09, (c y d) 2009-10 y (e y f) 2010-11. Creciendo sin (a, c y e) o con (b, d y f) cultivo. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ). ..... 96
- Figura 3.12 Semillas germinadas (%) cosechadas en el momento de dispersión natural en las distintas campañas, 2008-09, 2009-10 y 2010-11 provenientes de plantas que crecieron con o sin cultivo de soja. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con un asterisco significa que hay diferencias significativas entre ellas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ). ..... 97
- Figura 3.13 Regresión lineal entre la temperatura medida bajo sol pleno y bajo una media sombra que intercepta el 80% de la radiación. .... 98
- Figura 3.14 Semillas germinadas (%) de *D. sanguinalis* procedentes de los tratamientos con el 100% de radiación incidente (100% Rinc), 50% de radiación incidente y panojas por encima (50% Rinc Sobre MS) y por debajo de la media sombra (50% Rinc Bajo MS) y 20% de radiación incidente y panojas por encima (20% Rinc Sobre MS) y por debajo de la media sombra (20% Rinc Bajo MS). Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ). ..... 98
- Figura 3.15 (a, c y e) Biomasa aérea por planta (g/planta) y (b, d y f) vástagos por planta según (a y b) las campañas 2011 y 2012, (c y d) con o sin soja y (e y f) alta fertilidad, baja fertilidad y con separación subterránea de las raíces. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ). ..... 100
- Figura 3.16 Fecundidad de plantas de *D. sanguinalis* según (a) las campañas 2011 y 2012, (b) plantas creciendo solas o con cultivo y (c) con alta o baja fertilidad o con separación subterránea de las raíces. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ). ..... 101
- Figura 3.17 Semillas germinadas (%) de *D. sanguinalis* según (a) plantas de las campañas 2011 y 2012, plantas creciendo solas o con soja y con alta o baja fertilidad o con separación subterránea de las raíces en la campaña (b) 2011 y (c) 2012. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ). ..... 102
- Figura 3.18 Semillas germinadas (%) de *D. sanguinalis* recolectadas en las campañas (a) 2011 y (b) 2012 de plantas creciendo con el cultivo siempre (CC), desde los 32 días de emergidas (CC32), y desde los 52 días de emergidas (CC52); y de plantas creciendo sin el cultivo siempre (SC), desde los 32 días de emergidas (SC32) y desde los 52 días de emergidas (SC52). Columnas con la misma letra significa que

- no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ). ..... 103
- Figura 3.19 Diagrama del ordenamiento en los dos ejes principales del ACP de las variables ambientales medidas en los tratamientos. Los símbolos ● representan los tratamientos (códigos: primer número es la campaña, (1:2008-09, 2:2009-10 y 3:2010-11), último número: distancia entre surcos), las letras en negrita representan las variables ambientales (códigos: R.INC. Radiación incidente sobre la maleza, R-RL: relación Rojo-Rojo lejano, Temp Med, Mín, Máx y Alt: temperatura media, mínima, máxima y alternada respectivamente y R3, R4, R5, R6 y R7: estadios del cultivo de soja) y los vectores representan las variables numéricas explicatorias.105
- Figura 3.20 Resumen de los principales efectos de los factores ambientales modificados por el cultivo de soja sobre las distintas variables de *D. sanguinalis*. ..... 114
- CAPÍTULO 4**
- Figura 4.1 Precipitaciones diarias (mm) durante los meses en los que hubo semillas en el campo para los ciclos (a) 2009-10 y (b) 2010-11. .... 119
- Figura 4.2 Precipitaciones diarias (mm) desde que se colocaron las semillas en el campo hasta que cesó la emergencia de plántulas para los años (a) 2011 y (b) 2012..... 121
- Figura 4.3 Proporción de semillas dormidas, despiertas y germinadas o muertas de *D. sanguinalis* (%) en el banco de semillas del suelo luego de permanecer 1, 5 y 9 meses sobre el suelo (Ti) y bajo distintos tipos de coberturas (COB), rastrojo de maíz (rm), soja (rs) y sin rastrojo (sr) en el año 2009. Las barras son las medias. Barras con la misma letra, para la misma categoría (dormidas, despiertas y germinadas o muertas) y mismo tiempo de permanencia en el suelo, indican que no hay diferencias significativas de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ). 123
- Figura 4.4 Proporción de semillas dormidas, despiertas y germinadas o muertas de *D. sanguinalis* (%) en el banco de semillas del suelo luego de permanecer 1, 3, 5, 7 y 9 meses en el suelo, en el año 2010. Las barras son las medias. Barras con la misma letra, para la misma categoría (dormidas, despiertas y germinadas o muertas) indican que no hay diferencias significativas de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ). ..... 124
- Figura 4.5 Temperatura media diaria desde junio a principios de noviembre del año 2009 medida sobre la superficie del suelo en los tratamientos sin rastrojo, rastrojo de soja y rastrojo de maíz..... 124
- Figura 4.6 Humedad relativa media diaria desde principios de junio a mediados de agosto del año 2009 medida sobre la superficie del suelo en los tratamientos sin rastrojo, rastrojo de soja y rastrojo de maíz. .... 125
- Figura 4.7 Plántulas emergidas de *D. sanguinalis* (%) bajo distintos tipos de coberturas (COB), (rastrojo de maíz, rm; soja, rs; media sombra, ms y sin rastrojo, sr) y con (CC) o sin (SC) cultivo de soja (CULT) en las campañas (a) 2009-10 y (b) 2010-11. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media.

- Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ )..... 126
- Figura 4.8 Plántulas emergidas (%) en función de los días desde la siembra (DDS) de las semillas de *Digitaria sanguinalis* para las campañas (a) 2009-10 y (b) 2010-11 para los tratamientos con cultivo (CC) y sin cultivo (SC) y los diferentes tipos de cobertura, rastrojo de maíz (rm), rastrojo de soja (rs), media sombra (ms) y sin rastrojo (sr). Las flechas indican el momento de la siembra de las semillas en las bandejas..... 127
- Figura 4.9 Plántulas emergidas (%) de *Digitaria sanguinalis* en función de la alternancia de temperatura, en los tratamientos sin cultivo (símbolos abiertos), con cultivo (símbolos cerrados) con cuatro tipo de coberturas (rastrojo de maíz ▲, rastrojo de soja ■, con media sombra ◆ y sin rastrojo ●) y en las campañas 2009-10 (símbolos negros) y 2010-11 (símbolos grises)..... 128
- Figura 4.10 Valores de humedad relativa (Hum) (%) (a,b) promedio (prom), (c,d) máxima (máx) y (e,f) mínima (mín), medida sobre la superficie del suelo en los distintos tratamientos en las campañas 2009-10 (a,c,e) y 2010-11 (b, d, f): con cultivo y media sombra (CCms), sin cultivo y media sombra (SCms), sin rastrojo (SCsr) y con rastrojo de maíz (SCrm). Letras diferentes indican diferencias significativas según la prueba de medias de Tukey ( $p < 0,05$ )..... 129
- Figura 4.11 Relación Rojo-Rojo Lejano medida bajo el canopeo para las dos campañas, 2009-10 (09-10) y 2010-11 (10-11) con cultivo (CC) y sin cultivo (SC)..... 130
- Figura 4.12 Plántulas de *Digitaria sanguinalis* emergidas en el año (a y b) 2011 y en el año (c y d) 2012, a partir de semillas con (a y c) alto y bajo nivel de dormición al momento de la dispersión y (b y d) bajo distintos tipos de cobertura, rastrojo de maíz (rm), rastrojo de soja (rs) y sin rastrojo (sr) para los distintos momentos de evaluación de plántulas emergidas. Las líneas verticales en cada símbolo indican el error estándar de la media. Símbolos dentro de cada fecha con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ). ..... 130
- Figura 4.13 Temperatura diaria (a) promedio, (b) mínima, (c) máxima y (d) alternada para los meses de junio, julio, agosto, septiembre y octubre de los años 2011 y 2012, medida sobre la superficie del suelo, en promedio para los tres tratamientos de cobertura. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con un asterisco (\*) significa que hay diferencias significativas entre años para cada mes, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ )..... 131
- Figura 4.14 Curvas de extinción de luz, medidas como Iluminación Relativa (IR), para distintas cantidades y distintos tipos de broza sobre la superficie del suelo. Adaptado de Facelli J.M. y Pickett (1991b). ..... 135

## APÉNDICE

### CAPÍTULO 3

- Figura Apéndice 3.1 Marcha de la temperatura medida durante la campaña 2008-09 y valores de temperatura media, máxima media y mínima sobre y bajo el canopeo en los tratamientos a) GMIII a 0,15m y a 0,45m, b) GMIV a 0,15m y 0,45m..... 166
- Figura Apéndice 3.2 Marcha de la temperatura durante la campaña 2009-10 y valores de temperatura media, máxima media y mínima medida sobre y bajo del canopeo en los tratamientos a) GMIII a 0,175m, GMIII a 0,175m con gap y 0,52m con gap, b) GMIV a 0,175m y 0,52m..... 167
- Figura Apéndice 3.3 Marcha de la temperatura medida durante la campaña 2010-11 y valores de la temperatura media, máxima media y mínima sobre el canopeo y bajo el canopeo en los tratamientos a) GMIII a 0,175m y a 0,52m, b) GMIV a 0,175m y 0,52m y c) GMIII a 0,175m y a 0,52m con gaps. .... 168
- Figura Apéndice 3.4 Alternancia de temperaturas medidas en los distintos tratamientos en las campañas (a) 2008-09, (b) 2009-10 y (c) 2010-11. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey, con un nivel de significancia de  $p < 0,05$ . .... 169
- Figura Apéndice 3.5 Marcha de la humedad relativa medida durante la campaña 2009-10 y valores de la humedad promedio y mínima sobre y bajo el canopeo en los tratamientos a) GMIII a 0,175m, GMIII a 0,175m con gap y 0,52m con gap, b) GMIV a 0,175m y 0,52m..... 170
- Figura Apéndice 3.6 Marcha de la humedad relativa medida durante la campaña 2010-11 y valores de la humedad promedio y mínima sobre y bajo el canopeo en los tratamientos a) GMIII a 0,175m, a 0,52m y sobre el canopeo, b) GMIV a 0,175m y 0,52m y c) GMIII a 0,175m y a 0,52m con gaps. .... 171

## Abreviaturas

<u>Abreviatura</u>	<u>Significado</u>
30RL	Tratamiento con 30 minutos de luz rojo lejano
60RL	Tratamiento con 60 minutos de luz rojo lejano
120RL	Tratamiento con 120 minutos de luz rojo lejano
ACP	Análisis de componentes principales
CAMP	Campaña
Car	Cariopse desvestido
Car + Cub	Cariopse desvestido con las cubiertas al lado
CC	Con cultivo
COB	Tratamiento cobertura del suelo
CONC	Concentración de peróxido de hidrógeno (H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> )
CULT	Cultivo
c/ext	Cariopse desvestido incubado con extractos de glumas
DDE	Días desde la emergencia del cultivo
D.E.	Desvío estándar
DES	Distancia entre surcos
Esp	Espiguilla completa
Esp + 5°C	Espiguillas con un pre-tratamiento de 5°C
FERT	Fertilidad
Fl	Tratamiento con fluridone
GAP	Faltante de plantas del cultivo
GM	Grupo de madurez
i.a.	Ingrediente activo
L	Luz
MS	Media sombra
OSC	Tratamiento con oscuridad
Punz	Espiguillas punzadas
R	Tratamiento con 60 minutos de luz roja
R3	Cultivo en estado de comienzo de fructificación
R4	Cultivo en estado de plena fructificación
R5	Cultivo en estado de comienzo de llenado de granos
R6	Cultivo en estado de máximo tamaño de la semilla
R7	Cultivo en estado de comienzo de madurez
R8	Cultivo en estado de plena madurez
RI	Radiación Interceptada
Rinc	Radiación Incidente
rm	Rastrojo de maíz
rs	Rastrojo de soja
R-RL	Relación rojo-rojo lejano
SC	Sin cultivo
sr	sin rastrojo
s/gl	Cariopse sin las glumas
s/lmm	Cariopse sin la lemma
T	Tiempo de inmersión en H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>
TALT	Temperaturas alternadas
tb	Temperatura base

Temp. Alt Media	Temperatura alternada media diaria
Temp. Máx Media	Temperatura máxima media diaria
Temp. Media	Temperatura media diaria
Temp. Mín Media	Temperatura mínima media diaria
TEA	Temperaturas de almacenaje
Ti	Tratamiento tiempo de permanencia en el suelo
TIA	Tiempo de almacenaje
Vc	Cultivo en estado cotiledonar

## Resumen

El éxito de *Digitaria sanguinalis* en los cultivos estivales de la Argentina se debe en gran medida al establecimiento de varias cohortes a lo largo del ciclo del cultivo, lo que le permite escapar a los controles químicos. El establecimiento de las plántulas depende de factores ambientales pre-dispersión (competitivos y no competitivos), a través de los efectos maternos, y post-dispersión (no competitivos). A su vez, los efectos pre-dispersión competitivos también afectan la fecundidad de las plantas. Por lo tanto, comprender los efectos de las interacciones dentro del sistema cultivo-maleza sería de utilidad para diseñar estrategias de manejo más efectivas de la maleza. Este trabajo tuvo como objetivo general i) determinar los efectos pre-dispersión que genera el cultivo de soja sobre el crecimiento, la estructura, la fecundidad y la dormición de semillas de biotipos locales de *D. sanguinalis*, y ii) los efectos post-dispersión que genera el ambiente en el que se encuentran las semillas condicionando el establecimiento de las plántulas en la campaña siguiente. Para cumplir con estos objetivos se realizaron experimentos i) en cámara evaluando los efectos de la temperatura, luz y humedad y el rol de las cubiertas en la imposición de la dormición, ii) en parcelas a campo combinando la presencia del cultivo con distintas distancias entre surcos, los grupos de madurez y los “gaps”, iii) en macetas a campo evaluando los efectos del sombreado, la fertilidad edáfica y la luz roja y azul y iv) en parcelas a campo combinando la cobertura del suelo (rastrajo), el tiempo de permanencia de las semillas en el suelo, la presencia del cultivo de soja y el nivel de dormición de las semillas al momento de su dispersión. Temperaturas frescas (5°C a 20°C) y humedad, seguidas de temperaturas alternadas (20/30°C) con luz fueron las mejores condiciones para la salida y la terminación de la dormición de las semillas, respectivamente. Dicha dormición está determinada por las cubiertas de las semillas, principalmente por la lemma y, aparentemente por el efecto de inhibidores presentes en ella. El cultivo de soja modificó el ambiente en el que crecen las plantas de la maleza al alterar la radiación incidente, la relación R-RL, la temperatura y la humedad relativa reduciendo la biomasa, la altura, el número de vástagos, la fecundidad de las plantas y el nivel de dormición de las semillas de *D. sanguinalis*. El nivel de dormición fue afectado por la temperatura máxima, la alternancia de temperatura y la radiación incidente en estadios reproductivos de la maleza, en cambio la fertilidad edáfica, la luz azul y rojo lejano no tuvieron ningún efecto. Por otra parte, el rastrajo de soja o de maíz, no modificó la salida de la dormición pero retrasó la terminación de la misma por la disminución en la alternancia de las temperaturas, retrasando la germinación y la emergencia de la maleza en la campaña siguiente. Semillas con distinto nivel de dormición en el momento de dispersión, tuvieron distintos valores de emergencia en la campaña siguiente cuando la temperatura no fue lo suficientemente baja como para reducir los niveles de dormición de toda la población. La presencia de un cultivo de soja junto con la presencia de rastrajo de soja o maíz, redujeron la emergencia de las plántulas a campo debido, en parte, al efecto de la menor alternancia de temperaturas. Los resultados de esta tesis permiten determinar cómo la estructura del cultivo de soja modifica el establecimiento de plántulas de *D. sanguinalis* en la campaña siguiente, a través de su efecto sobre el ambiente pre y post-dispersión, afectando la salida y la terminación de la dormición y por lo tanto la emergencia de la maleza.

Palabras clave: *Digitaria sanguinalis*, pasto cuaresma, temperatura, luz, fertilidad, rastrajo, dormición.

## Abstract

The success of *Digitaria sanguinalis* on summer crops in Argentina is due, in part, to the establishment of several cohorts along the crop cycle, which allow the escape to the chemical controls. The establishment of seedlings depends of post (non competitive) and pre-dispersion (competitive and non competitive) environmental factors. At the same time, the competitive pre-dispersion factors also affect the fecundity of plants. Therefore, understanding the effects of the interactions in the system would be useful to design more effective management strategies. The main objectives were i) to establish the pre-dispersion effects that produces the soybean crop on growth, plant structure, fecundity and seed dormancy of local biotypes of *D. sanguinalis* and ii) to establish the post-dispersion effects that soil cover (stubble) produces in the seed environment of the soil, defining the establishment of seedlings in the next season. To reach these objectives several experiments were performed in i) growth chambers evaluating the effects of temperature, light and moisture and the role of seed covering on dormancy; ii) field plots combining crop presence, interrow distance, maturity group and gaps; iii) pots in the field evaluating shading effect, soil fertility, blue and far red light and iv) field plots combining soil cover, period of permanency of the seeds in the soil, crop presence and level of dormancy at dispersion moment. Fresh temperatures (5 to 20 °C) and moist followed by alternating temperatures (20/30°C) with light, were the best conditions to release and terminate dormancy, respectively. Seed dormancy is determined, mainly by the lemma and, apparently by the presence of inhibitors present on seed covers. Soybean crop modified the environment where weed plants grow by changing incident radiation, R-FR ratio, temperature and relative humidity; reducing plant biomass, height, tiller number, fecundity and dormancy level of *D. sanguinalis* seeds. Dormancy level was modified, during reproductive stages of the weed, by maximum temperatures, alternating temperatures and incident radiation. On the other hand, soil fertility, blue light and far-red light have no effect on this attribute. Soybean or maize stubble did not modify the dormancy release but delayed the dormancy termination by reducing the alternating temperatures, delaying the germination and emergency of seedlings in the next season. Seeds with different dormancy level at the moment of dispersion, had different emergence values during the next season when temperature was not enough low to reduce the population dormancy levels. The presence of soybean crop with soybean or maize stubble reduced the seedling emergence in the field due, in part, to lower alternating temperatures. The results of this thesis show how the soybean crop structure modifies the seedling establishment in the next season, through the effect on pre and post dispersion environment and, thus, affecting the weed dormancy release and termination.

Keywords: *Digitaria sanguinalis*, crabgrass, temperature, light, fertility, stubble, dormancy.



## CAPÍTULO 1

### Introducción General



## 1.1 Introducción

A pesar de la eficacia del control de malezas en el cultivo de soja, *D. sanguinalis* es una de las pocas malezas que mantuvo e incluso aumentó su constancia (alrededor de un 90%) en el área pampeana (Tuesca et al. 2001; Puricelli y Tuesca 2005; de la Fuente et al. 2006; Scursoni y Satorre 2010). Es posible que el ambiente asociado al cultivo de soja en esta zona, que se caracteriza por el uso de variedades de ciclo corto, resistentes a glifosato y por la siembra directa (sin remoción del suelo y con rastrojo en superficie) a escasa distancia entre hileras, permita el establecimiento exitoso de esta maleza (Mohler y Calloway 1995; Nisensohn et al. 1997; Zanin et al. 1997; Davis et al. 2005; Puricelli y Tuesca 2005).

Estudios demográficos realizados en lotes de soja del área pampeana manejados con siembra directa (Scursoni y Gastaldi 1997; Oreja y de la Fuente 2005), permitieron identificar los procesos demográficos involucrados en la regulación del crecimiento poblacional en distintas condiciones de manejo. Según estos estudios, el éxito de *D. sanguinalis* se debe, al menos en parte, a la gran producción de semillas y a la extendida emergencia de plántulas en cohortes distribuidas a lo largo de la estación de crecimiento del cultivo. Estos son algunos de los procesos que, generalmente, aseguran el éxito de las malezas (Sutherland 2004). En malezas como *D. sanguinalis*, que pueden extender el flujo de emergencia a lo largo del ciclo del cultivo, las primeras y las últimas cohortes son a menudo, las que más contribuyen a la competencia y al retorno de semillas al suelo, respectivamente (Forcella et al. 2000). En estudios previos realizados en la zona se observó que en *D. sanguinalis* las primeras cohortes que ocurrían durante el cultivo de soja eran las que más contribuían al retorno de semillas al suelo (Oreja y de la Fuente 2005).

El establecimiento de plántulas en distintas cohortes de una población de malezas depende de los procesos de dormición, germinación y crecimiento pre-emergente (Forcella et al. 2000; Grundy 2003). Estos procesos están regulados tanto por factores ambientales post-dispersión (no competitivos), como por factores ambientales pre-dispersión (competitivos y no competitivos), éstos últimos influyen directamente durante el desarrollo de la semilla en la planta madre e indirectamente condicionando la respuesta de las semillas a los factores post-dispersión, los cuales a su vez son modificados por la cobertura del suelo.

Dado que el establecimiento de plántulas es una fase crítica en la dinámica de la población de malezas (Cousens y Mortimer 1995; González-Díaz et al. 2007) y que las plántulas son controladas más fácilmente que las plantas adultas (Radosevich et al. 1997), conocer la influencia del ambiente pre-dispersión y post-dispersión en la dormición, la germinación y la emergencia de las plántulas de *D. sanguinalis*, permitiría predecir el momento de emergencia de la mayor proporción de plántulas. Esto sería útil para ajustar la dosis y optimizar el momento de aplicación de herbicidas (Forcella et al. 1996) para la aplicación de prácticas de manejo integrado de malezas (Grundy 2003; Izquierdo et al. 2009).

A pesar de que el momento de emergencia es importante (Swanton et al. 1999) ya que las malezas que emergen tempranamente en el cultivo son más competitivas que aquellas que lo hacen tardíamente (Swanton et al. 1999), también es importante la extensión del periodo de emergencia (Grundy 2003), ya que permite el escape de una parte de la población a las prácticas de control y aseguran la producción de semillas y el reingreso de las mismas al banco del suelo. Sin embargo, la extensión del período de emergencia es mucho más difícil de predecir que el momento del flujo, debido a que

depende de una combinación de variables tales como la dormición de las semillas, el tamaño del banco de semillas, la profundidad a la que se encuentran en el suelo y la viabilidad de las semillas (Grundy 2003).

La información generada en esta tesis permitiría ajustar las prácticas de manejo de esta maleza considerando el efecto de la estructura del cultivo y el tipo de rastrojo sobre el establecimiento de la maleza (Forcella et al. 1996; Radosevich et al. 1997), minimizando las pérdidas de rendimiento en el cultivo por competencia y manteniendo el tamaño poblacional de la maleza en niveles económica y ecológicamente sustentables.

En los apartados siguientes se presenta un breve resumen del estado actual del conocimiento acerca de las características morfofisiológicas de *Digitaria sanguinalis*, de los procesos de dormición, germinación y crecimiento pre-emergente, luego se presentan los antecedentes acerca de las condiciones pre-dispersión y post-dispersión que afectan dichos procesos. Estos antecedentes generan el marco en el que se inscriben las hipótesis y los objetivos del trabajo.

### 1.1.1 La especie objeto de estudio: *Digitaria sanguinalis*

#### 1.1.1.1 Descripción botánica

*Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. conocida vulgarmente como pasto cuaresma, pata de gallina, pata de gallo, pasto blanco, gramilla, kaapií ahíhi (en guaraní) o simplemente digitaria, es una gramínea anual, de la familia de las *Poáceas*. Esta especie tetraploide  $2n = 36$ , se subdivide en 3 subespecies: subsp. *pectiniformis*; subsp. *aegyptiaca* y subsp. *vulgaris* que a su vez comprenden numerosas variedades. De acuerdo a estudios realizados por Rúgolo de Agrasar (1974) en la Argentina se encuentra sólo la subsp. *vulgaris*. Por otra parte, la misma autora reconoce que la especie posee caracteres tan cambiantes que hace muy difícil su reconocimiento y diferenciación entre las subespecies.

*D. sanguinalis* es una planta de porte semi-erecto con vástagos decumbentes, que forma matas cespitosas, con una altura que oscila entre 40 y 70 cm dependiendo de las condiciones ambientales. Generalmente produce muchos vástagos (macollos) en la base de la planta con capacidad de emitir raíces adventicias en los nudos inferiores. Las láminas de las hojas son anchas, planas y delgadas de 4 a 20 cm de largo y 0,3 a 1,3 cm de ancho; verdes, a veces con coloraciones rojo-violáceas, pubescentes en ambas caras. La nervadura central es blanco-rojiza y los nervios, blanquecinos en los bordes. Posee lígula membranosa, lacerada, de 1 a 3 mm de largo, sin aurículas (Rúgolo de Agrasar 1974).

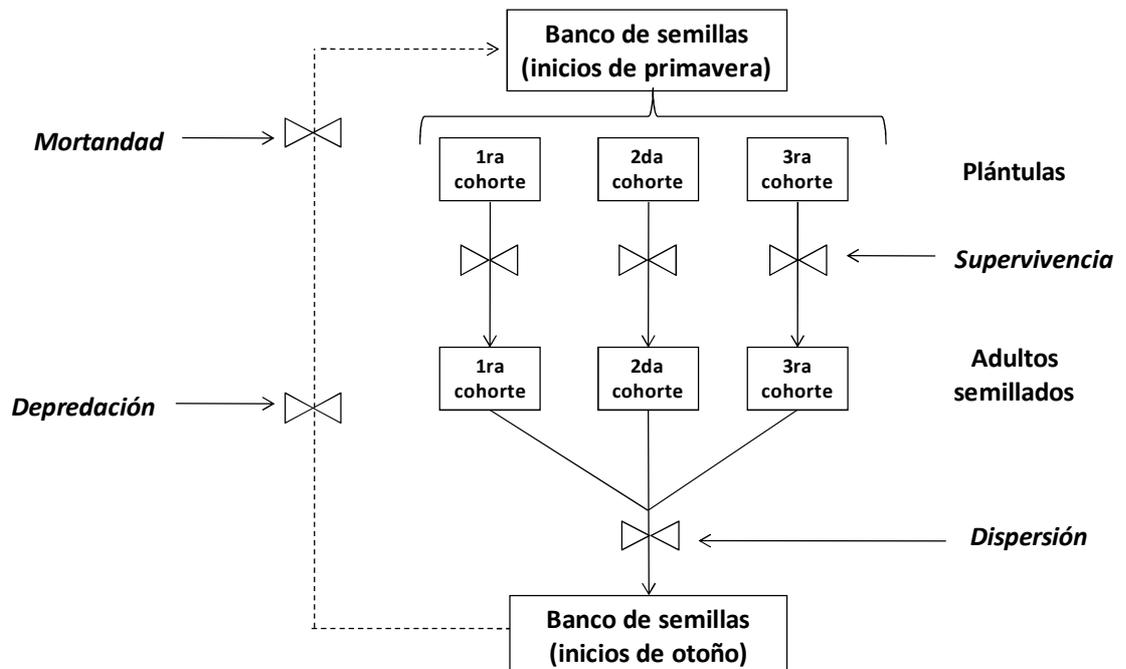
La inflorescencia está compuesta de 2 a 11 racimos unilaterales, de 4 a 15 cm de largo, a menudo con coloraciones violáceas, reunidos en lo alto del tallo formando una inflorescencia subdigitada (panoja), aunque en ocasiones puede estar subdigitada a lo largo del tallo. Las espiguillas pares se sitúan en dos filas a lo largo del raquis, una subsésil y la otra sobre un pedicelo muy corto. Cada espiguilla mide unos 2,5 a 3,5 mm de largo por 1 mm de ancho y consta de 2 flósculos, el inferior estéril y reducido sólo a la lemma y el superior completo y fértil. La semilla es un cariopse oblongo de 1,5 a 2 mm de largo, pardo amarillento (Rúgolo de Agrasar 1974; Cámara-Hernández 2001).

### 1.1.1.2 Origen y distribución

Esta especie a pesar de ser nativa de Europa actualmente se encuentra distribuida en todas las regiones tropicales y templadas del mundo (Simpson 1990; Marzocca 1994), extendiéndose desde los de 50° latitud norte a los 40° de latitud sur. Dentro de esa amplia área es considerada una de las malezas más perjudiciales en los cultivos agrícolas y hortícolas. En la Argentina crece desde Misiones y Formosa hasta el norte de Río Negro y sur de la provincia de Buenos Aires (Rúgolo de Agrasar 1974) y es una de las malezas más frecuentes en los cultivos estivales del país (Mitidieri 1989; de la Fuente et al. 1999; Suárez et al. 2001; Scursoni y Satorre 2010).

### 1.1.1.3 Aspectos de la ecofisiología

*Digitaria sanguinalis* es una especie C4 con un ciclo primavero-estival, que germina a partir de primavera, florece y fructifica en verano y muere con las primeras heladas a mediados de otoño. A pesar de ser una especie anual que se reproduce por semillas, en ciertas regiones sub-tropicales, libres de heladas, puede comportarse como perenne y formar grandes matas (Holm et al. 1991).



**Figura 1.1** Representación esquemática del ciclo de vida de *D. sanguinalis* en un lote de soja. Adaptado de Oreja y de la Fuente (2005).

En estudios demográficos realizados en lotes de soja de primera de la Pampa Ondulada, se determinó que durante el ciclo del cultivo emergen tres cohortes, una a mediados de primavera, la segunda a finales de la primavera y la tercera a principios de verano (Oreja y de la Fuente 2005) (Figura 1.1). Scursoni y Gastaldi (1997) determinaron en lotes de soja de segunda que emergían 3 cohortes de la maleza, las dos primeras a los 30 días posteriores a la siembra y la tercera restante a los 60 días. En Cataluña, España, lotes sin cultivo luego de la cosecha de cebada presentaron tres a cuatro cohortes durante la estación estival, ocurriendo la emergencia de las primeras de primavera a principios de verano (Gallart et al. 2010). Mohler y Callaway (1995) en lotes de maíz bajo siembra directa encontraron 3 cohortes a lo largo del cultivo, las

cuales emergieron en pleno verano, mientras que sin cultivo y sin herbicidas, encontraron 5 cohortes. Cardina et al. (2011) tanto bajo suelo desnudo como bajo césped, determinaron que *D. sanguinalis* emergía a partir de principios de primavera siendo la emergencia más temprana cuando había césped en la superficie.

Esta especie presenta una respuesta fotoperiódica cuantitativa de días cortos, es decir que a medida que los días se van acortando se induce el cambio de estado de vegetativo a reproductivo. Holm et al. (1991) en experimentos realizados en Estados Unidos determinaron que plantas de *D. sanguinalis* expuestas a 14 horas de fotoperiodo permanecían en estado vegetativo y cuando eran expuestas a fotoperíodos de 10 horas comenzaban a florecer.

Una vez que las plantas florecen producen semillas hasta que ocurre la primera helada (Holm et al. 1991). Las primeras cohortes en emerger son las cohortes que aportan la mayoría de las semillas que ingresan al banco de semillas del suelo al final del ciclo de la maleza (Mohler y Callaway 1995; Oreja y de la Fuente 2005; Gallart et al. 2010).

Las semillas, una vez dispersadas de la planta madre, pueden llegar a mayores distancias a través de vectores de dispersión como los animales (Radosevich et al. 1997) o el agua de escorrentía causada por fuertes lluvias o el hombre a través del laboreo y la cosecha. Una vez que las semillas de *D. sanguinalis* llegan al banco de semillas del suelo su persistencia en el mismo depende de la profundidad a la que se encuentran, ya que cuando se ubican en los primeros 5 cm no superan el año de permanencia en el banco (Ghersa y Martínez-Ghersa 2000; Norsworthy 2008). En cambio, cuando se ubican a más de 6 cm hay un porcentaje de semillas que permanece en el suelo más allá del año de dispersión (Egley y Chandler 1978; Burnside et al. 1996; Rahman et al. 2001).

### 1.1.2 Dormición

La dormición es el proceso que impide la germinación de semillas viables aún en condiciones térmicas, hídricas y gaseosas óptimas para la germinación (Vleeshouwers et al. 1995; Finch-Savage y Leubner-Metzger 2006) y constituye un proceso fundamental para la sobrevivencia de una maleza anual en los sistemas agrícolas (Benvenuti y Macchia 2006). El nivel de dormición de las semillas puede variar desde máxima dormición luego de la dispersión de la planta madre, hasta ausencia de dormición (Batlla y Benech-Arnold 2004; Finch-Savage y Leubner-Metzger 2006). Esta variabilidad se da tanto entre distintas poblaciones de la misma especie como dentro de una misma población (Probert 1992; Bradford 2002), o incluso dentro de una misma planta madre, de acuerdo a la posición en la misma (Fenner 1991; Bewley y Black 1994; Gutterman 2000).

El nivel de dormición de una población de semillas determina la amplitud del rango de condiciones ambientales que permiten la germinación. Cuando el nivel de dormición es extremadamente bajo, el rango de temperaturas y potencial agua que estimulan la germinación aumenta hasta un máximo, éste rango es el rango óptimo (Benech-Arnold et al. 2000; Forcella et al. 2000). En cambio, cuando el nivel de dormición es alto el rango de condiciones ambientales que permiten la germinación es cada vez más estrecho (Batlla y Benech-Arnold 2007).

La dormición no es sólo la ausencia de la germinación, sino más bien una característica intrínseca de la semilla que determina las condiciones requeridas para la germinación (Vleeshouwers et al. 1995). Definida de esta manera, cualquier factor

ambiental que altere las condiciones requeridas para germinar está, por definición, alterando la dormición (Finch-Savage y Leubner-Metzger 2006).

Los factores que afectan el nivel de dormición generan cambios en distintas escalas temporales. Algunos factores, como la temperatura y su interacción con el contenido hídrico del suelo, generan cambios estacionales en el nivel de dormición de la población; mientras que otros factores, *i.e.* calidad de luz y temperaturas alternadas, generan respuestas más inmediatas. Estos últimos (luz y temperaturas alternadas) son factores que tienen un rol preponderante bajo condiciones de campo (Batlla y Benech-Arnold 2010) aunque puede haber otros factores como el contenido de nitratos, etileno, dióxido de carbono, entre otros, que también puede afectar la dormición en bancos de semillas (Benech-Arnold et al. 2000). Los primeros factores, relacionados con la sincronización estacional de la germinación de las semillas en el suelo, les permiten a las semillas germinar y emerger en los meses más favorables para su crecimiento y llegar con éxito a la etapa reproductiva, produciendo semillas que reingresarán en el banco y perpetuarán la especie en el sitio (Bewley y Black 1994). Los factores que generan respuestas inmediatas en ambientes propicios para la germinación son considerados terminadores de la dormición ya que desencadenan la germinación. Por ejemplo, el estímulo lumínico (relación rojo - rojo lejano) y la alternancia de temperaturas son señales de la presencia o ausencia de un canopeo y por lo tanto un competidor potencial por recursos (Fenner 1980; Bewley y Black 1994; Batlla et al. 2000) o, en semillas pequeñas con bajo contenido de reservas, la alternancia de temperaturas es una señal de la posición relativa en el perfil del suelo (enterrada o cercana a la superficie del suelo) (Bliss y Smith 1985; Bewley y Black 1994).

Tanto los factores que promueven la salida de la dormición como aquellos que terminan la dormición permiten avanzar en pasos sucesivos hacia la germinación (Finch-Savage y Leubner-Metzger 2006). Cabe aclarar que no todas las especies que poseen dormición requieren de los factores terminadores de la dormición; en ese caso las semillas pasan de encontrarse dormidas a disminuir su nivel de dormición y germinar cuando las condiciones lo permiten (Benech-Arnold et al. 2000).

En general, en especies anuales estivales de clima templado, las temperaturas bajas de otoño e invierno tienden a promover la salida de la dormición mientras que las temperaturas en aumento de primavera y verano tienden a inducir la dormición secundaria. Este patrón ha sido encontrado en varias especies anuales estivales como *Cyperus inflexus* (Baskin y Baskin 1978), *Stellaria faberi* (Taylorson 1970), *Polygonum aviculare* (Kruk y Benech-Arnold 1998), *Setaria glauca*, *Setaria viridilis* y *D. sanguinalis* (Masin et al. 2006).

Si bien está muy documentado que la temperatura es el factor más importante en la regulación de la salida de la dormición en especies de regiones templadas, hay evidencias de que este efecto puede variar en función del contenido hídrico del suelo (Forcella et al. 2000). La humedad del suelo modula el efecto de la temperatura sobre la salida de la dormición y la inducción de la dormición secundaria (Benech-Arnold et al. 2000; Batlla y Benech-Arnold 2004).

En el caso de las semillas que requieren de un estímulo lumínico para germinar, perciben la calidad de luz del ambiente (relación rojo - rojo lejano) a través de fotorreceptores presentes en las mismas, de los cuales los más importantes son los de la familia de los fitocromos (Smith 1995; Ballaré y Casal 2000). Todos los fitocromos poseen dos formas fotoconvertibles, la forma inactiva (Pr), la cual tiene su máxima absorción a los 660 nm del espectro electromagnético (luz roja) y la forma activa (Pfr), la cual tiene su máxima absorción a los 730 nm (luz rojo lejano). El fitocromo se sintetiza en la forma inactiva (Pr) y de acuerdo a la proporción de la forma activa (Pfr-

Pr) en determinado tejido, terminará o no la dormición, dependiendo de la calidad lumínica del ambiente donde se encuentra la semilla (Bewley y Black, 1994; Deregibus et al. 1994; Benech-Arnold et al. 2000; Batlla y Benech-Arnold 2005).

Por otra parte, algunos autores documentaron aumentos en la tasa de germinación a causa de un efecto acumulativo de ciclos de hidratación-deshidratación de la semilla (Baskin y Baskin 1982; Lush et al. 1984; Ren y Tao 2003), generalmente, en especies de zonas áridas o semi-áridas. Batlla y Benech-Arnold (2006) encontraron que, fluctuaciones en el contenido hídrico del suelo en semillas de *Polygonum aviculare* enterradas a temperaturas que determinan la salida de la dormición, pueden modificar la sensibilidad de las semillas a las temperaturas y potenciales agua en los cuales se produce la germinación.

El nivel de dormición de las semillas recién dispersadas varía dentro de una misma población (Probert 1992; Bradford 2002), esto quiere decir que en una población habrá semillas que responderán de distinta manera ante determinada condición ambiental. Este fenómeno que se conoce como polimorfismo o heteroblastia (Bewley y Black 1994), se manifiesta como consecuencia de los efectos maternos y es, en parte, el responsable del comportamiento de la emergencia a campo de una población de semillas de determinada especie (Benech-Arnold y Sánchez 1995).

Por otra parte, en el ambiente edáfico las semillas son expuestas a diversas condiciones de acuerdo al lugar en el que se ubican en el perfil del suelo. De esta manera se modifica el nivel de dormición que tenían al momento de dispersarse y se determina en qué momento germinarán o si permanecerán sin germinar en el banco de semillas del suelo (Allen y Meyer 1998). Por ejemplo, en las especies primavero-estivales, a medida que las semillas van entrando en una estación con temperaturas propicias para la germinación (temperaturas por encima de su temperatura base o mínima) serán capaces de germinar sólo aquellas que vean cubiertos sus requerimientos térmicos e hídricos para haber salido de la dormición. Este primer grupo de semillas que poseen un bajo nivel de dormición y, por lo tanto, responden a un amplio rango de condiciones ambientales, germinará y emergerá dando lugar a la primera cohorte de plántulas. A medida que las condiciones van siendo más propicias para la germinación, distintas porciones de la población de semillas estarán en condiciones de germinar y darán lugar a nuevas cohortes. Esta distribución temporal de la emergencia le permite a la especie multiplicarse y perpetuarse exitosamente (Bewley y Black 1994). A campo, este proceso está generalmente limitado por la humedad edáfica de los primeros centímetros del suelo donde se encuentran las semillas, especialmente en la época estival donde la demanda atmosférica es mayor y los primeros centímetros del suelo se secan más rápido. Esto hace que la aparición de las distintas cohortes esté condicionada además por los eventos de precipitación.

Delouche (1956) determinó que *D. sanguinalis* en particular, requiere principalmente para la salida de la dormición temperaturas bajas constantes de 2-4°C durante 2 meses y en menor medida temperaturas alternadas de 20°/30° y 20°/35° (18/6hs) con luz. Toole y Toole (1941), por su parte, determinaron que el tratamiento más exitoso para promover la salida de la dormición fue 3°C durante 28 días con luz. No hay antecedentes en esta especie de otros factores que tienen incidencia en la terminación de la dormición de semillas como en otras especies como pueden ser la calidad de luz (Benech-Arnold et al. 2000; Forcella et al. 2000; Bradford y Nonogaki 2007), o los ciclos de hidratación-deshidratación (Baskin y Baskin 1982; Lush et al. 1984; Ren y Tao 2003).

Existen varios mecanismos que imponen la dormición (Baskin y Baskin 2004) entre los que se destacan la presencia de inhibidores metabólicos dentro de las semillas o la

inmadurez embrionaria, sin embargo el más conocido en las especies de climas templados es la restricción a la llegada de agua y gases al embrión por parte de las cubiertas (Biswas et al. 1978). En el caso de las semillas de *D. sanguinalis* las evidencias disponibles indican que la dormición no estaría relacionada con la inmadurez embrionaria, ni con la presencia de inhibidores metabólicos dentro de la semilla, o el bloqueo del ingreso de agua por parte de las cubiertas seminales (Gianfagna y Pridham 1951; Delouche 1956; Biswas et al. 1978), sino que podría deberse al bloqueo del intercambio gaseoso por parte de las cubiertas seminales o a la presencia de inhibidores de la germinación en la superficie de las mismas, particularmente en la lemma (Gallart et al. 2008).

Por otra parte, la dormición puede clasificarse en primaria o secundaria. La dormición primaria es aquella que poseen las semillas inmediatamente después de su dispersión de la planta madre, en cambio la dormición secundaria es aquella que es inducida en semillas que han superado su dormición primaria y están en condiciones de germinar pero las condiciones ambientales son desfavorables para la germinación. (Benech-Arnold et al. 2000; Finch-Savage y Leubner-Metzger 2006). La dormición secundaria es inducida en un período precedente a una temporada con condiciones ambientales desfavorables para la sobrevivencia de las plantas. Esta capacidad de las semillas de presentar dormición secundaria, hace que éstas puedan permanecer en el suelo más allá de una temporada luego de la dispersión (Benech-Arnold et al. 2000).

Por lo expuesto, hay situaciones en que las semillas presentes en el banco del suelo pueden salir de la dormición primaria pero luego ser inducidas hacia una dormición secundaria presentando así una dormición cíclica a lo largo del tiempo (Benech-Arnold et al. 2000). En esas condiciones las semillas saldrían y entrarían sucesivamente en dormición hasta encontrar las condiciones adecuadas para germinar. Esta capacidad de ciertas semillas de permanecer en el banco sin germinar por varias temporadas permitió clasificar a los bancos de semillas del suelo, en i) banco de semillas “transitorios”, aquellos cuyas semillas germinan dentro del año de dispersadas, ii) banco de semillas “persistentes de corto plazo”, aquellos cuyas semillas permanecen en el banco por más de un año pero menos de cinco y iii) banco de semillas “persistentes de largo plazo”, aquellos cuyas semillas permanecen en el suelo por al menos cinco años (Thompson et al. 1997).

### 1.1.3 Germinación

La germinación se define como el momento en que se hace visible la radícula. Para que esto ocurra primero debe ocurrir la imbibición de la semilla (entrada de agua a la semilla) (Finch-Savage y Leubner-Metzger 2006). Este proceso ocurre tanto en una semilla dormida como en una semilla no dormida o incluso muerta, ya que se produce por la diferencia entre el potencial agua del ambiente que rodea a la semilla y el potencial agua de las células de las semillas maduras secas (Bewley y Black 1994).

Luego de la imbibición, ocurre una fase “lag” durante la cual el potencial agua entre la semilla y el exterior se equilibra y no hay un aumento detectable en el contenido hídrico de la semilla. Esta fase es seguida de la expansión del embrión (Finch-Savage y Leubner-Metzger 2006), en la que continúa la absorción de agua por la semilla pero, esta vez, debido a la elongación de las células de la radícula dando lugar a la germinación (Bewley y Black 1994).

Los factores del ambiente que regulan el proceso de germinación son la temperatura, el contenido hídrico del suelo y la disponibilidad de oxígeno (Forcella et al. 2000). En *D. sanguinalis* en particular, las mejores condiciones para promover la germinación

según Zhang et al. (2012) son no sólo la alternancia de temperaturas de 20/30°C (12hs luz/12hs oscuridad), que podrían actuar como terminadores de dormición, sino también a las temperaturas constantes de 25°C y 30°C (12hs luz/12hs oscuridad).

#### 1.1.4 Crecimiento pre-emergente

Luego de la germinación, el crecimiento pre-emergente dependerá de la profundidad a la que se encuentra la semilla, del peso de la semilla, de la resistencia que le ofrezca ese suelo y de los requerimientos de temperatura y contenido hídrico que tenga cada semilla (Forcella et al. 2000; Grundy 2003). El más importante de estos factores es la profundidad del suelo, ya que si la semilla se encuentra demasiado enterrada se pueden agotar sus reservas antes de que emerja. Este efecto depende a su vez del tamaño que tenga la semilla, ya que la cantidad de reservas de las que dispone la semilla depende directamente de su tamaño. La duración del período de crecimiento pre-emergente determinará también el flujo de emergencia en el tiempo (Grundy 2003). Para *D. sanguinalis*, la máxima emergencia se alcanza con 25°C y -30 kPa (King y Oliver 1994).

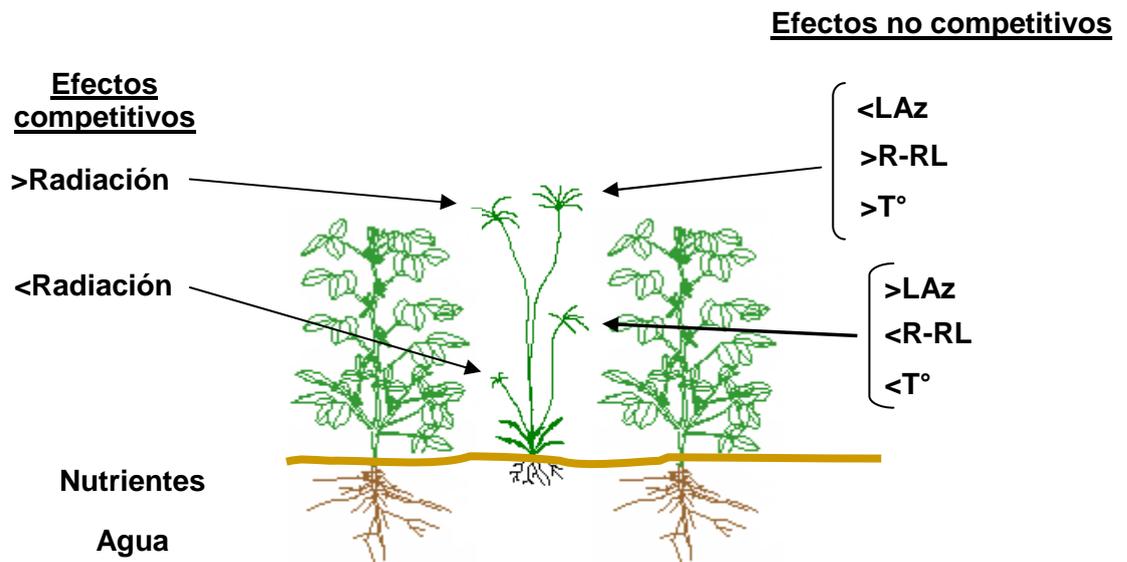
La información disponible acerca de las condiciones requeridas por las semillas de *D. sanguinalis* para salir y terminar la dormición, estimular la germinación y la emergencia de las plántulas varía según los autores y las condiciones experimentales. Por otra parte, estas condiciones podrían ser distintas para las poblaciones de *D. sanguinalis* del área pampeana, ya que los datos provienen de estudios realizados en el hemisferio norte (Toole y Toole 1941; Delouche 1956; King y Oliver 1994; Zhang et al. 2012) con poblaciones que co-evolucionaron en un ambiente distinto y por ello podrían responder de manera diferente a las locales como se demostró en otra poácea como *Echinochloa crus-galli* (Kaya Altop y Mennan 2011).

#### 1.1.5 Condiciones pre-dispersión de las semillas

Entre el cultivo y las malezas que lo acompañan durante su ciclo ontogénico ocurren interacciones competitivas y no competitivas reguladas por el ambiente (Figura 1.2). El cultivo y las malezas compiten por la captura de recursos (luz, agua y nutrientes) (Radosevich et al. 1997) afectando el crecimiento de la maleza (biomasa) y la partición de fotoasimilados hacia las estructuras reproductivas (número y peso de estructuras reproductivas) (Weiner 2004). La magnitud de dicha competencia dependerá de la disponibilidad de recursos, la habilidad competitiva de la maleza (genotipo, densidad, cobertura) y del cultivo (densidad, arreglo espacial, genotipo) (Weiner 1985) y la sincronía fenológica cultivo - maleza dada por la fecha de siembra del cultivo y el momento de emergencia de las distintas cohortes de la maleza (Swanton et al. 1999; Zimdahl 2004).

Mientras el cultivo de soja crece intercepta cada vez más radiación incidente y por lo tanto va reduciendo la cantidad de radiación que llega a los estratos inferiores del canopeo. Este efecto, en cultivos con buena disponibilidad de recursos, aumenta hasta alcanzar valores máximos de intercepción de radiación (alrededor del 90%) en momentos variables dependiendo de la estructura del cultivo (fecha de siembra, densidad, arreglo espacial, genotipo) (Jha y Norsworthy 2009). La reducción de la distancia entre las hileras en el cultivo de soja mejora su habilidad competitiva con respecto a las malezas y, si bien esto no genera una reducción en la densidad de malezas (Knezevic et al. 2003), reduce la biomasa producida por ellas (Légère y Schreiber 1989)

con la consecuente reducción del número de semillas producidas por planta y el número de semillas que ingresan al banco (Hock et al. 2005).

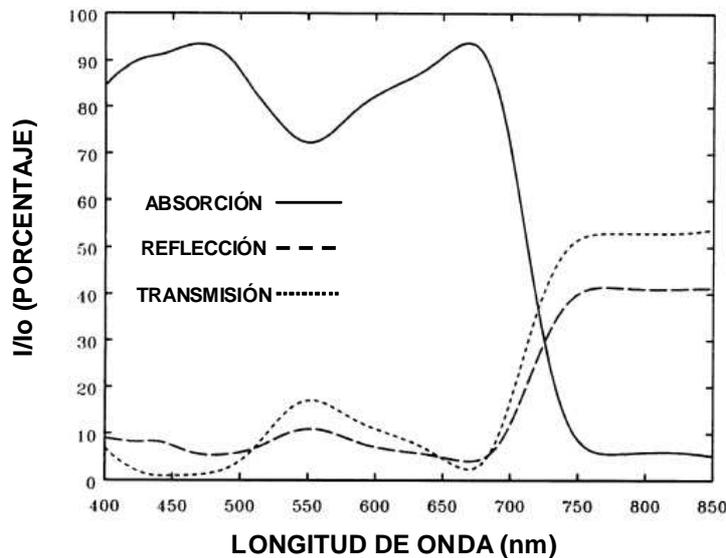


**Figura 1.2** Representación esquemática de los efectos que ejerce un cultivo de soja sobre una planta de *D. sanguinalis* a diferentes alturas del canopeo. (LAz: luz azul, R-RL: relación Rojo - Rojo lejano, T°: temperatura).

Por otra parte, entre el cultivo y la maleza ocurren interacciones no competitivas relacionadas con las características del ambiente (calidad de luz, temperatura, humedad) que son modificadas por la estructura del cultivo (densidad y arreglo espacial de las plantas, genotipo, sincronía cultivo-maleza). Por ejemplo, el canopeo de un cultivo intercepta la radiación incidente y absorbe luz roja y azul (Yanovsky et al. 1995), que son fotosintéticamente más activas que la luz de longitudes de onda más largas (*i.e.* rojo lejano) (Ballaré y Casal 2000). De esta manera, a medida que transcurre el ciclo del cultivo, ocurren cambios en el ambiente lumínico debajo del canopeo donde crecen las malezas, generando que no sólo reciban menos radiación sino que además reciban radiación enriquecida con luz verde y rojo lejano (RL) (Taylorson y Borthwick 1969; Holt 1995; Smith 1995; Yanovsky et al. 1995; Pons 2000; Bradford y Nonogaki 2007), reduciendo así la relación R-RL. En el cultivo de soja, al igual que en los otros cultivos, se encontró que las hojas absorben la mayor parte de la luz roja y de la luz azul y reflejan y transmiten la mayor parte del rojo lejano (Kasperbauer 1987) (Figura 1.3).

Las plantas que crecen bajo estos ambientes lumínicos, para poder captar la radiación necesaria, reaccionan de distinta manera dependiendo de su plasticidad fenotípica, generando modificaciones en la estructura en comparación con aquellas que exploran otros ambientes lumínicos sin el efecto de un canopeo de cultivo. Por ejemplo, aquellas plantas que crecen bajo condiciones de baja relación R-RL pueden presentar elongación acelerada de los entrenudos (Yanovsky et al. 1995; Ballaré et al. 1997), desarrollo tardío de las hojas, cambio en la síntesis y ensamblado del aparato fotosintético, aumento de la dominancia del ápice terminal (Casal et al. 1985; Davis y Simmons 1994; Smith 1995; Sultan 2000), y cambios en la partición de biomasa (Ballaré et al. 1987; Ballaré et al. 1990). Algunos trabajos encontraron cambios morfológicos en respuesta a una menor proporción de luz azul, como pueden ser el mayor crecimiento del hipocótilo en *Arabidopsis thaliana* (Lin 2002; Yanovsky et al. 1995). Por otra parte Gubler et al. (2008) determinaron que semillas de cebada puestas a

germinar en cámara con luz azul mantenían alto el nivel de dormición a través de un mayor contenido de ácido absísico (ABA). De acuerdo a esto, podría ocurrir que las semillas de plantas creciendo junto con un cultivo de soja expuestas a menores niveles de luz azul tengan menor nivel de ABA y por lo tanto presenten una menor dormición, sin embargo, no se estudiaron los efectos de la luz azul sobre la dormición de las semillas desarrollándose en la planta madre.



**Figura 1.3** Absorción, reflexión y transmisión de una típica hoja de soja.  $I/I_0$ : Relación entre la radiación absorbida, reflejada y transmitida a intervalos de 50 nm y la radiación incidente para las mismas longitudes de onda (Adaptado de Karsperbauer 1987).

Por lo expuesto, los efectos competitivos (competencia por recursos) y no competitivos (cambios en la relación R-RL) del cultivo sobre la maleza, pueden provocar plantas con entrenudos más largos, menos macollos (o ramificaciones) e inflorescencias, y, probablemente, una mayor proporción de estructuras reproductivas y semillas expuestas a la luz plena. Por el contrario, condiciones que generan menor competencia temprana y ambientes menos ricos en RL producirán más macollos (o ramificaciones) y heterogeneidad en la distribución espacial de sus inflorescencias a lo largo de los distintos estratos del canopeo. Así, las panojas de *D. sanguinalis* podrían ubicarse dentro o sobre el canopeo exponiendo las semillas a distintas calidades de luz dependiendo del momento (fenología) y la intensidad (estructura del cultivo) de los efectos competitivos y no competitivos. Por otra parte, cuando el crecimiento de las plantas del cultivo y de la maleza es sincrónico es esperable que una proporción de las panojas se ubique por encima del canopeo por la elongación de los entrenudos, como se observó en otras especies como *Abutilon theophrasti* (Regnier y Stoller 1989; Weinig 2000), *Xanthium strumarium* y *Datura stramonium* (Regnier y Stoller 1989) creciendo en un cultivo de soja. Por el contrario, las panojas de las plantas que crecen tardíamente con respecto al cultivo probablemente no superen la altura del canopeo del cultivo.

Otras interacciones no competitivas entre el cultivo y las malezas, están asociadas a cambios en la temperatura debajo del canopeo al aumentar la intercepción de luz a medida que se desarrolla el cultivo de soja. Estos cambios se traducen en una menor temperatura máxima dentro del canopeo, lo que resulta en menor temperatura media y menor alternancia de la temperatura (Fenner 1980; Benech-Arnold et al. 1988;

Norsworthy 2004). Estas interacciones se observaron en el cultivo de soja (Nosrworthy y Oliveira 2007; Jha y Norsworthy 2009) y en otros cultivos (Batlla et al. 2000; Huarte y Benech-Arnold 2003).

Las interacciones competitivas y no competitivas entre el cultivo y la maleza, no sólo pueden generar cambios en el número de semillas producidas por la maleza (Oreja y de la Fuente 2005), sino que también pueden causar cambios en la fisiología de las semillas que condicionan su dormición, ya sea reduciéndola (Nurse y DiTomasso 2005) o aumentándola (McCullough y Shropshire 1970; Orozco-Segovia et al. 1993). Estos cambios pueden involucrar variaciones en el grosor (Fenner 1991; Brainard et al. 2005) y en el peso de las cubiertas seminales (Nurse y DiTomasso 2005), así como en la cantidad de inhibidores químicos endógenos (Fenner 1991) o en la proporción de formas activas e inactivas de los fitocromos (Gutterman 2000; Steckel et al. 2003).

Numerosos factores ambientales que generan diferencias en el nivel de dormición de las semillas producidas en plantas madre libres de la competencia de un cultivo han sido estudiados. Por ejemplo, las diferencias en dormición debidas a la radiación incidente (Bello et al. 1995; Steckel et al. 2003), el fotoperiodo, la temperatura (Kigel et al. 1977), la latitud, la altitud, la disponibilidad hídrica y la disponibilidad de nutrientes de los ambientes donde crecen las plantas madre, así como la edad a la que éstas se inducen a floración (Fenner 1991; Gutterman 2000). También se estudió el efecto de la radiación (Nurse y DiTomasso 2005) o de la relación R-RL (Orozco-Segovia et al. 1993; Brainard et al. 2005) bajo el canopeo de un cultivo.

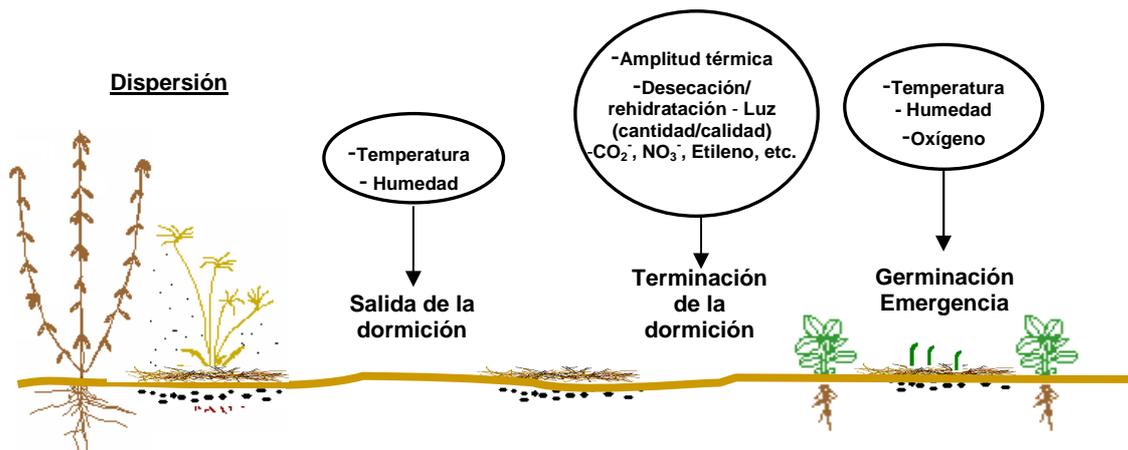
Sin embargo, se desconoce cuál es la importancia relativa de cada uno de los distintos procesos (competitivos y no competitivos) y de las condiciones ambientales que son modificadas por la presencia de un cultivo en el que crece y se desarrolla una maleza, y que son finalmente, los que determinan el nivel de dormición de las semillas producidas. Así como tampoco la influencia de estos niveles de dormición y en los flujos de emergencia de las cohortes en el ciclo de crecimiento siguiente.

Por otra parte, tampoco se sabe cuál es la ventana de tiempo dentro de la cual las condiciones ambientales que percibe la planta madre determinan cambios en el nivel de dormición de las semillas. En este contexto, se observó que la presencia de malezas en estadios tempranos del ciclo del cultivo que son luego removidas, generó mermas en el rendimiento de maíz (Hall et al. 1992, Page et al. 2009) y de soja (Van Acker et al. 1993) aún cuando no se registraba competencia por recursos. En este caso, la señal que determina la presencia de plantas vecinas y anticipa la competencia es la modificación de la calidad de luz a un ambiente con una menor relación R-RL. Esta menor relación R-RL en estadios tempranos (Ballaré et al. 1987; Ballaré et al. 1990; Schmitt et al. 2003) puede determinar cambios en la partición de biomasa, ya sea por reducciones de la biomasa de raíces y tallos (Liu et al. 2009), por aumentos de la biomasa de tallos (Kasperbauer y Hunt 1992) o bien puede no generar cambio alguno (Ballaré et al. 1987). No obstante, se desconoce si estas señales tempranas de los vecinos u otros cambios ambientales tempranos podrían afectar la dormición de las semillas desarrolladas con posterioridad en la planta madre.

La clasificación de efectos competitivos y no competitivos está basada en el concepto clásico de competencia (Clements et al. 1929; Connell 1990; Lincoln et al., 1998), es decir, la interferencia negativa a través de la cual las plantas comparten recursos que están provistos en forma insuficiente para satisfacer su demanda combinada (Satorre et al. 2003) y como procesos no competitivos a aquellos donde la distribución de recursos entre las plantas no constituye la fuerza motriz de las respuestas sino las interferencias ocurridas entre plantas como resultados de señales (calidad de luz, temperatura, pH, volátiles, microorganismos).

### 1.1.6 Condiciones post-dispersión de las semillas

Al igual que muchas especies de ciclo primavero-estival de ambientes templados, la mayoría de las semillas de *D. sanguinalis* se encuentran dormidas inmediatamente después de la dispersión, que ocurre desde mediados del verano hasta principios de otoño, y germinan en la primavera y el verano siguientes. El factor más importante para que ocurra la salida de la dormición es la baja temperatura del invierno a la que son expuestas las semillas del banco del suelo (Masin et al. 2006). Una vez que ocurre la salida de la dormición, las temperaturas en ascenso de la primavera y el inicio del verano, junto a una adecuada humedad del suelo, favorecen la germinación y emergencia de las plántulas (Figura 1.4).



**Figura 1.4** Representación esquemática de los factores que actúan luego de la dispersión, en la salida de la dormición, terminación de la dormición y la germinación-emergencia sobre las semillas de *D. sanguinalis*.

El ambiente edáfico asociado a la siembra directa afecta diferencialmente la emergencia con respecto a la siembra convencional (Benvenuti et al. 2001; Faccini y Vitta 2007). La presencia de rastrojo en superficie, característica de los sistemas bajo siembra directa modifica el ambiente edáfico de los primeros centímetros de suelo reduciendo la evaporación de agua (Bristow et al. 1986; Sauer et al. 1998) y disminuyendo la temperatura media y la amplitud térmica (Teasdale y Mohler 1993; Bussièrre y Cellier 1994; Horton et al. 1994; Hatfield y Prueger 1996; Dahiya et al. 2007). Dependiendo de la calidad del rastrojo se generarán condiciones que reducen y atrasan la germinación de *D. sanguinalis* a través de una menor amplitud térmica (Pons, 1991), menor temperatura media del suelo (Myers et al. 2004), menor entrada de luz (Benech-Arnold et al. 2000) y la liberación de sustancias aleloquímicas (Barnes y Putnam 1983; Einhellig y Souza 1992). Este último efecto se conoce como alelopatía, y se refiere a los efectos perjudiciales o benéficos de una planta sobre otra planta a través de la liberación de uno o varios compuestos químicos al ambiente (Bhowmik e Inderjit 2003). Numerosas especies se reportaron como inhibitorias de la emergencia de *D. sanguinalis* como por ejemplo *Medicago sativa* (Chung y Miller 1995), *Sorghum halepense* (Parenti y Rice 1969; Einhellig y Souza 1992), *Heliantus annuus*, varias especies de *Euphorbia* y la misma *D. sanguinalis* de sus propias plántulas (Parenti y Rice 1969).

No obstante, estos efectos asociados a la siembra directa serían contrabalanceados por las condiciones que aumentarían y acelerarían la germinación como la alta humedad

superficial (Forcella et al. 2000) y la ubicación de una mayor cantidad de semillas en los primeros centímetros de suelo (Clements et al. 1996; Benvenuti et al. 2001).

En experimentos realizados con poblaciones de *D. sanguinalis* del hemisferio norte se encontró que las semillas enterradas a 4 cm debajo de la superficie de un suelo cubierto con césped tenían un comportamiento característico de una especie anual de ciclo primavero-estival. Estas semillas se caracterizaban por tener una dormición primaria del 100% de la población al mes de dispersadas, una mínima dormición a fines de la primavera – principios del verano y una dormición secundaria inducida por las altas temperaturas del verano, superiores a 30°C (Masin et al. 2006). Al año de estar en el suelo, las semillas mostraron una mortandad del 70 % aproximadamente.

En cuanto a la persistencia de semillas de *D. sanguinalis* en el banco de semillas del suelo en el tiempo, se determinó que el 25% de las semillas enterradas a más de 6 cm de profundidad eran viables al año de dispersadas (Rahman et al. 2001; Burnside et al. 1996) y un 12% eran viables a los 2,5 años de dispersadas (Egley y Chandler 1978). En estos trabajos, las semillas no se encuentran sobre la superficie del suelo como en un sistema de siembra directa (sin remoción del suelo) y, por lo tanto, están menos expuestas a condiciones extremas que afectan la viabilidad de las mismas como las temperaturas excesivamente altas y/o bajas (Forcella et al. 2000) o la deshidratación (Buhler 1995), por ello su persistencia en el banco del suelo aumenta. En cambio, la persistencia de las semillas de *D. sanguinalis* en los primeros 5 cm de suelo no superó el año (Ghersa y Martínez-Ghersa 2000; Norsworthy 2008). Por otra parte, hay que destacar que en los experimentos de viabilidad de semillas a lo largo del tiempo, generalmente las semillas se colocan en algún tipo de contenedor (bolsa, red, etc.) que restringe el acceso a los depredadores de semillas (Menalled et al. 2000) y, por lo tanto, podría haber una sobreestimación del valor de semillas viables en el tiempo en comparación con lo que sucede en un lote agrícola.

En este contexto, el banco de semillas de *Digitaria sanguinalis* en los sistemas de siembra directa podría considerarse del tipo “transitorio” (Mac Donald et al. 1996; Thompson et al. 1997), ya que las semillas dispersadas no pasarían más de un año en el banco del suelo sin germinar, sin ser depredadas o sin perder la viabilidad.

Si bien el efecto de la presencia de rastrojo sobre el ambiente edáfico durante el ciclo del cultivo ha sido ampliamente estudiado (Bristow et al. 1986; Teasdale y Mohler 1993; Bussière y Cellier 1994; Hatfield y Prueger 1996; Dahiya et al. 2007), no existen estudios acerca del efecto de la presencia de cobertura en la superficie del suelo o del tipo de cobertura (rastrojo de maíz o soja) sobre la salida de la dormición, la terminación de la dormición y la germinación de las semillas de malezas post-dispersión. Así como tampoco hay trabajos sobre la incidencia del nivel de dormición de semillas recién dispersadas, sobre el momento de emergencia a campo y su interacción con la cobertura del suelo y el tipo de cobertura.

Por lo expuesto y suponiendo un ambiente edáfico para toda la población homogéneo, la presencia de varias cohortes de *D. sanguinalis* (Scursoni y Gastaldi 1997; Oreja y de la Fuente 2005) a lo largo del ciclo del cultivo de soja podría deberse por un lado, a la exposición de la planta madre a diferentes ambientes lumínicos, térmicos y fotoperiódicos (Fenner 1991; Gutterman 2000), ya sea por la ubicación de la panoja dentro del canopeo o por las diferencias en el inicio y la duración del tiempo de maduración de las semillas (Fenner 1991; Gutterman 2000). Por otro lado, podría deberse al efecto de la presencia de cobertura en la superficie del suelo o del tipo de cobertura (rastrojo de maíz o soja) sobre la salida de la dormición, la terminación de la dormición y la germinación de las semillas de malezas post-dispersión

Hasta el presente, no se sabe la importancia relativa de los efectos pre-dispersión, post-dispersión o la combinación de ambos sobre los flujos de emergencia a campo (cohortes) de *Digitaria sanguinalis*.

### 1.1.7 Síntesis de los antecedentes que sustentan los objetivos y las hipótesis

La información disponible acerca de la influencia del ambiente edáfico sobre la dormición, la germinación y la emergencia de las plántulas de *D. sanguinalis* varía según los autores y las condiciones experimentales. En este contexto, la reducción del nivel de dormición podría ocurrir con temperaturas bajas constantes de 2-4°C durante 2 meses con luz (Delouche 1956) o con 3°C durante 28 días y luz (Toole 1941). En cuanto a las mejores condiciones para la terminación de la dormición, si bien este concepto es relativamente reciente (Benech-Arnold et al. 2000) y por lo tanto los primeros trabajos no señalan factores terminadores, podría inferirse que los mismos serían la alternancia de temperaturas de 20°/30°C ó 20°/35°C (18hs/6hs) con luz (Toole y Toole 1941; Delouche 1956; King y Oliver 1994) o la alternancia de temperaturas de 20/30°C (12hs luz/12hs oscuridad) (Zhang et al. 2012). Para la germinación las condiciones óptimas serían las temperaturas constantes de 25°C y 30°C (12hs luz/12hs oscuridad) (Zhang et al. 2012) y para la emergencia 25°C y -30 kPa (King y Oliver 1994). Estas condiciones podrían ser distintas para las poblaciones de *D. sanguinalis* creciendo en el área pampeana, ya que los datos provienen de estudios realizados en el hemisferio norte sobre poblaciones con ubicaciones geográficas muy diferentes como por ejemplo 44°40'-45°N, 123°44'-47°E (Zhang et al. 2012); 40°43'N, 73°26'O (Gianfagna y Pridham, 1958); 42°02'N, 93°37'O (Delouche 1956); 36°02'N, 94°10'O (King y Oliver, 1994) de la ubicación de las poblaciones locales 35°20'S, 59°23'O. Estas diferencias sugieren que dichas poblaciones co-evolucionaron en un ambiente distinto (p.ej. temperatura, fotoperíodo, radiación incidente, etc.) y por ello podrían responder de manera diferente (Kaya Altop y Mennan 2011). Por otra parte, existen otros factores que tienen incidencia en la terminación de la dormición de semillas de algunas especies, como la calidad de luz (Benech-Arnold et al. 2000; Forcella et al. 2000; Bradford y Nonogaki 2007), o los ciclos de hidratación-deshidratación (Baskin y Baskin 1982; Lush et al. 1984; Ren y Tao 2003) que no han sido estudiados en esta especie y podrían estar incidiendo en este proceso.

Las interacciones competitivas por recursos (luz, agua y nutrientes) y no competitivas (temperatura, relación R-RL) entre los cultivos y las malezas han sido ampliamente estudiadas (Taylorson y Borthwick, 1969; Holt 1995; Smith 1995; Yanovsky et al. 1995; Pons 2000; Nurse y DiTomasso 2004; Bradford y Nonogaki 2007; Nosrworthy y Oliveira 2007; Jha y Norsworthy 2009). No obstante, la importancia relativa de dichos factores y de la luz azul en cultivos de soja con distintas estructuras sobre el nivel de dormición de las semillas en la planta madre, no ha sido estudiado aún, en otras especies en general ni en *D. sanguinalis* en particular. Así como tampoco la influencia de estos cambios ambientales en el nivel de dormición de las semillas dispersadas y en los flujos de emergencia de las cohortes de plántulas en el ciclo de crecimiento siguiente.

Si bien el efecto de la presencia de rastrojo sobre el ambiente edáfico durante el ciclo del cultivo ha sido ampliamente estudiado (Bristow et al. 1986; Teasdale y Mohler 1993; Bussièrre y Cellier 1994; Hatfield y Prueger 1996; Dahiya et al. 2007), no existen estudios acerca del efecto de la presencia de cobertura del suelo o del tipo de cobertura sobre la salida de la dormición, la terminación de la dormición y la germinación de las semillas de malezas post-dispersión. Así como tampoco hay trabajos sobre la incidencia

del nivel de dormición de semillas recién dispersadas, sobre el momento de emergencia a campo y su interacción con la cobertura del suelo y el tipo de cobertura.

## 1.2 Hipótesis y Objetivos

### Objetivo general

Evaluar los efectos del cultivo de soja sobre el crecimiento, la estructura, la fecundidad de las plantas y la dormición de semillas de *Digitaria sanguinalis*, y los efectos del ambiente en el que se encuentran las semillas luego de la dispersión.

**Hipótesis 1.** Los requerimientos ambientales que determinan la salida de la dormición y la germinación de semillas de *Digitaria sanguinalis* de poblaciones locales, difieren de los requerimientos de poblaciones de otras latitudes del hemisferio norte ya estudiadas.

Objetivo 1: Establecer las condiciones ambientales (temperatura, luz, agua) que determinan la salida de la dormición, la terminación de la dormición y la germinación de una población de semillas de *D. sanguinalis* proveniente de cultivos de soja de la Provincia de Buenos Aires y determinar los mecanismos de dormición de las semillas.

**Hipótesis 2.a.** El cultivo de soja, modifica el ambiente en el que crecen las plantas de *D. sanguinalis*, afectando el crecimiento, la fecundidad y la estructura de las plantas.

**Predicción 2.a:** La presencia del cultivo de soja afectará la disponibilidad de recursos (luz y nutrientes) y el microclima debajo del canopeo (temperatura media, humedad, relación R-RL). Esto provocará modificaciones en la estructura de las plantas de *D. sanguinalis*, como por ejemplo la altura y el número de macollos, en el crecimiento y en la fecundidad de las plantas.

**Hipótesis 2.b.** El microclima bajo el canopeo será distinto según sea la estructura del cultivo, dada por el grupo de madurez, la distancia entre surcos y la presencia de gaps, y afectará en distinto grado la estructura, el crecimiento y la fecundidad de las plantas de *D. sanguinalis*.

**Predicción 2.b:** Estructuras de cultivos que permitan una mayor cobertura del entresurco y durante más tiempo serán los que generen mayores cambios en el microclima bajo el canopeo (radiación, temperatura media, humedad, relación R-RL) y por lo tanto tendrán mayor efecto sobre la estructura, el crecimiento y la fecundidad de las plantas con respecto a aquellas plantas creciendo sin cultivo.

**Hipótesis 2.c.** El nivel de dormición de las semillas es modificado por la presencia del cultivo de soja a causa de la variación de los factores ambientales en los que crecen las plantas de *D. sanguinalis*, y cada factor ambiental modificado incide de distinta manera en el nivel de dormición de las semillas.

**Predicción 2.c:** El nivel de dormición de semillas que crecen con cultivo será diferente del de aquellas semillas que crecen sin cultivo debido a la exposición a diferentes

factores ambientales y a su vez cada factor ambiental modificado por el cultivo de soja tendrá distinta incidencia sobre el nivel de dormición de las semillas.

Objetivo 2: i) Estudiar de qué manera la estructura del cultivo de soja, determinada por el grupo de madurez del cultivar y el arreglo espacial de las plantas, modifica la disponibilidad de recursos y el microclima debajo del canopeo a través de alteraciones de las señales térmicas y lumínicas que perciben las plantas de *D. sanguinalis*. ii) Analizar cómo estos cambios afectan la estructura de las plantas de *D. sanguinalis*, especialmente la ubicación de las semillas (dentro o sobre el canopeo) y las señales percibidas por ellas y iii) determinar la importancia relativa de los factores modificados por el cultivo en la dormición de las semillas desarrolladas en la planta madre.

**Hipótesis 3.a.** La presencia de rastrojo en superficie modifica las condiciones de temperatura y humedad del ambiente edáfico superficial.

**Predicción 3.a:** La presencia de rastrojo en superficie provocará una disminución en la alternancia de temperaturas, en la temperatura media del suelo y en las pérdidas por evaporación de la humedad superficial.

**Hipótesis 3.b.** Las modificaciones causadas por el rastrojo varían según el tipo de rastrojo de acuerdo al cultivo antecesor del que provenga, sea soja o maíz.

**Predicción 3.b:** El rastrojo de maíz, por ser de mayor volumen que el de soja, genera una disminución mayor en la alternancia de temperaturas, en la temperatura media del suelo y en las pérdidas por evaporación de la humedad superficial.

**Hipótesis 3.c.** El rastrojo ubicado sobre la superficie del suelo, reduce la salida de la dormición y retrasa la germinación y emergencia de las plántulas comparado con un suelo desnudo debido a los efectos sobre el ambiente que rodea a las semillas.

**Predicción 3.c:** El rastrojo en superficie, al modificar el ambiente que rodea a las semillas generará un retraso en la salida de la dormición, y por lo tanto en la germinación y emergencia de plántulas de la maleza.

**Hipótesis 3.d.** El nivel de dormición de las semillas recién dispersadas tiene influencia sobre el momento de emergencia de las plántulas a campo en la estación de crecimiento siguiente.

**Predicción 3.d:** Las semillas con menores niveles de dormición al momento de dispersarse serán las primeras en emerger en la estación de crecimiento siguiente.

Objetivo 3: i) Determinar el efecto de la cobertura del suelo (presencia y tipo de cobertura) y el canopeo de un cultivo sobre los procesos que determinan el momento de la emergencia de las plántulas de *Digitaria sanguinalis* y la persistencia de las semillas en el banco del suelo y ii) determinar la incidencia del nivel de dormición de las semillas recién dispersadas y su interacción con la presencia y el tipo de cobertura sobre la emergencia de las plántulas a campo.

### 1.3 Metodología general

Para cumplir con los objetivos del proyecto se realizaron experimentos manipulativos en condiciones controladas de laboratorio y semi-controladas de campo experimental.

A continuación se describen algunos aspectos generales de la metodología, los detalles de los experimentos asociados a cumplir con cada uno de los objetivos serán desarrollados en los capítulos respectivos.

#### 1.3.1 Descripción del sitio experimental

Los experimentos manipulativos en condiciones controladas de laboratorio asociados al objetivo 1 y todos los tratamientos referidos a la evaluación del nivel de dormición de las semillas de los tratamientos asociados a los objetivos 2 y 3, fueron realizados en las instalaciones del Laboratorio de Semillas y en el Instituto de Investigaciones Fisiológicas y Ecológicas Vinculadas a la Agricultura (IFEVA) de la FAUBA.

Los experimentos en condiciones semi-controladas de campo experimental asociados a los objetivos 2 y 3, fueron realizados en el campo experimental de la Cátedra de Cultivos Industriales de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (FAUBA), ubicado en la ciudad de Buenos Aires, Argentina (34°25'S; 58°25'O), en los años 2008, 2009, 2010, 2011 y 2012. El suelo del campo experimental puede clasificarse como un Argiudol vértico (de acuerdo a la taxonomía del USDA, 1999). Las condiciones meteorológicas (temperatura y precipitaciones) fueron registradas por la Estación Meteorológica Villa Ortúzar ubicada en el mismo predio de la facultad, a unos 300 metros del campo experimental (Cuadro 1.1).

En la primavera del año 2008, antes de la siembra del primer experimento, se realizó un muestreo de los primeros 20 cm del suelo y se encontró un contenido de N (total por Kjeldahl) de 2,06 g kg<sup>-1</sup>, de P (Bray y Kurtz 1945) de 78,4 mg kg<sup>-1</sup> y de K de 2,6 cmol<sub>c</sub> kg<sup>-1</sup>. El fósforo es el nutriente más limitante para el cultivo de soja en la región pampeana, de acuerdo a Echeverría y García (1998) el umbral crítico a partir del cual el cultivo de soja en esta región no sufre deficiencias de este nutriente se ubica entre 8 y 13 mg kg<sup>-1</sup>, valores muy por debajo de los encontrados en el campo experimental. Por lo tanto la oferta de nutrientes del suelo se consideró que fue suficiente para cubrir la demanda del cultivo y no se aplicaron fertilizantes durante los experimentos.

#### 1.3.2 Aspectos generales del manejo de los experimentos

Los experimentos se mantuvieron libres de otras malezas mediante desmalezado manual y se regaron para mantener el suelo a capacidad de campo para evitar la competencia por agua. Cuando fue necesario se realizaron aplicaciones de fungicidas (Sphere Max, Bayer, trifloxistrobin, 37,5 g i.a. L<sup>-1</sup> + cyproconazole, 16 g i.a. L<sup>-1</sup>, dosis 0,15L ha<sup>-1</sup>) e insecticidas (Endosulfán, 35% i.a. L<sup>-1</sup>, dosis 1,5L ha<sup>-1</sup> y Cipermetrina, 25% i.a. L<sup>-1</sup>, dosis 0,1L ha<sup>-1</sup>) para mantener al cultivo y la maleza en condiciones sanitarias óptimas.

Las semillas utilizadas en los experimentos se recolectaron en el momento de la dispersión natural durante los otoños del 2008, 2009, 2010 y 2011. La recolección se realizó en 10 plantas seleccionadas al azar en estado de madurez fisiológica, ubicadas en campos de soja de la localidad de Roque Pérez (latitud 35°20'S, longitud 59°23'O) en la provincia de Buenos Aires. La cosecha se realizó sacudiendo las panojas, localizadas

por encima del canopeo del cultivo, dentro de una bolsa de papel. Luego se acondicionaron separando el material inerte y las semillas vanas o muy pequeñas con un soplador o aventador. El soplador consiste en un ventilador eléctrico que envía aire a través de un tubo de acrílico transparente, de posición vertical con rejillas en cada extremo. El tubo posee dos pestañas de acrílico, cerca del extremo superior del tubo, que capturan el material inerte liviano y semillas vanas o muy pequeñas. Luego de esta primera separación se revisaron manualmente ambos grupos (semillas llenas y material remanente) para no descartar semillas muy pequeñas y se guardó las semillas en bolsas de papel en un lugar fresco, seco y oscuro.

**Cuadro 1.1** Temperaturas máximas, mínimas y promedio (°C) y precipitaciones acumuladas (mm) durante los meses y años en que hubo experimentos en el campo experimental.

	Temperatura (°C)			Precipitaciones acumuladas (mm)		Temperatura (°C)			Precipitaciones acumuladas (mm)
	Máxima	Mínima	Promedio			Máxima	Mínima	Promedio	
<b>Año 2008</b>					<b>Año 2011</b>				
Noviembre	30	19,5	24,7	91	30,6	20,9	25,8	165	
Diciembre	29,3	19,3	24,3	24	28,5	19,4	24,0	135	
<b>Año 2009</b>					<b>Año 2012</b>				
Enero	31,1	20,6	25,9	24	31,8	20,7	26,3	47	
Febrero	29,9	19,4	24,6	134	30,0	19,7	24,9	275	
Marzo	28,2	19,0	23,6	168	26,6	16,8	21,7	157	
Abril	25,0	14,4	19,7	39	23,3	12,8	18,1	69	
Mayo	21,2	11,5	16,4	48	20,6	13,2	16,9	97	
Junio	16,1	7,1	11,6	21	16,6	7,9	12,3	10	
Julio	15,5	6,2	10,8	126	14,7	4,4	9,4	16	
Agosto	21,1	10,5	15,8	27	17,3	10,2	13,3	229	
Septiembre	17,8	9,4	13,6	134	20,2	11,1	15,4	84	
Octubre	22,8	12,8	17,8	233	22,6	14	18,0	289	
Noviembre	25,7	15,6	21,2	206	27,7	17,1	22,3	138	
Diciembre	27,0	18,1	22,6	154	29,9	19,1	24,5	259	
<b>Año 2010</b>									
Enero	31,1	20,9	26,0	152					
Febrero	28,2	20,2	24,2	419					
Marzo	27,6	18,5	23,0	102					
Abril	22,9	13,1	18,0	92					
Mayo	20,0	11,7	15,9	125					
Junio	16,9	8,8	12,8	54					
Julio	15,3	7,0	11,2	105					
Agosto	16,6	7,2	11,9	24					
Septiembre	19,6	10,9	15,3	130					
Octubre	21,8	12,2	17,0	43					
Noviembre	26,5	15,2	20,8	59					
Diciembre	30,6	19,6	25,1	42					

Las variedades de soja utilizadas en los experimentos fueron DM3100 (Grupo de Madurez III) y DM4670 (Grupo de Madurez V) en las campañas 2008-09 y 2009-10, y DM3070 (GMIII) y DM4670 (GMV) en la campaña 2010-11. Las semillas fueron inoculadas antes de sembrar con inoculante comercial de *Bradyrhizobium japonicum* (Nitragin Optimize, dosis 3ml kg<sup>-1</sup> semilla).

#### **1.4 Organización de la tesis**

La tesis se organizó en 5 capítulos. En el primer capítulo, de carácter introductorio, se hizo una revisión bibliográfica de todo lo referido al tema de tesis, realizando una breve descripción de la especie estudiada y haciendo especial hincapié en los procesos que determinan el establecimiento de una especie maleza en un lote agrícola desde el momento en el que desarrolla la semilla en la planta madre y se dispersa, hasta que emerge la plántula en el ciclo productivo siguiente. Asimismo, se enumeraron los objetivos y las hipótesis planteadas y se describió la metodología general de la tesis. En el capítulo 2, relacionado con el primer objetivo de la tesis se evaluaron las condiciones de temperatura, humedad y luz consideradas óptimas para la salida de la dormición y la germinación de semillas provenientes de individuos de la especie de poblaciones de la provincia de Buenos Aires, y se determinaron las posibles causas de la dormición de las semillas de esta especie. En el capítulo 3, relacionado con el segundo objetivo de la tesis, se analizaron las modificaciones que el cultivo ejerce sobre el ambiente en el que crecen las plantas de la maleza. También se determinó el efecto que tienen estas modificaciones del ambiente sobre la estructura, el crecimiento y la fertilidad de las plantas, y cómo estas modificaciones del ambiente pueden influir en el nivel de dormición de las semillas de la especie. En el capítulo 4, relacionado con el tercer objetivo de la tesis, se determinó como influyen los distintos tipos de cobertura del suelo sobre la salida de la dormición, la terminación de la dormición y la germinación de las semillas, y cuál es la importancia relativa de los factores pre-dispersión y post-dispersión sobre el comportamiento de la especie en el ciclo agrícola siguiente. Finalmente, en el capítulo 5 se sintetizan los aspectos sobresalientes del trabajo y se comentan los aportes originales del mismo y las posibles líneas de investigación a seguir a partir de dichos resultados.



## **CAPÍTULO 2**

Dormición y germinación en semillas de *Digitaria sanguinalis*

## 2.1 Introducción

La emergencia de plántulas es una de las etapas más críticas dentro del ciclo de vida de una maleza, ya que determina una competencia exitosa por recursos frente a las plantas vecinas, obteniendo mayores probabilidades de alcanzar la etapa reproductiva y dejar descendencia al final de su ciclo (Forcella et al. 2000). Los procesos sucesivos que definen la emergencia de las plántulas son la dormición, la germinación y el crecimiento pre-emergente (Forcella et al. 2000).

Conocer acertadamente la respuesta de estos procesos a los factores ambientales es fundamental para predecir el momento de emergencia de las plántulas (Grundy 2003). De esa manera, se pueden ajustar los momentos para realizar el control de la maleza y maximizar la eficacia de los distintos métodos de control (Forcella et al. 1996; Vleeshouwers 1997) y también implementar medidas culturales que ayuden a reducir la incidencia de la maleza, como por ejemplo, el cambio en la fecha de siembra o la rotación de cultivos.

### 2.1.1 Condiciones ambientales para la salida de la dormición y germinación de las semillas

La bibliografía existente dice que las temperaturas bajas constantes de 2-4°C durante 2 meses (Delouche 1956) o de 3°C durante 28 días con luz, (Toole y Toole 1941) promueven la salida de la dormición en *D. sanguinalis*. Sin embargo, no hay información acerca del efecto de las temperaturas alternadas, la calidad de luz y los ciclos de desecación-hidratación como factores terminadores de la dormición. Las condiciones reportadas para la germinación de semillas no dormidas, son temperaturas alternadas de 20°/30°C ó 20°/35°C, (18hs/6hs) con luz (King y Oliver 1994; Toole y Toole 1941). Otros autores encontraron máximos porcentajes de emergencia con condiciones térmicas de 25°C y -30 kPa de potencial agua del suelo, mientras que la máxima tasa de emergencia se obtuvo con temperaturas medias de 30°C (King y Oliver 1994). La sumatoria térmica reportada para lograr el 50% de emergencia en semillas enterradas a 2,5 cm y sin rastrojo en superficie fue de 580°Cd (tb 9°C) y para lograr el 95% de emergencia fue de 1500°Cd (tb 9°C) (Myers et al. 2004). Zhang et al. (2012) encontraron que tanto las temperaturas constantes de 25°C y 30°C como la alternancia de temperaturas de 15/25°C y 20/30°C (12 hs/12 hs), fueron igualmente exitosas para el logro de la germinación de semillas de esta especie.

Cabe señalar que todas las condiciones ambientales enumeradas hasta aquí para la salida de la dormición y la germinación de *D. sanguinalis* se refieren a experimentos realizados con poblaciones del hemisferio norte y la información es variable en cuanto a los rangos de alternancia explorados. Considerando que *D. sanguinalis* es una especie que tiene varias subespecies y variedades (Rúgolo de Agrasar 1974) y que puede tener variabilidad genética entre poblaciones, asumir que las condiciones de salida de la dormición y germinación serán las mismas en las poblaciones locales no sería apropiado. Por ejemplo, Kaya Altop y Mennan (2011) estudiaron poblaciones de *Echinochloa crus-galli*, otra maleza de la familia de las poáceas de ciclo primavero estival, provenientes de 34 sitios distintos de Turquía ubicados entre los 36° y 41° de latitud norte, y encontraron diferencias entre ellas en la tasa de germinación de las semillas

Por último, el crecimiento pre-emergente es el proceso que asegura la emergencia de las plántulas y depende de varios factores comentados en el capítulo

anterior, pero el más importante de ellos es la profundidad del suelo a la cual se encuentra la semilla (Forcella et al. 2000; Grundy 2003). Este es muy importante ya que condiciona el éxito o el fracaso en la emergencia de la plántula y determina el tiempo que tarda en llegar a la superficie. En este contexto, Benvenuti et al. (2001) encontraron que semillas de *D. sanguinalis* enterradas en macetas y sometidas a una temperatura alternada de 25/30°C, fueron incapaces de emerger cuando se encontraban a más de 6 cm de profundidad. Sin embargo, este efecto no tiene tanta importancia en condiciones de siembra directa continua (sin remoción del suelo) donde la mayor parte de las semillas del banco se encuentran cercanas a la superficie del suelo. Si bien en este caso las semillas pueden ser enterradas a través de los implementos de siembra, tráfico de vehículos, tráfico de animales, movimientos de suelo por desecación y humedecimiento (Forcella et al. 2000), es esperable que en un lote agrícola la proporción de semillas de la población que puede ser enterrada por estas causas sea poco importante.

### 2.1.2 Mecanismo de dormición de las semillas

Muchas especies de la familia de las poáceas tienen dormición impuesta por las cubiertas (Bewley y Black 1994), esto quiere decir que los embriones aislados sin las cubiertas (endosperma, pericarpio, glumas y glumelas) son capaces de germinar inmediatamente luego de la dispersión. Gianfagna y Pridham (1951), Delouche (1956) y Biswas et al. (1978) sugieren que la dormición de *D. sanguinalis* no se debe a una inmadurez del embrión, ni tampoco se debe a una impedancia física para la imbibición, ya que semillas dormidas y no-dormidas absorben cantidades de agua similares. El mecanismo involucrado podría estar relacionado a la restricción impuesta por las cubiertas al intercambio gaseoso o a la presencia, en ellas, de inhibidores químicos de la germinación (Delouche 1956). Según Gallart et al. (2008) la dormición es impuesta por las cubiertas de las semillas y la lemma parece ser la estructura con efectos más importantes, aunque su rol no está claro aún.

Existen numerosos compuestos que son utilizados en condiciones de laboratorio para evaluar el tipo de dormición presente, tales como el agua oxigenada ( $H_2O_2$ ) que promueve la germinación de cereales como la cebada, el trigo y el arroz a través de la oxidación de los inhibidores de la germinación presentes en las cubiertas de las semillas (Ogawa e Iwabuchi 2001). Otro compuesto que puede ser utilizado con un fin similar pero para determinar si la dormición se debe a la producción del ácido absísico (ABA) por parte del embrión es el fluridone. Este compuesto inhibe la síntesis de carotenoides en las plantas que son precursores del ABA (Quatrano et al. 1997), el cual tiene un rol fundamental en la imposición y el mantenimiento de la dormición (Bewley 1997). Así, el uso de fluridone podría reducir la síntesis de ABA en las semillas (Popova y Ridley 1996), estimulando la germinación de las mismas.

En resumen, la información acerca de las condiciones ambientales que favorecen la salida de la dormición, la germinación y la emergencia y los mecanismos responsables de la dormición es escasa y, en su mayoría, fueron realizados con poblaciones del hemisferio norte las cuales pueden mostrar comportamientos distintos a las poblaciones locales. Por lo tanto, es necesario analizar las respuestas de estos procesos en poblaciones y condiciones ambientales locales. Esto servirá para desarrollar modelos de emergencia de *D. sanguinalis* y mejorar las decisiones de manejo (Grundy 2003).

Por lo expuesto, los objetivos de este capítulo fueron i) Establecer las condiciones ambientales (temperatura, luz, agua) que determinan la salida de la dormición, la terminación de la dormición y la germinación de una población de

semillas de *Digitaria sanguinalis* de poblaciones locales y ii) determinar el mecanismo a través del cual es impuesta la dormición en semillas de esta especie.

## 2.2 Materiales y Métodos

Para cumplir con los objetivos se llevaron adelante varios experimentos en condiciones controladas en las cámaras de los laboratorios de FAUBA.

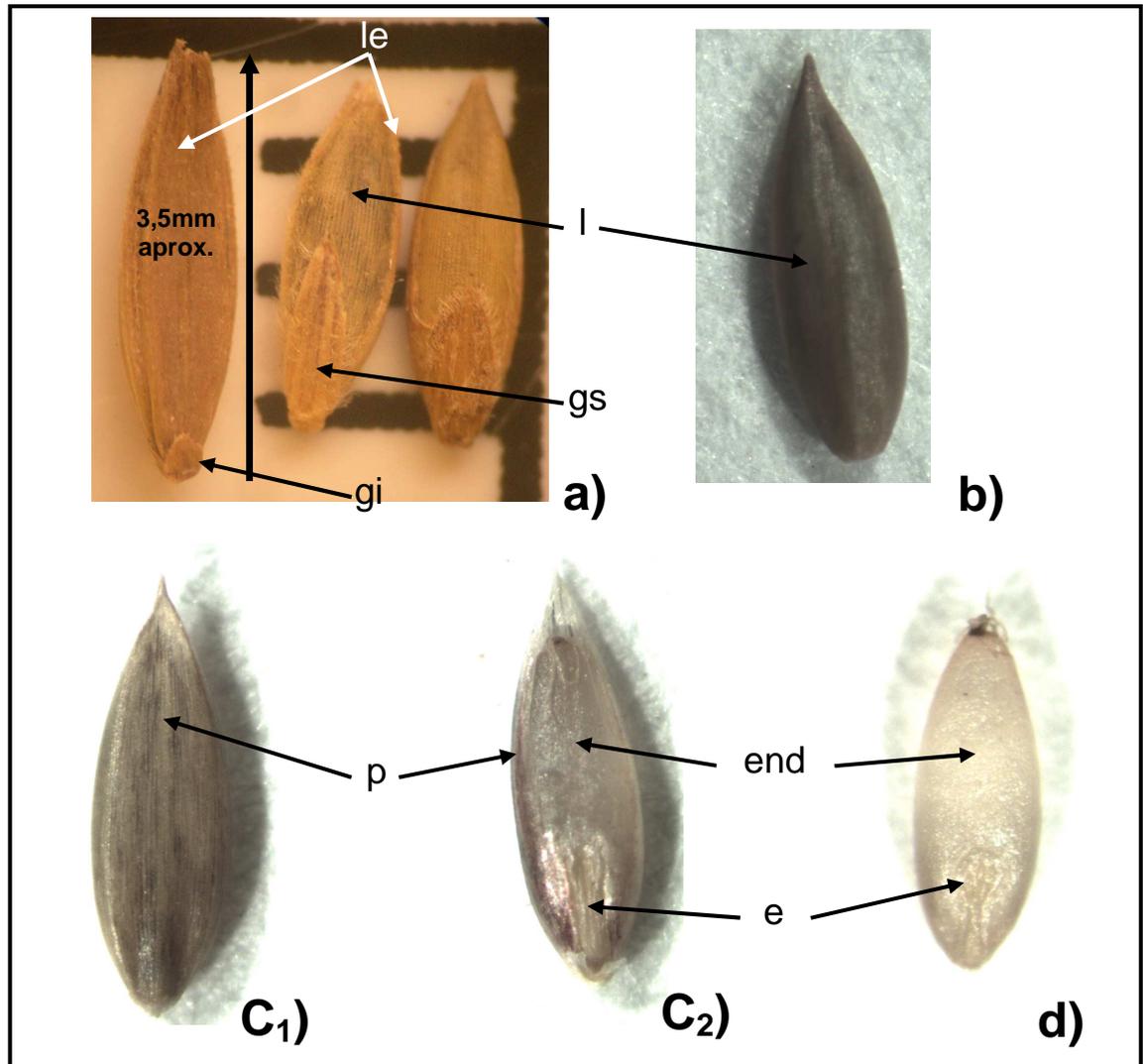
### 2.2.1 Semilla utilizada

La unidad de dispersión de *D. sanguinalis* es usualmente llamada “semilla” pero en realidad es una espiguilla, compuesta por el cariopse recubierto de la lemma y la palea, a estas dos estructuras las recubren la lemma de la flor estéril y las glumas (superior e inferior) que cubren a todas las otras estructuras. A menos que se especifique lo contrario, cuando se haga referencia a la semilla se referirá a la espiguilla completa con todas las cubiertas (Figura 2.1).

Las semillas se recolectaron en el momento de la dispersión natural, en marzo de 2008, 2009 y 2012. La recolección se realizó tal como se describió en el capítulo anterior, en el apartado 1.3.2. Las semillas fueron utilizadas a los 60 días, aproximadamente, de que fueron recolectadas de la planta madre. Salvo en el experimento 5 que se realizó a los 5 meses de dispersadas las semillas. En todos los experimentos la unidad experimental consistió en 50 semillas colocadas en cajas de Petri con dos filtros de papel (Double Rings) y regadas con 4 ml de agua destilada al inicio del experimento. Las cajas de Petri se sellaron con parafilm para evitar la pérdida de agua por evaporación. La germinación se registró hasta que no se observaron más semillas germinadas, se consideró semilla germinada a aquella que presentó la radícula emergida. En el momento del conteo de semillas germinadas se agregó agua destilada cuando fue necesario.

### 2.2.2 Test de viabilidad

En todos los tratamientos las semillas que no germinaron se clasificaron en viables (dormidas) o muertas. Para evaluar la viabilidad de las semillas que no habían germinado al finalizar el experimento y clasificarlas en una de estas dos categorías se realizaron dos tipos de test, el test de tetrazolio y el test de la firmeza. En el experimento 1 del punto 2.2.3.1 se realizó el test de tetrazolio (2, 3, 5-triphenyl tetrazolium chloride test; International Seed Testing Association (ISTA)). Para ello se colocaron las semillas en cajas de Petri (90 mm de diámetro sobre dos papeles de filtro Double Rings), con 5 ml de agua destilada y se las dejaron 24 hs a temperatura ambiente. Luego, con la ayuda de un microscopio (SE Premium 2.8, Micrometrics), se cortaron las semillas transversalmente por encima del embrión con un escalpelo y se las colocó en solución de tetrazolio. Las semillas sumergidas en la solución fueron colocadas durante 26 hs a 30°C constantes. Luego de este tiempo las semillas se cortaron longitudinalmente por el medio del embrión y se evaluó bajo microscopio el grado de tinción de los tejidos del embrión y el escutelo que lo rodea. Las semillas con el embrión y el escutelo teñidos completamente o el escutelo mayormente teñido de rojo, se consideraron viables. Las semillas se consideraron no viables cuando se observaron el embrión y el escutelo no teñidos o levemente teñidos (rosado), o con el embrión teñido parcialmente.



**Figura 2.1** Fotos de: a) espiguilla completa, vista de frente y detrás, b) cariopse encerrado dentro de la lemma y la palea, c) cariopse sin la lemma, cubierto parcialmente por la palea, visto de (1) detrás y (2) de frente y d) cariopse desnudo. (gs: gluma superior, gi: gluma inferior, le: lemma de la flor estéril, l: lemma, p: palea, e: embrión, end: endosperma).

En el resto de los experimentos en las semillas que no germinaron se evaluó la viabilidad de por medio del test de la firmeza, donde cada semilla no germinada es categorizada entre firme y blanda según la resistencia que opongan a la presión mediante un par de pinzas. Se consideraron a las firmes como viables y las blandas como muertas (Taylorson 1970). Dada la gran cantidad de semillas a evaluar, se utilizó este test debido a su rapidez y practicidad comparado con el test de tetrazolio.

### 2.2.3 Respuesta de la salida y terminación de la dormición de las semillas ante distintos factores ambientales

#### 2.2.3.1 Experimento 1: Condiciones que favorecen la salida y la terminación de la dormición

Con el propósito de determinar las condiciones que favorecen la salida de la dormición y la germinación de las semillas de poblaciones locales se realizó un experimento en cámaras con un diseño completamente aleatorizado (DCA) en arreglo factorial con cinco repeticiones. Los factores fueron: i) temperatura de almacenaje (TEA) con tres niveles (5°, 20° y 30°C) y ii) tiempo de almacenaje (TIA) con cuatro niveles (0, 15, 21 y 28 días), siempre en húmedo y en oscuridad.

Para aislar las semillas de la luz las cajas de Petri fueron envueltas con papel de aluminio durante el tiempo que duró el almacenamiento. Una vez que se completó el tiempo de almacenamiento de cada tratamiento se realizaron experimentos de germinación en un diseño completamente aleatorizado (DCA) en arreglo factorial con cinco repeticiones. Los factores fueron temperaturas alternadas (TALT), con tres niveles (8/16 hs: 10°/20°C, 15°/25°C y 20°/30°C) y luz (L), con dos niveles (con y sin luz). Para los tratamientos con luz se retiró el papel de aluminio que envolvía las cajas de Petri durante el almacenamiento y se expusieron las cajas a la luz de 3 tubos fluorescentes de luz blanca (40W) en la cámara de germinación.

#### 2.2.3.2 Experimento 2: Ampliación del rango de temperaturas de almacenaje testado

Con el objetivo de ampliar el rango de temperaturas de almacenamiento al que eran expuestas las semillas para evaluar la salida de la dormición, se realizó un nuevo experimento. El mismo tuvo un diseño completamente aleatorizado (DCA) en arreglo factorial con cinco repeticiones. Los factores fueron i) temperatura de almacenaje (TEA), con dos niveles (10° y 25°C) y ii) tiempo de almacenaje (TIA) con cuatro niveles (0, 15, 21 y 28 días). Las cajas se mantuvieron siempre en húmedo y sin luz. Luego de cumplidos los tiempos de almacenaje, se llevaron las semillas a los distintos tratamientos de germinación de igual manera que en el experimento 1 pero todas las semillas fueron expuestas a la luz.

#### 2.2.3.3 Experimento 3: Efecto de las temperaturas constantes sobre la terminación de la dormición

Para evaluar el efecto de las temperaturas promedio de las temperaturas alternadas evaluadas en los experimentos 2 y 3 se realizó un experimento en un diseño completamente aleatorizado (DCA) con cinco repeticiones. Para ello, en primer lugar se pusieron las semillas durante 30 días a 5°C en húmedo para reducir el nivel de dormición. Los tratamientos fueron 5 temperaturas constantes (12°C, 15°C, 20°C, 25°C y 30°C) y una temperatura alternada de 20/30°C (8/16hs). Todos los tratamientos se mantuvieron con luz y humedad. La temperatura alternada de 20/30°C (8/16hs), se seleccionó de acuerdo a los resultados de los experimentos 1 y 2.

#### 2.2.3.4 Experimento 4: Efecto de la calidad de la luz sobre la terminación de la dormición

Para determinar el efecto de diferentes calidades de luz sobre la terminación de la dormición se realizó un experimento con un diseño completamente aleatorizado (DCA) en arreglo factorial con cuatro repeticiones. Los factores estudiados fueron, (i) distintos regímenes de luz (LUZ), (60 min de luz roja (R), 30 min de luz rojo lejano (30RL), un ciclo de 60 min de luz roja/30 minutos de oscuridad/60 minutos de luz rojo lejano (R-RL) y oscuridad (OSC)) y (ii) tiempo de almacenaje (TIA) (0, 15 y 30 días) a 5°C húmedas y en oscuridad. Cada unidad experimental se preparó bajo luz visible pero

se cubrieron inmediatamente con papel aluminio y sólo se desarrollaron para exponer las semillas a los distintos tratamientos de luz. Antes de implementar los tratamientos de luz se pasó las semillas a temperatura de 25°C constantes durante al menos una hora para homogeneizar la temperatura de todas las cajas al momento de aplicar los tratamientos de luz. Una vez implementados los tratamientos con luz se llevaron las cajas a cámara bajo temperaturas alternadas de 20/30°C (8/16hs) para evaluar la germinación. Dicha temperatura de incubación se seleccionó de acuerdo a los resultados de los experimentos 1 y 2. A los 20 días de aplicados los tratamientos se evaluó la germinación y se dio por finalizado el experimento.

La luz roja (con un pico de emisión en los 660 nm) fue provista por tubos fluorescentes de 40 W (Phillips 40/15, Alemania) en combinación con un filtro de agua y filtros de placas de acetato color rojo. Luz rojo lejano (con una emisión máxima en los 740 nm) fue provista por una lámpara reflectora incandescente de 150 W (Phillips R95, Buenos Aires, Argentina) en combinación con un filtro de agua y un filtro RG9 (Schott, Mainz, Alemania).

### 2.2.3.5 Experimento 5: Ampliación del tiempo de exposición al rojo lejano

Con el objetivo de ampliar el tiempo de exposición de las semillas al rojo lejano y para descartar un posible enmascaramiento de otro de los efectos terminadores de la dormición (temperaturas alternadas), se realizaron dos experimentos en un diseño completamente aleatorizado (DCA) con cuatro repeticiones. Uno de los experimentos se realizó en una cámara a 25°C constante y el otro a temperaturas alternadas de 20/30°C (16/8hs) ambos en oscuridad. Los tratamientos fueron distintos regímenes de luz, 60 min de luz roja (R), 30 min de rojo lejano (30RL), 60 min de rojo lejano (60RL), 120 min de rojo lejano (120RL), un ciclo de 60 min de luz roja/30 minutos de oscuridad/60 minutos de rojo lejano (R-RL) y oscuridad (OSC). Cada unidad experimental se preparó bajo luz visible pero se cubrieron inmediatamente con papel aluminio y sólo se desarrollaron para exponer las semillas a los distintos tratamientos de luz. La temperatura alternada de 20/30°C (8/16hs) se seleccionó de acuerdo a los resultados de los experimentos 1 y 2. Una vez implementados los tratamientos con luz, las cajas se llevaron a las distintas temperaturas de germinación. A los 20 días se evaluó la germinación y se dio por finalizado el experimento.

### 2.2.3.6 Experimento 6: Efecto de los ciclos de humedecimiento-dsecación

Para evaluar el efecto de los ciclos de humedecimiento-dsecación como factores terminadores de la dormición se realizó un experimento en diseño completamente aleatorizado con cinco repeticiones. Los tratamientos fueron 0, 1, 2 y 3 ciclos de 16 horas humedecimiento seguidos de 8 hs de dsecación siempre a 25°C constantes. Luego de finalizados los tratamientos se colocaron las semillas a 20/30°C (8/16hs) con luz para evaluar la germinación.

La dsecación se llevó a cabo quitando las tapas de las cajas de Petri permitiendo que las semillas se sequen naturalmente. Para determinar el tiempo de dsecación, se embebió un grupo de 50 semillas pesadas previamente, luego se dejó secar a 25°C y se pesó periódicamente hasta que alcanzaron su peso original. La rehidratación se realizó colocando 4 ml de agua destilada por cada caja (misma cantidad que la utilizada al iniciar todos los experimentos de germinación). El tiempo necesario para la rehidratación completa se determinó tomando 50 semillas pesadas en seco en una balanza (Denver Instrument, APX-200, resolución 0,1 mg) y luego sumergidas en

agua destilada y pesadas cada 30 minutos hasta que el peso fue constante. Se asumió que en ése momento (aproximadamente 12 hs) las semillas se encontraban completamente embebidas.

### 2.2.4 Mecanismos que actúan en la imposición de la dormición de semillas de *D. sanguinalis*

#### 2.2.4.1 Experimento 1a. Rol de las cubiertas

Para evaluar el rol de las cubiertas en la dormición de las semillas de *D. sanguinalis* se realizó un experimento con un diseño completamente aleatorizado (DCA) con tres repeticiones de 30 semillas cada una. Los tratamientos fueron: i) espiguilla completa (Figura 2.1a), ii) cariopse desnudo (Figura 2.1d), iii) cariopse desnudo pero con las cubiertas al costado y iv) cariopse desnudo pero con un almacenaje previo de 5°C en húmedo durante 30 días en oscuridad. Las semillas se colocaron en cajas de Petri (90 mm de diámetro sobre dos papeles de filtro Double Rings), se les agregó 4 ml de agua destilada al inicio del experimento. Luego se sellaron las cajas con parafilm para evitar la pérdida de agua por evaporación y se las colocó a 20/30°C (8/16hs) con luz. Aquellas que tuvieron un almacenaje previo de 5°C se envolvieron en papel de aluminio para mantenerlas en oscuridad hasta el momento de pasarlas a las temperaturas alternadas. Cada 4 días se evaluó la germinación de las semillas hasta que no se observaron nuevas semillas germinadas. En el momento de la evaluación de la germinación se agregó la cantidad de agua destilada necesaria para mantener el nivel inicial de humedad. Para quitar las cubiertas de las semillas se utilizó un escalpelo (mango nro. 3 y hoja de bisturí nro. 15) y un par de pinzas.

Al finalizar el experimento se testeó la viabilidad de las semillas no germinadas para corroborar que no hayan sido dañadas durante la remoción de las cubiertas.

#### 2.2.4.2 Experimento 1b. Rol de las cubiertas: mecanismos involucrados

Con el objetivo de determinar la incidencia de cada uno de los componentes de las cubiertas (glumas, lemma y palea) en la imposición de la dormición y las causas de dicha dormición, se realizó un experimento con un diseño completamente aleatorizado (DCA) con tres repeticiones de 30 semillas cada una. Los tratamientos fueron: i) espiguilla completa (Figura 2.1a), ii) cariopse desnudo (sin glumas, lemma ni palea, Figura 2.1d), iii) cariopse sin glumas (con la lemma y la palea, Figura 2.1b), iv) cariopse sin las glumas ni la lemma (con la palea, Figura 2.1c) v) cariopse desnudo embebido con una solución de agua y extracto de las cubiertas de las espiguillas, vi) espiguilla completa punzada en el endosperma para permitir el intercambio gaseoso del embrión con el exterior, vii) espiguilla completa con fluridone al 5 µM y viii) espiguilla completa con fluridone al 50 µM.

Las condiciones en que se colocaron las semillas a germinar fueron las mismas que las del experimento anterior. La punción de las semillas se realizó con un punzón en la porción media del endosperma cuidando de no dañar al embrión. El extracto de espiguillas se realizó dejando las cubiertas de 250 semillas sumergidas en agua destilada a 30°C durante 24 hs. Para los tratamientos con fluridone (1-methyl-3-phenyl-5-[3-(trifluoromethyl) phenyl]-4(1H)-pyridinone), se prepararon las soluciones 5µM y 50µM previamente diluyéndolo en acetona al 1% y añadiendo luego la cantidad necesaria de

agua destilada para completar los 4 ml por caja (Yamazaki et al. 1999). Una vez preparados los tratamientos, se colocaron las cajas de Petri en una cámara a 20/30°C (8/16hs) con luz.

Al finalizar el experimento se testeó la viabilidad de las semillas no germinadas para corroborar que no hayan sido dañadas durante la punción o la remoción de cubiertas.

#### 2.2.4.3 Experimento 2. Evaluar la presencia de inhibidores en las cubiertas

Para evaluar la posible presencia de inhibidores oxidables en las cubiertas de las semillas se llevó a cabo un experimento con un diseño completamente aleatorizado (DCA) en arreglo factorial con tres repeticiones. Los factores fueron: i) concentración del agua oxigenada ( $H_2O_2$ ) con cinco niveles (0M; 0,5M, 1M, 1,5M y 2,6M) y ii) tiempo de inmersión en el agua oxigenada con tres niveles (2 horas, 4 horas y 6 horas).

Las soluciones de las distintas concentraciones molares se prepararon utilizando agua oxigenada de 30 volúmenes. Las semillas se sumergieron en dichas soluciones y se retiraron a las 2, 4 ó 6 horas según correspondía a cada tratamiento. Luego de retirarlas se las colocó en cajas de Petri (90 mm de diámetro sobre dos papeles de filtro Double Rings), en grupos de 30 semillas por cada repetición, se les agregó 4 ml de agua destilada y se sellaron con parafilm para evitar la pérdida de agua por evaporación. Luego se evaluó la germinación de las semillas cada 4 días hasta que no se observaron semillas germinadas. En el momento de evaluación de la germinación se agregó la cantidad de agua destilada necesaria para mantener el nivel inicial de humedad.

#### 2.2.5 Análisis estadístico

Los efectos principales y sus interacciones se analizaron a través de un análisis de varianza (ANOVA) usando el paquete estadístico “General Linear Model” (GLM) del Statistical Analysis System versión 8 (StatSoft, Inc. 2007). Antes de realizar el análisis se evaluó si se cumplían los supuestos del ANOVA (homogeneidad de la varianza, observaciones independientes, distribución normal). En los casos en que los supuestos no se cumplieron los datos de porcentaje de germinación fueron transformados mediante el arcoseno para realizar el análisis de varianza (Little y Hills 1975). En las figuras, los valores se presentan como porcentajes previos a la transformación. Cuando el ANOVA fue significativo se utilizó el test de Tukey con un nivel de significancia de  $p < 0,05$  para la separación de medias. Se realizaron ANOVA de dos, tres o cuatro vías según correspondía de acuerdo al número de efectos principales.

## 2.3 Resultados

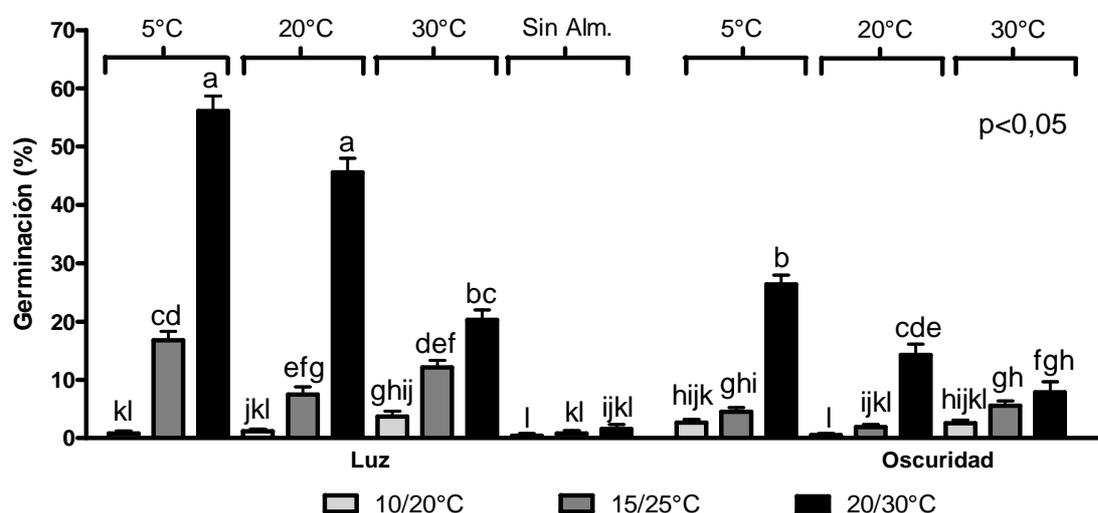
### 2.3.1 Respuesta de la salida y terminación de la dormición de las semillas ante distintos factores ambientales

#### 2.3.1.1 Experimento 1: Condiciones que favorecen la salida y la terminación de la dormición

El análisis de los datos del porcentaje de semillas germinadas mostró interacciones significativas ( $p < 0,05$ ) entre los factores TEA x TALT x L, TIA x TEA y TIA x L (Cuadro Apéndice 2.1). Por lo tanto se procedió a analizar los factores por

separado. El máximo porcentaje de germinación (56%) se alcanzó cuando las semillas fueron expuestas a condiciones de almacenaje de 5°C y 20°C en húmedo, seguidas de temperaturas alternadas de 20/30°C (8/16hs) con luz ( $p < 0,05$ ). Cuando las semillas estuvieron a una temperatura de almacenaje de 30°C, el porcentaje de germinación más alto (20%) se obtuvo con temperaturas alternadas de 20/30°C y con luz. Las semillas que no tuvieron tratamientos de almacenaje (0 días de almacenaje) mostraron los porcentajes de germinación más bajos, independientemente de las temperaturas alternadas a las que estuvieron posteriormente. En oscuridad, las condiciones de 5°C de almacenaje en húmedo y 20/30°C de temperaturas alternadas posteriores fueron las que produjeron los máximos porcentajes ( $p < 0,01$ ) de germinación (26%). No se observaron diferencias entre la mayoría de los tratamientos de germinación a 10/20°C (Figura 2.2).

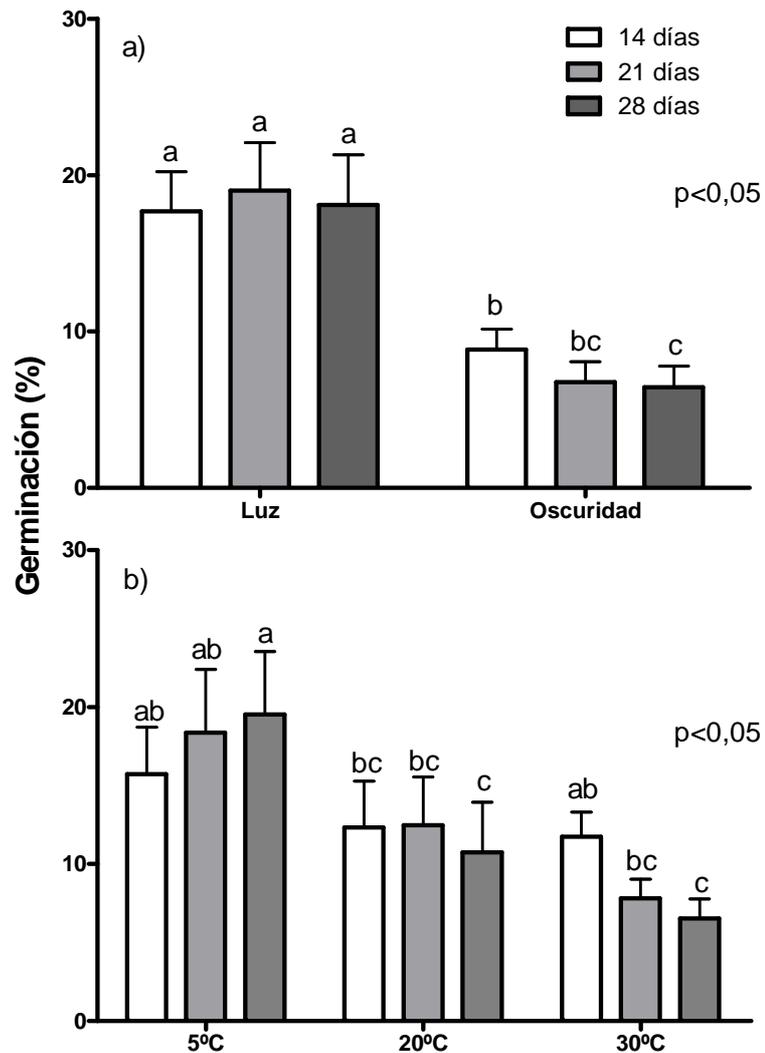
Por otra parte, independientemente de la duración del almacenaje, los tratamientos con luz tuvieron un mayor ( $p < 0,01$ ) porcentaje de germinación que los tratamientos en oscuridad. Un almacenaje a 30°C durante 28 días, generó un menor ( $p < 0,01$ ) porcentaje de semillas germinadas con respecto a un almacenaje durante 14 días (Figura 2.3).



**Figura 2.2** Germinación de semillas de *D. sanguinalis* (%) sometidas a diferentes temperaturas de almacenaje (5°C, 20°C, 30°C y sin almacenaje) y luego incubadas a distintas temperaturas alternadas, 10/20°C, 15/25°C y 20/30°C (8/16hs) con luz u oscuridad. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

### 2.3.1.2 Experimento 2: Ampliación del rango de temperaturas de almacenaje testado

El análisis de los datos mostró interacciones significativas ( $p < 0,05$ ) entre los factores TEA x TIA x TALT (Cuadro Apéndice 2.2). Por lo tanto se procedió a analizar los factores por separado. Las semillas almacenadas a 10°C en húmedo durante 28 días y luego colocadas a temperaturas alternadas de 20/30°C mostraron el mayor porcentaje de germinación (53%) (Figura 2.4). Los porcentajes de germinación obtenidos a 20/30°C fueron, en general, menores que los obtenidos en el experimento 1.



**Figura 2.3** Germinación de semillas de *D. sanguinalis* (%) durante tres periodos de almacenaje (14, 21 y 28 días), (a) incubadas con luz o en oscuridad y (b) para tres temperaturas de almacenaje (5°C, 20°C y 30°C). Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

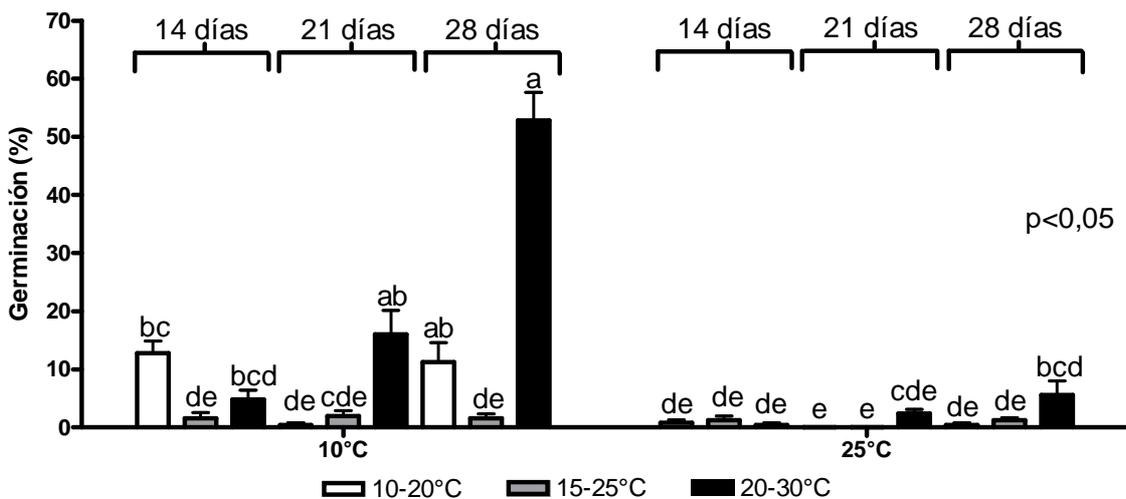
### 2.3.1.3 Experimento 3: Efecto de las temperaturas constantes sobre la terminación de la dormición

Los porcentajes de germinación de las semillas colocadas a germinar a temperaturas constantes fueron muy bajos variando entre el 0% y el 5%. El porcentaje de germinación más alto (35%) se alcanzó con temperaturas alternadas de 20/30°C (8/16hs) (Figura 2.5)

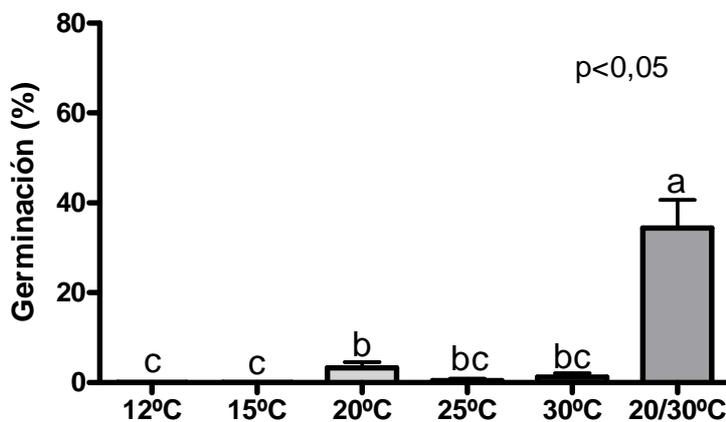
### 2.3.1.4 Experimento 4: Efecto de la calidad de la luz sobre la terminación de la dormición

El análisis de los datos del porcentaje de semillas germinadas mostró interacciones significativas ( $p < 0,05$ ) entre los factores (Cuadro Apéndice 2.3), por lo tanto se procedió a analizar los factores por separado. En primer lugar se observó que las semillas que no tuvieron almacenaje en húmedo prácticamente no germinaron y no

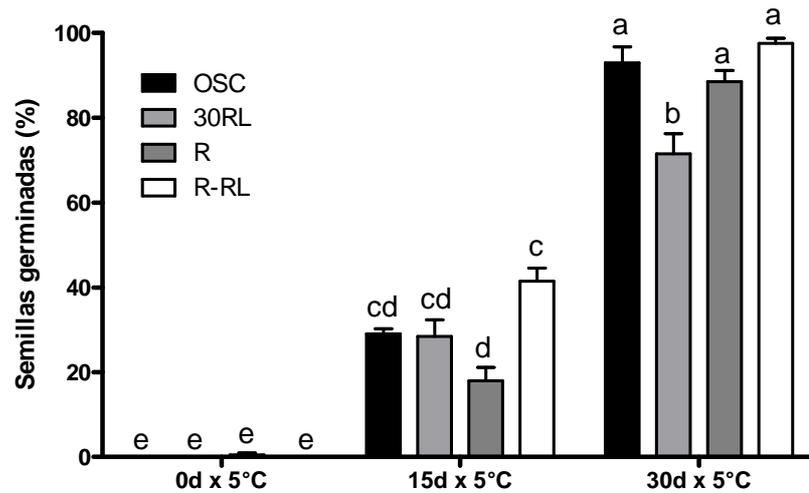
hubo ningún efecto entre los distintos tipos de tratamientos. Cuando fueron almacenadas en húmedo, el porcentaje de germinación aumentó, sin embargo no se observaron diferencias entre las semillas en oscuridad y el resto de los tratamientos. A excepción del almacenaje durante 30 días donde las semillas expuestas a 30 minutos de rojo lejano tuvieron un 21% menos ( $p < 0,05$ ) de semillas germinadas que el resto de los tratamientos. Con este tratamiento de almacenaje en húmedo a 5°C se alcanzó el porcentaje más alto de germinación, de alrededor del 93%. Por otra parte, en el tratamiento R-RL, no se observó un efecto de reversión a causa del rojo lejano ya que el porcentaje de germinación no difirió del tratamiento R y si lo hizo con el RL (Figura 2.6).



**Figura 2.4** Germinación de semillas de *D. sanguinalis* (%) incubadas a distintas temperaturas alternadas, 10/20°C, 15/25°C y 20/30°C (8/16hs) y sometidas a diferentes temperaturas de almacenaje en húmedo (10°C y 25°C). Los valores son las medias y las líneas verticales denotan el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).



**Figura 2.5** Germinación de semillas de *D. sanguinalis* (%) incubadas a distintas temperaturas constantes, 12°C, 15°C, 20°C, 25°C, 30°C y temperaturas alternadas de 20/30°C (8/16hs) con luz. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).



**Figura 2.6** Germinación de semillas de *D. sanguinalis* (%) expuestas a diferentes regímenes de luz, oscuridad (OSC), 60 min de luz roja (R), 30 min de luz rojo lejano (30RL), y un ciclo de 60 min de luz roja/30 minutos de oscuridad/60 minutos de luz rojo lejano (R-RL) con tres duraciones de almacenaje en húmedo a 5°C, 0, 15 y 30 días. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

#### 2.3.1.5 Experimento 5: Ampliación del tiempo de exposición al rojo lejano

No se observaron diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) en el porcentaje de germinación luego de la exposición a diferentes regímenes lumínicos en las semillas puestas a germinar a 25°C constantes y a temperaturas alternadas de 20/30°C (Figura 2.7a y b). Hubo diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) en los porcentajes de germinación entre las dos temperaturas evaluadas, independientemente del tratamiento con luz al que fueron expuestas las semillas. En este sentido, aquellas semillas puestas a germinar a 20/30°C tuvieron en promedio un 15% de germinación mientras que a 25°C los valores de germinación fueron casi nulos (Figura 2.7a).

#### 2.3.1.6 Experimento 6: Efecto de los ciclos de humedecimiento-dsecación

No hubo diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) en el porcentaje de semillas germinadas expuestas a diferentes ciclos de desecación y rehidratación (datos no presentados). Así como tampoco difirieron de las semillas que no fueron expuestas a ningún ciclo alcanzando en promedio valores del 2% de semillas germinadas.

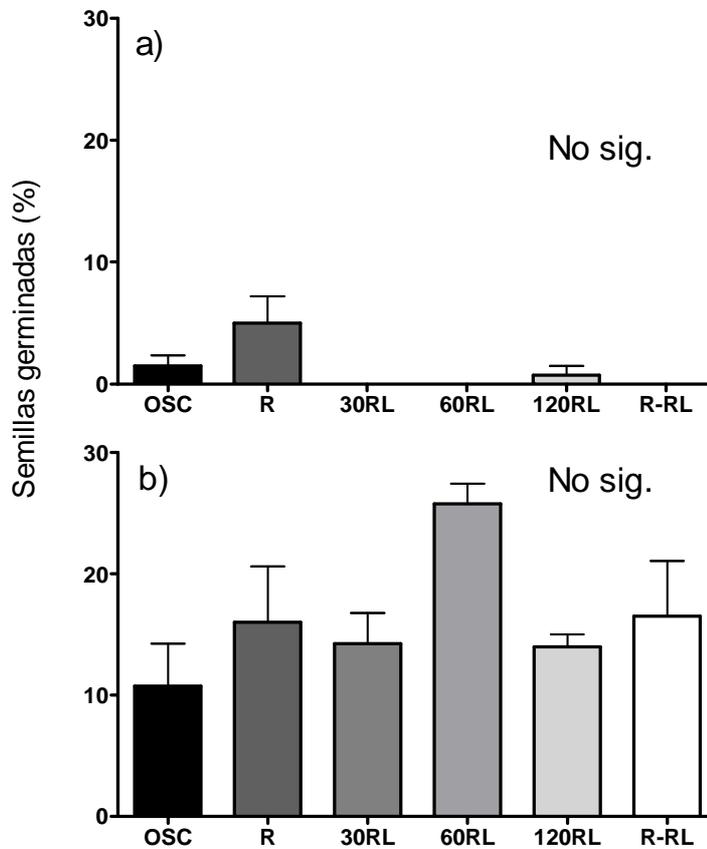
### 2.3.2 Mecanismos que actúan en la imposición de la dormición de semillas de *D. sanguinalis*

#### 2.3.2.1 Experimento 1a. Rol de las cubiertas

Las semillas que no tuvieron tratamiento previo y estaban intactas tuvieron una germinación del 32%, mientras que las que se sometieron previamente a 5°C en húmedo durante 30 días o estaban sin cubiertas tuvieron porcentajes de germinación significativamente mayores ( $p < 0,05$ ). Dichos porcentajes fueron de 77% para las

semillas sin cubiertas, 74% para las desvestidas pero con las cubiertas en la caja y 79% para las que tuvieron un almacenaje en húmedo previo de 5°C (Figura 2.8a).

### 2.3.2.2 Experimento 1b. Rol de las cubiertas: mecanismos involucrados



**Figura 2.7** Germinación de semillas de *D. sanguinalis* (%) expuestas a diferentes regímenes de luz, oscuridad (OSC), 60 min de luz roja (R), 30 min de luz rojo lejano (30RL), 60 min de luz rojo lejano (60RL), 120 min de rojo lejano (120RL), un ciclo de 60 min de luz roja/30 minutos de oscuridad/60 minutos de luz rojo lejano (R-RL) a dos temperaturas de germinación (a) 25°C constantes y (b) temperaturas alternadas de 20/30°C (8/16hs) con luz. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media.

A pesar que se observaron bajos porcentajes de germinación en todos los tratamientos, se observaron diferencias entre los tratamientos. En primer lugar la punción o la remoción de algunas de las cubiertas aumentaron la germinación de las semillas. Por otra parte, las espiguillas completas no germinaron, mostrando diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) con los tratamientos de remoción de la lemma, la palea o ambas. Cuando sólo fueron removidas las glumas la germinación fue baja y no difirió de la germinación de las espiguillas completas. Cariopses desnudos embebidos con extractos de las espiguillas no mostraron diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) con respecto a los cariopses desnudos ni a las semillas punzadas. Las semillas punzadas alcanzaron los mayores valores de germinación (36%). Por último el fluridone no mostró ningún efecto sobre la germinación (Figura 2.8b).

### 2.3.2.3 Experimento 2. Evaluar la presencia de inhibidores en las cubiertas

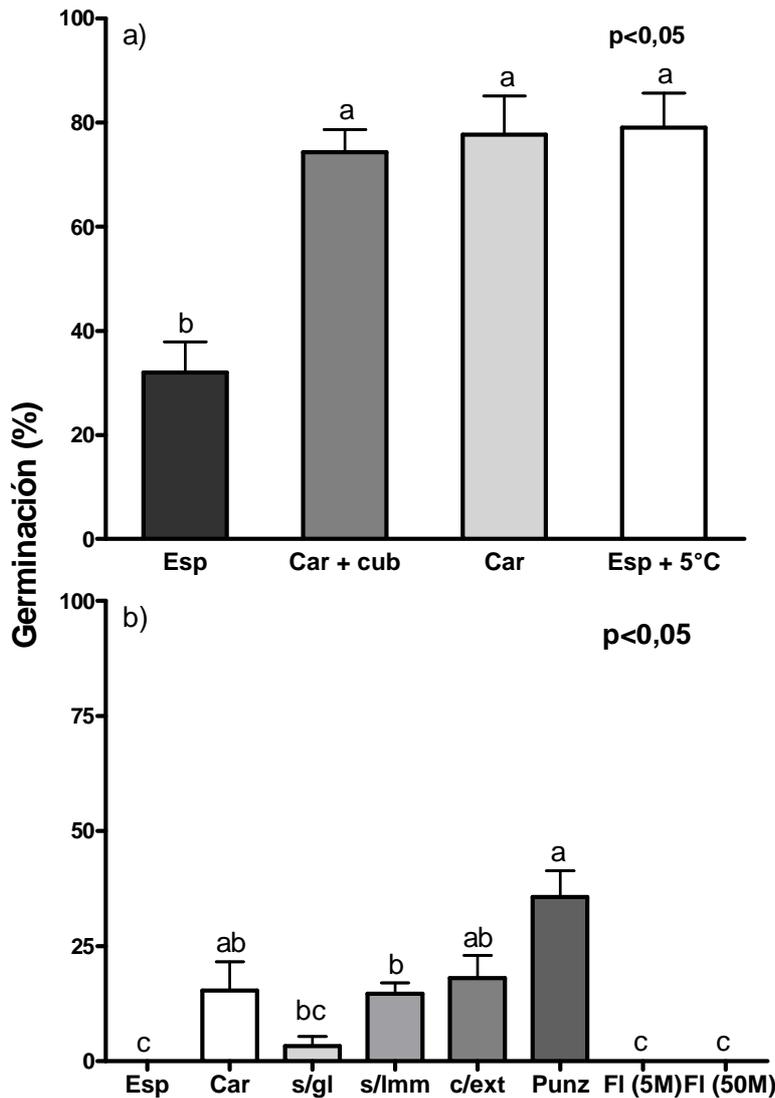
El análisis de varianza mostró que existe una interacción significativa ( $p < 0,05$ ) entre la concentración de agua oxigenada y el tiempo de inmersión en la misma (Cuadro Apéndice 2.4), por lo tanto se procedió a analizar los factores por separado. Las semillas expuestas a una concentración de agua oxigenada 2,6 M presentaron los mayores porcentajes de germinación, 44% en promedio (Figura 2.9), mientras que en las expuestas a una concentración de agua oxigenada 1,5M la germinación fue menor y sólo se diferenció del resto de los tratamientos de menores o nulas concentraciones cuando estuvieron expuestas al agua oxigenada durante 6 horas. A su vez, este último tratamiento es el único que no se diferencia de los tratamientos de concentraciones de 2,6M cuando las semillas estuvieron expuestas durante 2 o 4 horas (Figura 2.9).

## 2.4 Discusión

### 2.4.1 Respuesta de la salida y la terminación de la dormición de las semillas ante distintos factores ambientales

Las semillas de *D. sanguinalis* mostraron una respuesta característica de semillas de malezas primavero-estivales de climas templados, donde la salida de la dormición es promovida por las temperaturas bajas del invierno (Benech-Arnold et al. 2000). De acuerdo con los resultados del presente trabajo, las mejores condiciones para la reducción del nivel dormición de las semillas de *D. sanguinalis* son por lo menos 14 días de almacenaje en húmedo con temperaturas medias de 5° a 20°C, oscuridad y luego temperaturas alternadas 20/30°C. En estas condiciones el porcentaje de germinación obtenido fue entre 45 y 56% (Figura 2.2). A medida que el tiempo de almacenaje a 5°C aumenta, también lo hace el porcentaje de germinación de las semillas (Figura 2.6), este fenómeno se lo denomina estratificación (Baskin y Baskin 2001). Esta respuesta coincide con la encontrada por Batlla et al. (2007), quienes estudiando *Polygonum aviculare*, otra maleza estival cuya dormición es reducida por las bajas temperaturas en humedad, encontraron una relación positiva entre el tiempo de almacenaje a bajas temperaturas y la salida de la dormición.

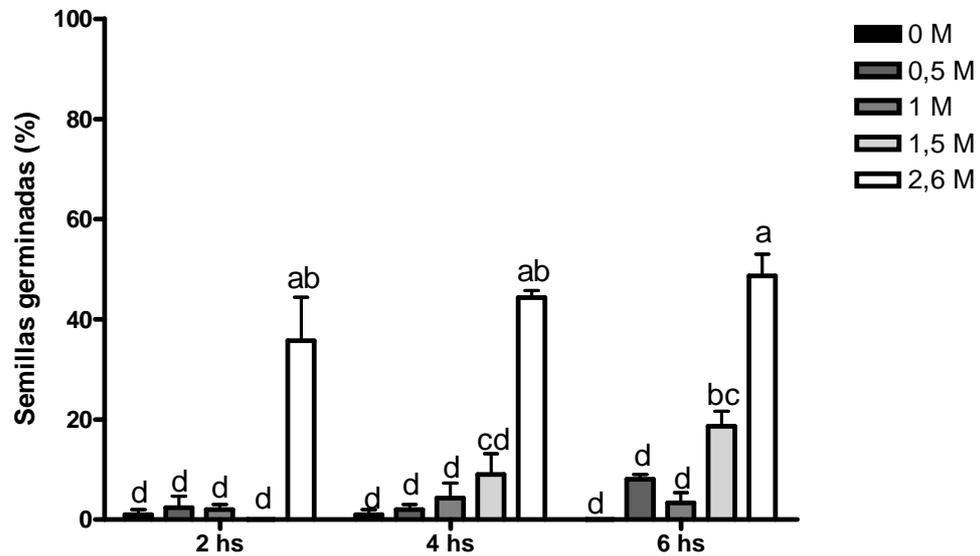
Las condiciones favorables para la salida de la dormición de *D. sanguinalis* coinciden parcialmente con aquellas encontradas por Toole y Toole (1941) y Delouche (1956). Las diferencias entre los resultados obtenidos por estos autores y los obtenidos en este trabajo pueden deberse a que se testearon poblaciones diferentes o se utilizaron rangos de condiciones ambientales levemente distintas. Toole y Toole (1941) encontraron resultados similares (52% de germinación) con temperaturas de almacenaje más bajas (3°C) y períodos de almacenaje más largos (28 días). Delouche (1956) encontró que un almacenaje en arena húmeda a 2-4°C durante 2 meses era suficiente para romper la dormición. Un período de almacenaje prolongado a bajas temperaturas, permite la salida de la dormición de una mayor proporción de semillas, mientras que períodos más cortos de almacenaje, son sólo parcialmente exitosos ya que el número de semillas con bajos niveles de dormición es menor (Delouche 1956).



**Figura 2.8** Germinación de semillas de *D. sanguinalis* (%) incubadas a 20/30°C (8/16hs) con luz, (a) con espiguilla completa (Esp), cariopse desvestido con las cubiertas al lado (Car + cub), cariopse desvestido (Car) y espiguillas con un almacenaje a 5°C previo (Esp + 5°C) y (b) con espiguilla completa (Esp), cariopse desvestido (Car), cariopse sin las glumas (s/gl), cariopse sin la lemma (s/lmm), cariopse desvestido incubado con extracto de glumas (c/ext), espiguillas punzadas (Punz) y embebidas con fluridone al 5µM (FI (5M)) y al 50µM (FI (50M)). Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

Sólo un pequeño porcentaje de las semillas recién dispersadas (con alto nivel de dormición) germinó luego de permanecer 27 días con temperaturas alternadas de 20/30°C y con luz (Figura 2.2). Estos resultados coinciden parcialmente con Toole y Toole (1941) que con temperaturas alternadas de 20/30°C ó 20/35°C no observaron germinación a los 28 días, recién detectaron inicio de salida de dormición a los 56 días y germinación de más del 80% a los 252 días con una tasa mucho menor que aquellas sometidas a almacenaje en húmedo o almacenadas durante un año en seco luego de su dispersión. En la metodología utilizada para la evaluación de la germinación en esta tesis el conteo de semillas germinadas finalizó a los 21 días, mientras que Toole y Toole

(1941) dieron por finalizado el conteo a los 308 días, con valores de germinación del 90%. A diferencia del mencionado trabajo, en nuestro caso el conteo de semillas germinadas finalizó luego de dos conteos sucesivos sin observar semillas germinadas.



**Figura 2. 9** Germinación de semillas de *D. sanguinalis* (%) sumergidas en distintas concentraciones molares de agua oxigenada, 0M, 0,5M, 1M, 1,5M y 2,6M durante 2, 4 y 6 horas. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

Las semillas dormidas sometidas a un almacenaje de 10°C en húmedo y luego a temperaturas alternadas de 20/30°C (8/16hs), mostraron mayores porcentajes de germinación que aquellas con un almacenaje en húmedo a 25°C. Esto se debió a que el almacenaje a 25°C prácticamente no tuvo efecto sobre la salida de la dormición (Figura 2.4), confirmando los resultados del experimento 1 en el que la exposición a temperaturas bajas con humedad (estratificación) promovió la salida de la dormición. En contraposición, Delouche (1956) casi no obtuvo respuesta al almacenaje a 10°C durante 5 días, seguido de temperaturas alternadas de 15/30°C.

A medida que el tiempo de almacenaje en húmedo a 30°C aumentó, el porcentaje de germinación tendió a disminuir (Figura 2.3b). Esto se podría interpretar como una inducción a dormición secundaria, respuesta característica de semillas de malezas de ciclo primavero-estival de clima templado a las altas temperaturas del verano (Benech-Arnold et al. 2000). Este fenómeno fue demostrado en invernáculo por Baskin y Baskin (1977) con *Ambrosia artemisiifolia*, por Dekker (2003) en *Setaria spp.* y en el campo por Masin et al. (2006) en semillas de *D. sanguinalis* enterradas en el suelo.

Puede asumirse, que en ambientes templados, en primavera e inicios de verano la dormición profunda de las semillas de *D. sanguinalis* ya ha sido removida y éstas responden positivamente a las temperaturas alternadas terminadoras de la dormición (Benech-Arnold et al. 2000). En nuestro caso, una vez que el nivel de dormición de *D. sanguinalis* disminuyó, las mejores condiciones para terminar la dormición fueron las temperaturas alternadas de 20/30°C (Figura 2.2). Estos resultados coinciden con los de Toole y Toole (1941), King y Oliver (1994) y Zhang et al. (2012), aunque los dos

primeros encontraron que temperaturas alternadas de 20/35°C y 30/40°C eran también tratamientos exitosos. Sin embargo, a 20/30°C se obtenía una mayor tasa de germinación y mayores valores totales. En cambio, con temperaturas alternadas de 10/20°C y 15/25°C no se alcanzaron los mismos valores de germinación. Esto último coincide con King y Oliver (1994) y Toole y Toole (1941) pero difiere de los resultados de Zhang et al. (2012) quienes encontraron máximos porcentajes de germinación a 15/25°C aunque a una menor tasa que a 20/30°C. Estas discrepancias pueden deberse a las diferencias en la temperatura promedio de los distintos rangos de temperaturas alternadas y a que el proceso de terminación de la dormición y la germinación ocurren casi en simultáneo (Forcella et al. 2000). De este modo, las temperaturas promedio son mayores a 20/30°C (25°C) que a 15/25°C (20°C), y por ello en el primer caso la germinación se da con mayores valores de temperatura promedio que en el segundo generando una mayor tasa de germinación. Por otra parte, se desconoce el nivel de dormición que tenían las semillas del trabajo de Zhang et al. (2012) al momento de evaluar el efecto de las temperaturas alternadas. Por lo tanto, el efecto de las temperaturas alternadas es relativo al nivel de dormición de las semillas, ya que la sensibilidad a las temperaturas alternadas disminuye a medida que disminuye el nivel de dormición (Benech-Arnold et al. 2000, Batlla y Benech-Arnold 2010),

La temperaturas constantes de 12°C, 15°C, 20°C, 25°C y 30°C no generaron aumentos en la germinación como sí lo hizo la alternancia de temperaturas de 20/30°C (Figura 2.5). Estos resultados estarían confirmando el requerimiento de temperaturas alternadas para la ruptura de la dormición en semillas de esta especie. Forcella et al. (2000), utilizando datos de King y Oliver (1994) de emergencia acumulada de *D. sanguinalis* medida a campo a lo largo del tiempo y simulando la ocurrencia de ciclos de alternancia de temperaturas basado en el modelo matemático propuesto por Benech-Arnold et al. (1990b), demostraron que 4 ciclos de temperaturas alternadas de 6°C cada uno simulaban mejor la emergencia medida a campo que la predicción basada en la acumulación del tiempo térmico del modelo de Gompertz. Sugiriendo, junto con los datos presentados en esta tesis, que la alternancia de temperaturas es un factor necesario en la germinación de esta especie. En cambio Zhang et al. (2012) encontraron que temperaturas constantes de 25°C y 30°C eran igualmente exitosas como las temperaturas alternadas. Como se aclaró anteriormente, es probable que nivel de dormición de las semillas utilizadas en el trabajo de Zhang et al. (2013) fuera muy bajo y dada la disminución en la sensibilidad a las temperaturas alternadas para terminar la dormición en semillas con bajo nivel de dormición (Benech-Arnold et al. 2000, Batlla y Benech-Arnold 2010), es esperable una mayor germinación bajo temperaturas constantes elevadas.

El aumento de la germinación de semillas en tratamientos con luz comparada con semillas en oscuridad (Figura 2.2 y 2.3a), concuerda con los resultados de Toole y Toole (1941) en *D. sanguinalis*, de Batlla y Benech-Arnold (2003) en *Polygonum aviculare* y de Widderick et al. (2010) en *Sonchus oleraceus*, entre otros.

Sin embargo, a diferencia de lo destacado en el párrafo anterior, en el experimento 4 no se observó menor germinación en aquellas semillas que estaban en oscuridad (Figura 2.6). Los grupos de semillas utilizados en los dos experimentos provienen de distintos sitios y fueron cosechados en distintos años. Con lo cual el efecto materno puede condicionar la respuesta al ambiente lumínico en el cual se encuentran las semillas al momento de la salida de la dormición y la germinación.

Por otra parte, parecería que una proporción de las semillas de *D. sanguinalis* fueron inhibidas por exposiciones de 30 minutos de luz rojo-lejana. Este efecto se pudo comprobar solamente cuando la dormición de las semillas se encontró en niveles muy

bajos (luego de un almacenaje de 30 días a 5°C en húmedo) (Figura 2.6), ya que en semillas dormidas o parcialmente dormidas no se registró este efecto. Estos resultados coinciden con aquellos reportados por Deregibus et al. (1994) en *Lolium multiflorum* y por Batlla et al. (2000) en *Silene gallica* y *Brassica campestris*. Por otra parte, el alto porcentaje de germinación observado para el tratamiento con luz roja durante 60 minutos seguidos de 30 minutos de rojo-lejano, sugiere que el tiempo de escape fue superado en esos 60 minutos de exposición a la luz roja y el rojo-lejano ya no tiene efecto sobre la inhibición de la germinación (Benech-Arnold et al. 2000).

A diferencia de los resultados del experimento 4 (Figura 2.6), en el experimento 5 (Figura 2.7) no se observó la inhibición de la germinación por la exposición a 30 min de luz rojo lejano. Esto podría deberse a que se utilizaron semillas luego de 5 meses de haber sido cosechadas y almacenadas en condiciones de temperatura constante y en seco las cuales probablemente aún tenían altos niveles de dormición. Semillas de *D. sanguinalis* almacenadas en seco, recién al año de almacenaje, tuvieron valores de germinación similares a aquellos de semillas post-maduradas a 3°C durante 28 días (Toole y Toole 1941). Por lo tanto, al tener bajos porcentajes de germinación (Figura 2.7) debido al alto nivel de dormición, el efecto inhibitorio sobre la germinación del rojo lejano no se puede observar.

Los porcentajes de germinación observados en el experimento 1 (Figura 2.2) fueron, en general, mayores que aquellos observados en el experimento 2 (Figura 2.4). Estas diferencias podrían deberse al hecho de que las semillas de cada experimento fueron recolectadas de diferentes plantas en 2 años distintos. Fenner (1991) muestra varios ejemplos de especies de malezas, donde la dormición de sus semillas varía de acuerdo a las condiciones ambientales experimentadas por las plantas madre en las diferentes campañas para una misma especie. La misma razón podría ser la causa de la gran variación entre los valores de germinación máximos alcanzados en cada experimento de esta tesis.

Del mismo modo, las diferencias entre autores en los valores máximos de germinación obtenidos a 20/30°C (Toole y Toole 1941; King y Oliver 1994), podrían estar relacionados a las condiciones percibidas por las semillas en la planta madre (Fenner 1991). Por ejemplo, Toole y Toole (1941) en su trabajo evaluaron semillas provenientes de distintas plantas recolectadas en el mismo año que muestran variaciones en los porcentajes finales de germinación bajo las mismas condiciones experimentales. Otras diferencias podrían estar relacionadas con las condiciones experimentales. Mientras que en el presente estudio los experimentos se realizaron en cajas de Petri con papel de filtro y con semillas recién dispersadas, Delouche (1956) realizó los tratamientos en arena húmeda y King y Oliver (1994) realizaron los experimentos con semillas que estuvieron almacenadas un año en bolsas de papel a 20°C luego de su dispersión. Como se comentó anteriormente, las semillas almacenadas durante un año en seco tienen valores similares (90%) a aquellos alcanzados por semillas luego de un almacenaje en frío con humedad (Toole y Toole 1941). Por lo tanto, es probable que las semillas utilizadas por King y Oliver tuviesen un nivel de dormición muy bajo dado el tiempo de almacenaje.

Por otra parte, en las condiciones evaluadas no se observó efecto de los diferentes ciclos de desecación-rehidratación sobre la salida de la dormición, ya que no hubo diferencias en la germinación de semillas sometidas a 1, 2 y 3 ciclos de desecación y rehidratación con respecto a las que estuvieron siempre húmedas. Estos resultados difieren con los de Berrie y Drennan (1971) en *Avena sativa* y *Lycopersicon esculentum* y de Lush et al. (1984) en *Clematis microphylla*, quienes encontraron un aumento en la germinación de las semillas sometidas a ciclos de desecación y

rehidratación. Sin embargo, la respuesta a este factor del ambiente puede ser muy variable no sólo entre especies (Ren y Tao 2003, en *Calligonum*) sino también entre variedades de una misma especie (Bai et al. 2011 en *Arabidopsis*).

#### 2.4.2 Mecanismos que actúan en la imposición de la dormición de semillas de *D. sanguinalis*

El efecto de las cubiertas en la imposición de la dormición de las semillas de *D. sanguinalis* es evidente ya que aquellas semillas desvestidas (cariopses) tuvieron porcentajes de germinación similares a los alcanzados por semillas que tuvieron un almacenaje previo de 5°C en húmedo durante 30 días que reduce la dormición (Figura 2.8a). De acuerdo a este mismo experimento, en las cubiertas no habría inhibidores presentes solubles en agua, al menos en las condiciones evaluadas, ya que los valores de germinación alcanzados en el tratamiento con las cubiertas al lado de las semillas desvestidas no difieren de los de las semillas desvestidas sin las cubiertas. Lo mismo sucede con el experimento 1b, donde las semillas incubadas con los extractos de las cubiertas no tuvieron diferencias con aquellas embebidas sólo con agua y sin las cubiertas (Figura 2.8b).

La remoción de la lemma generó un aumento en el porcentaje de germinación con respecto a espiguillas enteras con todas las cubiertas. Al remover sólo las glumas el porcentaje de germinación no difirió de las espiguillas enteras en cambio cuando se removió la lemma o la palea el porcentaje de germinación aumentó (Figura 2.8b). Esto coincide con Gallart et al. (2008) quienes afirman que la lemma sería la responsable, en parte, de la dormición de las semillas. En otras poáceas como la cebada (*Hordeum vulgare*) y la avena (*Avena sativa*) se encontró que las glumelas eran las principales responsables de la imposición de la dormición de las semillas (Lenoir et al. 1986; Corbineau et al. 1986).

Esta restricción a la germinación por parte de las cubiertas no sería por un impedimento físico al crecimiento del embrión, ya que la punción de las semillas fue el mejor tratamiento para desencadenar la germinación en semillas dormidas, alcanzando valores de germinación mayores al de las semillas desvestidas (Figura 2.8b). Este resultado coincide con lo hallado por Gianfagna y Pridham (1951), quienes encontraron que la punción y la escarificación de las semillas de *D. sanguinalis* eran tratamientos exitosos para la salida de la dormición. Estos mismos autores descartaron que la dormición de las semillas esté dada por una restricción a la entrada de agua al embrión, ya que semillas dormidas y no dormidas con las cubiertas eran igualmente embebidas al ser sumergidas en agua. Por otra parte, sugirieron la presencia de inhibidores en las cubiertas de las semillas, ya que cuando sumergieron y lavaron las semillas con agua destilada se promovió la germinación, indicando que se habían lavado alguno/s inhibidor/es de las cubiertas. Sin embargo, en el presente trabajo, cuando las semillas desvestidas se colocaron a germinar junto con las cubiertas o con extractos de las cubiertas de semillas no dormidas (Figura 2.8), no hubo inhibición de la germinación como sería esperable en presencia de inhibidores. Estos resultados coinciden con los encontrados por Gallart et al. (2008). Sin embargo, los métodos para determinar la acción de inhibidores de las cubiertas de las semillas difieren entre el presente trabajo y el de Gianfagna y Pridham (1951), ya que en este trabajo se sumergieron en agua destilada sólo cubiertas de semillas dormidas mientras que en el trabajo de Gianfagna y Pridham (1951) se molieron semillas enteras para preparar la solución.

Las diferencias en los porcentajes de germinación alcanzados entre los experimentos 1a y 1b podrían deberse a que son semillas provenientes de distintos años,

las del experimento 1a fueron cosechadas en el otoño del 2008, y las del experimento 1b fueron cosechadas en el otoño del 2011 con las posibles diferencias interanuales en los niveles de dormición ya mencionadas (Figura 2.8a y b).

Por otro lado, el fluridone no redujo la dormición de las semillas en ninguna de las concentraciones evaluadas en este trabajo (Figura 2.8b). Esto sugiere que la síntesis de ácido absísico no sería la causante del mantenimiento de la dormición, ya que en caso contrario el tratamiento con fluridone, al inhibir dicha síntesis, habría promovido la germinación. En cambio, nada se puede decir del contenido de ácido absísico presente en la semilla al momento de la dispersión, sintetizado en las semillas durante su desarrollo en la planta madre, como causante de la dormición de las semillas dispersadas. Esto difiere de lo reportado por Benech-Arnold et al. (2006) en semillas de cebada, donde encontraron que el fluridone estimula la germinación de semillas dormidas, al inhibir la síntesis de ABA en el embrión.

Se observó un significativo efecto de promoción de la germinación de las semillas de *D. sanguinalis* por efecto del agua oxigenada a valores altos de concentración (2,6M). Cuando la concentración de agua oxigenada fue baja, el efecto del tiempo de exposición sobre la germinación fue indistinto, pero con concentraciones de 1,5M, a mayor tiempo de exposición mayor germinación (Figura 2.9). Esto coincide con lo observado en *Zinnia elegans* (Ogawa e Iwabuchi 2001) o incluso en otras Poáceas como *Oryza sativa* (Naredo et al. 1998) y *Sorghum halepense* (Benech-Arnold et al. 1992). Ogawa e Iwabuchi (2001) asocian el efecto positivo del agua oxigenada en la estimulación de la germinación de semillas dormidas con la presencia de inhibidores en las cubiertas. Según estos autores la capacidad oxidativa del agua oxigenada actuaría descomponiendo por oxidación los posibles inhibidores presentes en las cubiertas, permitiendo que el oxígeno llegue al embrión y germine. Estas ideas explican el hecho de que las semillas sin la lemma, sin la lemma ni la palea o punzadas, disminuyen su dormición y sugieren que existe una barrera a la entrada de oxígeno como podría ser la presencia de inhibidores en las cubiertas (p.ej. polifenoles). En otras poáceas como la cebada (Lenoir et al. 1986) y la avena (Corbineau et al. 1986), las glumelas son las responsables de no permitir la entrada del oxígeno al embrión a través de la presencia de polifenoles que interceptan las moléculas de oxígeno generando una hipoxia al embrión e inhibiendo así la germinación. Al igual que en estas poáceas, la presencia de polifenoles en las cubiertas podría explicar la imposición de la dormición en semillas de *D. sanguinalis*.

En este capítulo se determinaron cuáles son las mejores condiciones de temperatura, luz y humedad para promover la salida de la dormición y la germinación de semillas de *D. sanguinalis* de biotipos locales en condiciones de laboratorio. Estas son, para la salida de la dormición, bajas temperaturas (5°C) y humedad durante al menos 14 días (estratificación). Para la terminación de la dormición, temperaturas alternadas de 20/30°C (8/16hs) y luz visible. Descartando otras variables citadas por la bibliografía como los ciclos de desecación-rehidratación, las temperatura constantes, y pulsos de luz roja o el efecto del rojo lejano. De todas maneras se debe remarcar que las condiciones pueden variar de acuerdo al nivel de dormición de la población de semillas.

Por otra parte, se propuso cuál sería el mecanismo mediante el cual las semillas no podrían germinar inmediatamente luego de ser dispersadas a pesar de tener las condiciones óptimas. Esto se debería a la presencia de inhibidores presentes en las cubiertas al momento de dispersarse, y más específicamente en la lemma de las espiguillas, que capturan el oxígeno y no permiten que llegue al embrión.

Sin embargo, dado que el nivel de dormición de las semillas dentro de una población varía (Probert 1992; Bradford 2002) e incluso puede variar entre distintos

años de acuerdo al ambiente explorado por la planta madre durante el desarrollo de las semillas (Fenner 1991), además de establecer las condiciones óptimas para salir de la dormición y germinar, es conveniente estudiar cuáles son las condiciones ambientales que determinan esos niveles de dormición de la población, y así conocer la respuesta de esa población de semillas a distintos ambientes.

Además, a los fines de estudiar el comportamiento de la maleza en un sistema agrícola, no sólo es importante conocer el nivel de dormición de las semillas para poder estimar los momentos de germinación y emergencia, sino también es importante evaluar la cantidad de semillas producidas que llegan al banco del suelo. Para ello, en el próximo capítulo se estudiarán cuáles son las condiciones ambientales que genera un cultivo de soja, y cómo estas condiciones particulares determinan el nivel de dormición de la población de semillas al momento de la dispersión. También se estudiará cómo la interacción entre el cultivo y la maleza modifica el crecimiento, la estructura y la fecundidad de las plantas de *D. sanguinalis*.

En base a los resultados de este capítulo sería de gran utilidad la elaboración de un modelo del tipo mecanístico, que permita predecir los sucesivos pasos desde la llegada de las semillas al suelo hasta la germinación, y sobretodo el momento de emergencia de las mismas. Un modelo que considere los efectos del ambiente en el que se encuentra la semilla sobre los procesos demográficos de la especie, sería de gran utilidad para poder diseñar estrategias de manejo y/o de control. De esta manera se podría, en el corto plazo, reducir la incidencia de las plantas de *Digitaria sanguinalis* en el cultivo que acompañen, y en el largo plazo, reducir los niveles poblacionales de la maleza en el lote.

## **CAPÍTULO 3**

Interacciones entre *Digitaria sanguinalis* y el cultivo de soja

### 3.1 Introducción

Entre el cultivo y las malezas que lo acompañan hay distintos tipos de interacciones posibles, y dentro de las interacciones posibles las más estudiada en los agroecosistemas son las interacciones competitivas, ya sea por recursos lumínicos (radiación) o edáficos (agua y nutrientes) (Grime 1977; Tilman 1982). Sin embargo, la mayoría de los trabajos son unidireccionales ya que consideran únicamente el efecto de una maleza o grupo de malezas sobre el rendimiento de un cultivo (Radosevich et al. 2007) a causa de la competencia por los recursos y no viceversa.

Además de las interacciones competitivas ocurren otro tipo de interacciones que son no competitivas, y dentro de estas se encuentran aquellas interacciones en las que un individuo o grupo de individuos, modifican el ambiente térmico (temperatura) y lumínico (calidad de luz) en el que crecen otros individuos (Green-Tracewicz et al. 2011). Esta modificación del ambiente térmico y lumínico puede generar modificaciones morfológicas o fisiológicas entre individuos vecinos (Kasperbauer 1987; Ballaré et al. 1987; Casal et al. 1987; Ballaré 1999).

Si bien *Digitaria sanguinalis* es considerada una maleza problemática en una gran variedad de cultivos en diversas regiones del planeta, los trabajos que evalúan las interacciones competitivas de esta maleza con los cultivos son escasos. Algunos ejemplos son los trabajos de Monks y Schulteis (1998) en el cultivo de sandía, Fu y Ashley (2006) en el cultivo de ají y Oreja y González-Andújar (2007b) en el cultivo de soja, en los que se evalúa el efecto que tiene la maleza sobre el rendimiento de un cultivo a causa de la competencia por los recursos. Guglielmini (2010) evaluó por un lado el efecto del cultivo de soja sobre un grupo de malezas, entre ellas *D. sanguinalis*, y por otro lado el efecto de éstas sobre el cultivo y observó que, plantas de *D. sanguinalis* creciendo en competencia plena con plantas de soja disminuían su biomasa total en un 80% aproximadamente comparado con plantas de la maleza creciendo solas. Por otra parte, las plantas de la maleza mostraron una mayor distribución de fotoasimilados hacia estructuras reproductivas cuando competían con la soja. Sin embargo, a pesar de esta mayor retranslocación de fotoasimilados hacia estructuras reproductivas, la cantidad total de semillas producidas por planta disminuyó un 75% bajo competencia con el cultivo.

Las interacciones competitivas están moduladas por la cantidad de recursos disponibles por planta y por la capacidad de las plantas para capturarlos. En este sentido, las prácticas de manejo relacionadas con la estructura del cultivo, como por ejemplo la densidad de siembra, el arreglo espacial, la fecha de siembra y la elección del genotipo, tienen un gran impacto sobre la captación de recursos del ambiente aéreo (luz) y subterráneo (agua y nutrientes). Así, el arreglo espacial de las plantas en un cultivo, determinado por la distancia entre surcos y entre plantas dentro de cada surco, influye en la competencia por recursos entre el cultivo y las malezas (Burnside 1979). En lotes de soja enmalezados, Mulugeta y Boerboom (2000) y Knezevic et al. (2003) encontraron menor rendimiento del cultivo a mayor distancia entre surcos, en cambio en lotes sin malezas no encontraron diferencias, demostrando que la reducción de la distancia entre surcos mejora la habilidad competitiva del cultivo.

Por otra parte, la elección de genotipos de distinto grupo de madurez, con distinta respuesta al fotoperíodo y por lo tanto distinta duración del ciclo (Egli 1997), tendrán distintos períodos de generación y producción de hojas. Dichas diferencias

pueden modificar la estructura del canopeo y el período de tiempo en el cual coexisten las malezas y el cultivo compitiendo por recursos en un sitio.

En cuanto a las interacciones no competitivas (temperatura, calidad de la luz), si bien su importancia ha sido demostrada en numerosas especies, no hay trabajos que evalúen los efectos de este tipo de interacciones entre los cultivos y *D. sanguinalis*. Por otra parte, la importancia relativa de cada uno de los factores competitivos (radiación, agua y nutrientes) y no competitivos (temperatura, humedad, relación R-RL y de otros menos explorados como la luz azul), modificados por el cultivo de soja con distintas estructuras (grupo de madurez del cultivar y el arreglo espacial de las plantas) sobre el nivel de dormición de semillas de *D. sanguinalis*, no ha sido estudiada aún.

Los objetivos de este capítulo fueron: i) Estudiar de qué manera la estructura del cultivo de soja, determinada por el grupo de madurez del cultivar y el arreglo espacial de las plantas, modifica la disponibilidad de recursos y el microclima debajo del canopeo a través de alteraciones de las señales térmicas y lumínicas que perciben las plantas de *D. sanguinalis*. ii) Analizar cómo estos cambios afectan la estructura de las plantas de *D. sanguinalis*, especialmente la ubicación de las semillas (dentro o sobre el canopeo) y las señales percibidas por ellas. iii) Determinar la importancia relativa de cada uno de los factores modificados por el cultivo en la dormición de las semillas desarrolladas en la planta madre.

## 3.2 Materiales y Métodos

Para cumplir con los objetivos propuestos se realizaron experimentos manipulativos en condiciones semi-controladas en el campo experimental de la FAUBA y pruebas de germinación de las semillas en cámaras del Laboratorio de Semillas de la FAUBA (ver capítulo 1).

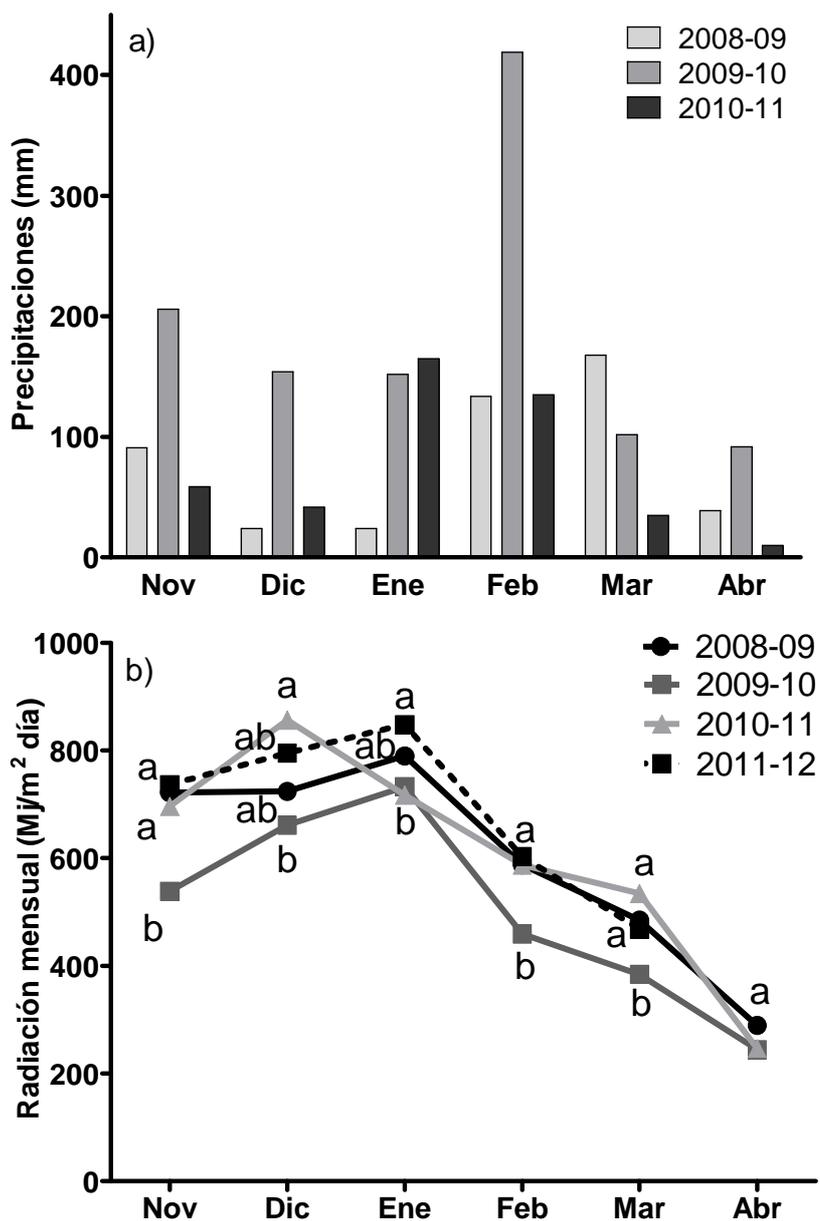
### 3.2.1 Condiciones meteorológicas del sitio experimental

La campaña agrícola 2008-09 (de noviembre del 2008 a abril del 2009) fue levemente más cálida que las otras dos, ya que la temperatura media en toda la campaña fue 1°C mayor. En cuanto a las temperaturas máximas y mínimas promedio de cada mes, también fueron mayores en la campaña agrícola 2008-09. Sin embargo las diferencias entre las máximas y las mínimas promedio mensuales fueron prácticamente las mismas en las tres campañas (Cuadro 1.1). En cuanto a las precipitaciones, la campaña agrícola 2009-10 tuvo más del doble de precipitaciones que las otras dos (Figura 3.1a), destacándose el mes de febrero del 2010 con más de 400 mm. La radiación incidente acumulada durante todo el ciclo de la campaña 2009-10 fue menor ( $p < 0,01$ ) que en 2008-09 y 2010-11. Incluso comparando mes por mes, sólo hubo dos meses en los que la radiación incidente no fue menor con respecto a las otras dos campañas (enero y abril) (Figura 3.1b).

### 3.2.2 Experimento 1: Efecto del cultivo de soja sobre el ambiente y la maleza

Durante las campañas agrícolas 2008-09, 2009-10 y 2010-11 se realizaron experimentos en condiciones semi controladas, con un diseño en bloques completamente aleatorizados en un arreglo factorial con tres repeticiones en 2008-09 y con cinco repeticiones en 2009-10 y 2010-11. En 2008-09 los factores estudiados

fueron: i) cultivo con dos niveles (con y sin cultivo), ii) grupo de madurez del cultivar con dos niveles (GMIII y GMIV), iii) distancia entre surcos (DES) con dos niveles (angosta: 0,15 m y ancha: 0,45 m). En 2009-10 y 2010-11 los factores estudiados fueron: i) cultivo con dos niveles (con y sin cultivo), ii) grupo de madurez del cultivar con dos niveles (GM III y GMIV), iii) distancia entre surcos con dos niveles (angosta: 0,175 m y ancha: 0,52 m) y iv) arreglo espacial del cultivo con dos niveles (homogéneo y con “gaps” o faltantes de plantas).



**Figura 3.1** (a) Datos de precipitaciones mensuales (mm) y (b) radiación incidente mensual ( $\text{Mj}/\text{m}^2 \text{ día}$ ) registradas durante los meses en que hubo experimentos en el campo en las tres campañas agrícolas 2008-09, 2009-10, 2010-11 y 2011-12. Letras distintas indican diferencias significativas entre campañas para un mismo mes. A los puntos superpuestos les corresponde la misma letra.

En las tres campañas, aproximadamente una semana antes de la siembra, se laboreó el suelo con un disco y luego (el 3 de noviembre de 2008, el 27 de noviembre de 2009 y el 17 de noviembre de 2010) se sembró el cultivo de soja. En todos los casos la siembra se realizó a mano, salvo en la campaña agrícola 2009-10 donde se realizó con sembradora experimental de 5 cuerpos. Las parcelas tuvieron 1,8 m de ancho por 2 m de largo en 2008-09 y 1,8m de ancho por 1,5 m de largo en 2009-10 y 2010-11. Cuando el cultivo se encontraba en estado  $V_C$  (Fehr y Caviness, 1977), se ralearon plantas de soja de manera tal de que quedaran 40 plantas  $m^{-2}$ . Luego del raleo, en 9 sitios por parcela, se sembraron las semillas de *D. sanguinalis* en el entresurco, colocando unas 10 semillas por sitio, para luego ralear y dejar 1 plántula por sitio, de manera tal que queden 9 plántulas por parcela de edad similar y equidistantes.

Con la intención de asegurar el éxito del establecimiento de las plántulas en el campo y tener un número de plantas por parcela y de semillas a cosecha de cada tratamiento adecuado, en la campaña agrícola 2009-10 se sembraron previamente las semillas en bandejas de germinación con sustrato (Dynamics, Sustrato 1) y una vez que alcanzaron el estado de plántula fueron transplantadas a los sitios definitivos en el entresurco del cultivo cuando este se encontraba en estado  $V_3$ . En esta campaña agrícola para evitar la interacción de las raíces de la maleza de las del cultivo se enterraron tubos de acetato de (15 cm de largo por 12 cm de diámetro) dentro de los cuales se transplantaron las plántulas de la maleza. Esta metodología sólo se realizó en este año porque, al ser un año con muchas precipitaciones se perdieron muchas plantas a causa del exceso hídrico dentro del volumen de tierra contenido en el tubo de acetato.

### 3.2.2.1 Determinaciones

A lo largo del ciclo del cultivo se evaluó quincenalmente la radiación interceptada por el cultivo y la maleza con un radiómetro (Cavadevices, BAR-RAD 100), la relación R-RL dentro y sobre el canopeo con un sensor (SKR 110 660/730 sensor, Skye Instruments Ltd ), la temperatura y humedad del aire mediante sensores y data loggers (Cavadevices, IP65, 4 canales en 2008-09 y Schwyz, DAT 10 en 2009-10 y 2010-11) ubicados a unos 15 cm de la superficie del suelo en medio del entresurco bajo el canopeo y a 120 cm del suelo, sobre el canopeo. A partir de los registros horarios de temperatura y humedad relativa se calculó la temperatura y humedad relativa media, máxima y mínima diarias para todo el ciclo evaluado.

La radiación interceptada por el cultivo se midió periódicamente, entre las 11 y las 13 hs en días diáfanos, midiendo primero el valor de radiación incidente sobre el canopeo y luego bajo el canopeo, colocando la barra del radiómetro en diagonal a los surcos con un extremo tocando un surco y el otro extremo de la barra tocando el surco vecino. Una vez obtenidos los datos de radiación incidente sobre y dentro del canopeo se calculó el porcentaje de radiación interceptada por el cultivo:

$$RI = [(a - b) / a \times 100]$$

Donde *RI* es el porcentaje de radiación interceptada por el cultivo, *a* es la cantidad de fotones por centímetro cuadrado por segundo medida sobre el canopeo y *b* es la cantidad de fotones por centímetro cuadrado por segundo medida bajo el canopeo.

La medición de la relación R-RL se realizó entre las 11 y las 13 hs en días diáfanos, en el entresurco con orientación SO-NE, primero sobre el canopeo y luego bajo el canopeo. Para ello se registraron 3 mediciones en cada estación de muestreo, colocándose el sensor hacia arriba, luego hacia la derecha y luego hacia la izquierda

registrando los valores observados en cada caso. Luego se obtenía un valor promedio de las tres mediciones (arriba, izquierda y derecha) por cada estación de muestreo correspondiente a cada tratamiento para cada fecha. Paralelamente, se registraron los estados ontogénicos del cultivo de soja de acuerdo a la escala de Fehr y Caviness (1977).

La producción final de biomasa aérea y el rendimiento del cultivo de soja por metro cuadrado, se determinó cosechando un metro cuadrado de cada parcela cortando las plantas a ras del suelo con una tijera de podar y dejando 10 cm de los bordes de la parcela. Las muestras se colocaron dentro de bolsas de polipropileno en la estufa de secado a 70°C hasta peso constante. Luego se trillaron las plantas manualmente para separar los granos de la biomasa y se pesó cada fracción por separado en una balanza (Sartorius, BP3100S, resolución 0,01 g).

En el estado de floración de la maleza, determinado por la observación de las anteras expuestas de por lo menos el 50% de las plantas, se midió la altura de las plantas desde el suelo hasta la base de la panoja. Al finalizar el ciclo del cultivo, en el estado de cosecha comercial (aproximadamente unos 7 días luego de R8) se determinó el número de vástagos totales y reproductivos, la biomasa aérea y la cantidad de semillas por planta. En este último caso se muestrearon todas las plantas de cada parcela para obtener un único valor de semillas por planta de cada parcela.

La cosecha de semillas se inició una vez comenzada la dispersión natural de las semillas de la maleza y se realizó cada 10 días hasta la cosecha del cultivo. Con las semillas cosechadas de cada planta se formó una muestra compuesta por parcela, discriminando aquellas provenientes de panojas ubicadas bajo el canopeo de aquellas ubicadas por encima del canopeo, en los casos en que hubo suficiente cantidad de semillas para cosechar bajo el canopeo. Luego se pesaron las semillas en una balanza (Denver Instrument, APX-200, resolución 0,1 mg), para registrar el peso de mil semillas antes de someterlas a pruebas de germinación para determinar el nivel de dormición de las mismas.

Debido a que las plantas de la maleza creciendo con el cultivo producían poca cantidad de semillas fue imposible hacer los análisis de germinación en cámara para cada uno de los tratamientos por separado, por lo tanto se decidió agrupar las semillas provenientes de plantas creciendo con el cultivo en una única categoría de semillas de plantas con cultivo y compararlas con el nivel de dormición de semillas de plantas creciendo sin cultivo.

### 3.2.3 Experimento 2: Efecto de la calidad de la luz sobre la dormición

En los años 2011 y 2012, para determinar el efecto de la calidad de la luz sobre la dormición de las semillas, se realizaron dos experimentos en condiciones semi controladas en macetas con un diseño factorial completamente aleatorizado con 5 repeticiones. Los factores fueron i) cultivo (GMIII, 40 pl m<sup>-2</sup>, a 35 cm entre surcos) con 2 niveles (con y sin cultivo), ii) tipo de filtros con 4 niveles (filtro de luz roja, filtro de luz azul, filtro opalescentes y sin filtro). Las macetas eran de 7 litros de capacidad y se rellenaron con una mezcla de arena y suelo en una proporción 1:1 por volumen. Cada una contenía 1 planta de la maleza y se enterró a nivel del suelo en el entresurco del cultivo de soja.

Para filtrar la luz se usaron planchas de acetato de color verde y amarillo con picos de absorbancia aproximada en los 690 nm y 470 nm para filtrar la luz roja y azul respectivamente, tratando de imitar la absorción de radiación por parte del cultivo (Figura 1.2). La absorbancia, transmisión y reflexión de las planchas de acetato se

midieron con un espectrofotómetro (Spectronic Inc, Genesis II) de manera de asegurar que las bandas espectrales que se querían afectar eran las deseadas y se midió la relación R-RL que generan los filtros con un sensor Skye (Landrindod Wells, SKR 110). Los filtros se colocaron a partir de la emergencia de las panojas envolviendo cada panoja con un cono formado con alguno de los filtros según correspondía a cada tratamiento, uniéndolos a la panoja en su base, permitiendo la libre circulación de aire alrededor de las semillas. Se colocaron de 3 a 5 conos por planta, sólo en aquellas panojas con las anteras visibles de manera que todo el desarrollo de las semillas transcurriera con el filtro. Para determinar si había algún efecto no deseado de los filtros en la intercepción de radiación, la temperatura y/o la humedad no relacionados con la calidad de luz se utilizaron filtros opalescentes.

### 3.2.3.1 Determinaciones

Las semillas recolectadas fueron sometidas a una prueba de germinación, para evaluar el nivel de dormición de las mismas.

### 3.2.4 Experimento 3: Simulación del efecto del cultivo sobre la intercepción de la radiación y la dormición de las semillas

En los años 2011 y 2012 se realizaron dos experimentos en condiciones semi controladas en macetas con un diseño completamente aleatorizado con 5 repeticiones para simular el efecto del cultivo sobre la intercepción de la radiación y la dormición de las semillas en la planta madre de *D. sanguinalis*. Los tratamientos fueron: sin sombreado (100% de radiación incidente sobre la maleza, Rinc), sombreado del 50% (50% de Rinc) y sombreado del 80% (20% de Rinc). En el año 2012 en los tratamientos con sombreado, al momento de recolectar la semillas se diferenciaron panojas creciendo sobre y debajo del sombreado.

Las semillas recolectadas, en el ciclo agrícola anterior y almacenadas a temperatura ambiente se sembraron en macetas de 7 litros enterradas a nivel del suelo (re llenas con una mezcla de arena y suelo en una proporción 1:1 por volumen), en grupos de a 5 semillas por maceta para ralear luego de la emergencia a una plántula por maceta.

Antes de la emergencia de las primeras panojas (cuando se observó las primeras vainas engrosadas de los vástagos reproductivos), se cubrieron las plantas completas con las redes media sombra según correspondía a cada tratamiento. Para los tratamientos de panojas sobre la media sombra se realizó un corte de la media sombra de manera que algunas panojas pudiesen sobresalir por encima de la misma y recibir la radiación solar directa.

Durante el experimento las parcelas o macetas se mantuvieron libres de otras malezas manualmente y se regaron periódicamente para que no exista restricción hídrica.

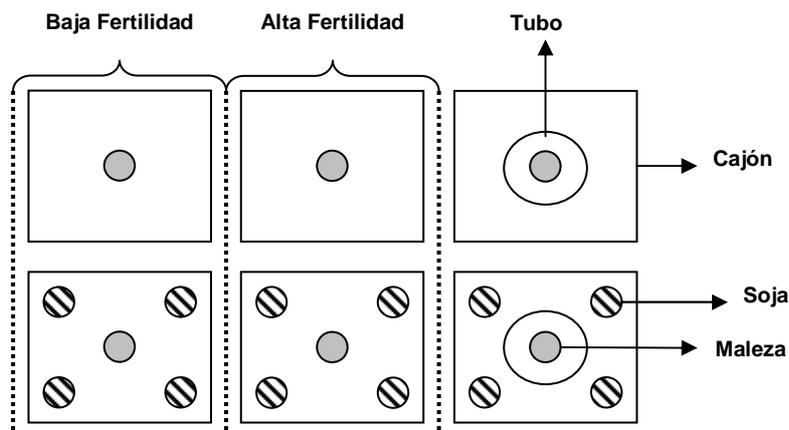
### 3.2.4.1 Determinaciones

Las semillas cosechadas se llevaron a cámara para determinar el grado de dormición. Por otra parte se tomaron registros de la temperatura y la humedad bajo las redes media sombra utilizadas para generar el sombreado con sensores y data loggers (Schwyz, DAT 10).

### 3.2.5 Experimento 4: Efecto de la competencia por nutrientes

En los años 2011 y 2012 se realizaron dos experimentos factoriales completamente aleatorizados con 3 repeticiones, para estudiar el efecto de la competencia por nutrientes. Los factores estudiados fueron i) cultivo de soja con dos niveles (con o sin cultivo), ii) nivel de fertilidad con tres niveles (baja, alta fertilidad y con aislación de las raíces de la maleza) (Figura 3.2). Grupos de 10 semillas de *D. sanguinalis* se sembraron en cajones para luego dejar sólo una por cajón de fenología similar entre cajones. En el tratamiento con cultivo, cada planta de la maleza estuvo rodeada de cuatro plantas de soja de la variedad DM3070 (GMIII) sembradas en cada esquina de los cajones, el 13 de enero en el 2011 y el 12 de enero en el 2012. Los cajones (30 cm x 30 cm x 22 cm) se llenaron con una mezcla de arena y suelo en una proporción 1:1 por volumen, con alto (con fertirriego NPK) o bajo (sin fertirriego NPK) nivel de fertilidad.

Para poder cuantificar el efecto de la competencia lumínica se realizó la aislación de las raíces de la maleza sembrando semillas de la maleza en un tubo de plástico de 12 cm de diámetro y 22 cm de largo, enterrado en el centro del cajón. A los cajones de estos tratamientos se les aplicó fertilización y riego de la misma manera que a los de los tratamientos de alto nivel de recursos. Al inicio de la dispersión natural se cosecharon las semillas.



**Figura 3.2** Diagrama de los tratamientos realizados en el experimento 4, cada uno de ellos constaba de 3 repeticiones asignadas aleatoriamente.

#### 3.2.5.1 Determinaciones

Las semillas cosechadas se llevaron a una cámara para determinar el nivel de dormición. Además se cosecharon las plantas y se determinó el número de vástagos totales, la biomasa aérea y la cantidad de semillas por planta.

### 3.2.6 Experimento 5: Efecto de la presencia del cultivo y su relación con la fenología de la maleza

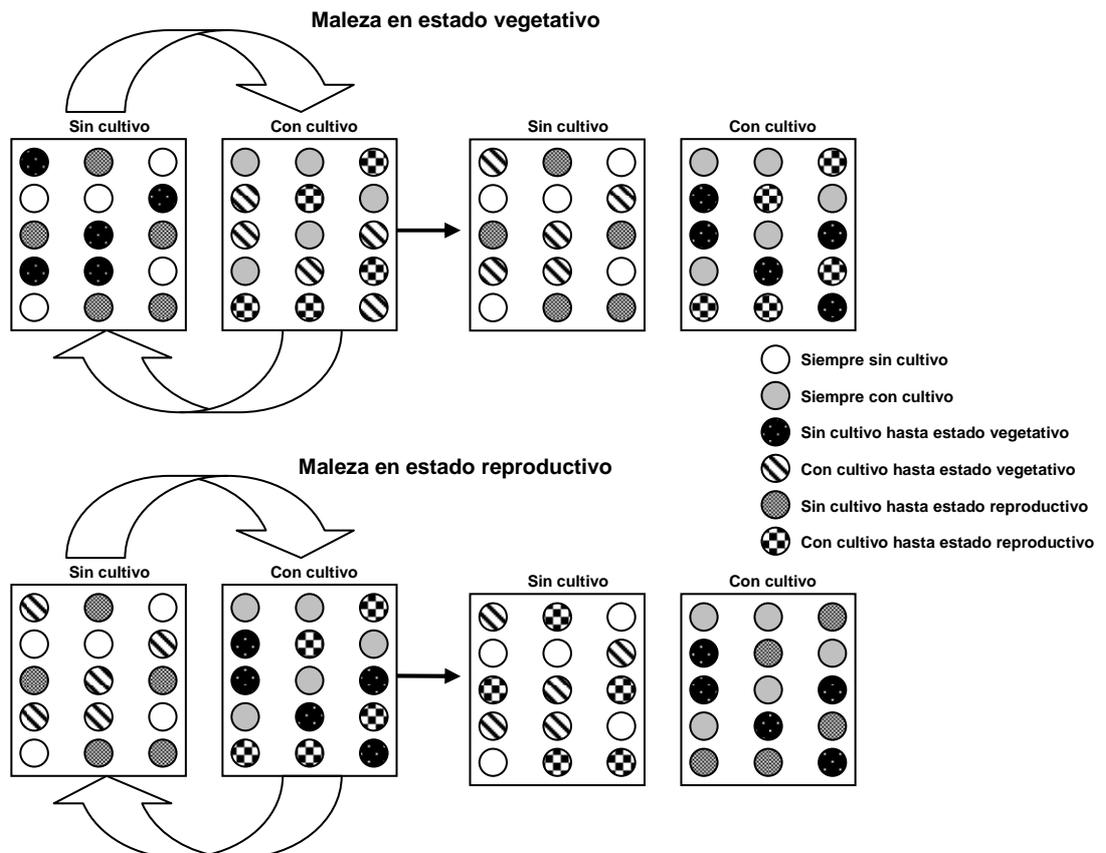
En los años 2011 y 2012 se realizaron dos experimentos en condiciones semi controladas, en macetas, con un diseño completamente aleatorizado con 5 repeticiones para determinar si el efecto de la presencia del cultivo sobre la dormición de las semillas de la maleza ocurre en un estado temprano, tardío o ambos. Los tratamientos fueron

distintos momentos fenológicos en que la maleza crece con el cultivo: i) con cultivo durante la etapa vegetativa de la maleza (32 días desde la emergencia de la maleza) ii) sin cultivo durante la etapa vegetativa de la maleza, iii) con cultivo al inicio de la etapa reproductiva de la maleza (emergencia de las primeras panojas, 52 días desde la emergencia de la maleza), iv) sin cultivo al inicio de la etapa reproductiva de la maleza, v) siempre con cultivo y vi) siempre sin cultivo.

El 6 de enero de 2011 y el 27 de diciembre de 2011 se sembró soja de la variedad DM3070 (GMIII), a 35 cm entre surcos en un suelo previamente disqueado. Una vez emergido el cultivo (estado Vc), se raleó de manera que lograr una densidad de 40 pl m<sup>-2</sup>. Al mismo tiempo, se sembraron semillas de la maleza en macetas de 7 litros (con una mezcla de arena y suelo en una proporción 1:1 por volumen), en grupos de 5 semillas, y se ralearon las plántulas para lograr una planta por maceta de fenología similar. Un grupo de 30 macetas (5 repeticiones por cada tratamiento) se enterró a nivel del suelo en el entresurco del cultivo. Las macetas se fueron retirando en distintos momentos fenológicos según los tratamientos y al mismo tiempo que se retiraban las macetas con malezas creciendo junto con el cultivo se colocaban macetas con plantas que habían estado creciendo aisladas (sin la presencia del cultivo) (Figura 3.3).

### 3.2.6.1 Determinaciones

Una vez cosechadas las semillas se llevaron a cámaras para determinar el grado de dormición de cada grupo de semillas provenientes de cada tratamiento.



**Figura 3.3** Diagrama esquemático describiendo los tratamientos realizados en el experimento 5.

### 3.2.7 Pruebas de germinación para evaluar el nivel de dormición de las semillas

Inmediatamente luego de la cosecha, en todos los experimentos se evaluó el nivel de dormición de las semillas cosechadas en cámaras de germinación a 20/30°C (8/16hs) con luz (condiciones consideradas óptimas de acuerdo a los resultados de los experimentos relacionados con el objetivo 1 de esta tesis). La unidad experimental consistió en 50 semillas colocadas en cajas de Petri con dos filtros de papel (Double Rings) y regadas con 4 ml de agua destilada al inicio del experimento. Las cajas de Petri se sellaron con parafilm para evitar la pérdida de agua por evaporación. La germinación se registró hasta que no se observaron más semillas germinadas, considerando semilla germinada a la que presentó la radícula emergida. Cada vez que se realizó el conteo de semillas germinadas se agregó agua destilada cuando fue necesario. La viabilidad de las semillas que no germinaron fue evaluada por el test de la firmeza ya detallado en el capítulo 2.

### 3.2.8 Cosecha de semillas

La cosecha de las semillas de *D. sanguinalis* que se encontraban próximas a dispersarse naturalmente se realizó sacudiendo suavemente las panojas de todas las plantas de cada tratamiento en una bolsa de papel. Luego fueron almacenadas en bolsas de papel en un ambiente fresco y seco hasta su posterior evaluación de la germinación.

### 3.2.9 Análisis de los datos

Los efectos principales y sus interacciones se analizaron mediante análisis de varianza y cuando los efectos fueron significativos las medias se compararon con el test HSD Tukey ( $p < 0,05$ ) utilizando el programa estadístico Statistix 7.0 (Analytical Software 2000) para las variables biomasa aérea por planta, vástagos por planta, relación vástagos totales / vástagos reproductivos y porcentaje de semillas germinadas. Antes de efectuar el análisis se chequeó la homogeneidad de varianzas y cuando fue necesario, por falta de homogeneidad, se procedió a transformar los datos por la raíz cuadrada o mediante una función logarítmica ( $\log X + 1$ ) según correspondía en cada situación. En el caso de los porcentajes de germinación se transformaron mediante el arcoseno (Little y Hills 1975). Al momento de construir las figuras se utilizaron los datos sin transformar. Los porcentajes de radiación interceptada y relación R-RL se analizaron en cada campaña para cada fecha de medición.

Entre las variables número de semillas y biomasa aérea por planta se realizó un análisis de regresión con el mismo programa estadístico.

Los datos ambientales del experimento 1 se analizaron mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP), utilizando PC-ORD Multivariate Analysis of Ecological Data Versión 5.0. (McCune & Mefford 1999). El ACP contribuye a identificar la combinación de variables ambientales (variables respuesta) que mejor representa las diferencias entre tratamientos (Cuadro 3.1) y su relación con las variables fenométricas de las malezas (variables explicatorias). Las variables explicatorias utilizadas fueron la biomasa, los vástagos totales y vástagos reproductivos por planta y el porcentaje de dormición de las semillas de *Digitaria sanguinalis*. (Cuadro 3.2). Las asociaciones entre los ejes del ordenamiento de las variables respuesta y las variables explicatorias se representaron mediante un diagrama de vectores “biplot”. Cuanto mayor es la porción de variación explicada por los dos componentes principales graficados, mayor es la exactitud de su interpretación.

**Cuadro 3.1** Valores medios y desvío estándar de las variables respuesta del ACP. Temperatura media (Temp Media), temperatura máxima media (Temp Máx Media), temperatura mínima media (Temp Mín Media), temperatura alternada media (Temp Alt Media), relación R-RL con el cultivo en estado R3 (R-RLR3), en R5 (R-RLR5), en R7 (R-RLR7), radiación incidente con el cultivo en estado R3 (RINCR3), en R4 (RINCR4), en R6 (RINCR6) y en R7 (RINCR7).

<b>Variables respuesta</b>	<b>Media</b>	<b>Desvío estándar</b>
Temp Media	23,6	1,7
Temp Máx Media	31,7	4,7
Temp Mín Media	18,6	1,8
Temp Alt Media	13,1	5,5
R-RLR3	0,2	0,2
R-RLR5	0,1	0,2
R-RLR7	0,4	0,1
RINCR3	10,4	8,9
RINCR4	4,7	9,61
RINCR6	2,1	2,58
RINCR7	4,6	2,52

**Cuadro 3.2** Valores medios y desvío estándar de las variables numéricas candidatas a explicatorias del ACP.

<b>Variables explicatorias</b>	<b>Media</b>	<b>Desvío estándar</b>
Biomasa	47,5	115,12
Vástagos totales/planta	61,1	149,03
Vástagos reprod./planta	48,0	129,59
Germinación	24,2	28,32

### 3.3 Resultados

#### 3.3.1 Efecto de la estructura del cultivo de soja sobre el ambiente debajo del canopeo

##### Experimento 1

##### 3.3.1.1 Temperatura

Durante la campaña 2008-09 (Figura Apéndice 3.1) no se detectaron diferencias significativas entre los distintos tratamientos para los valores de temperaturas medias, máxima y mínima diaria. En cuanto a la alternancia de temperatura diaria promedio (Figura Apéndice 3.4a), si bien sólo se encontraron diferencias significativas ( $p < 0,01$ ) de los tratamientos GMIV a 0,15m con respecto a los de GMIII a la misma distancia y las mediciones sobre el canopeo (Cuadro 3.3), se observó que entre el tratamiento sobre el canopeo y el resto de los tratamientos bajo el canopeo hubo distintos ambientes térmicos, ya sea en la temperatura máxima, mínima o promedio.

**Cuadro 3.3** Valores de temperatura máxima (Máx) media, mínima (Mín) media, promedio y alternada (Alt) media en los tratamientos de la campaña 2008-09. Los valores entre paréntesis son los desvíos estándares. Valores entre filas de una misma columna con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo a test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

<b>CAMPAÑA 2008-09</b>				
<b>Temperatura (°C)</b>				
<b>Tratamiento</b>	<b>Máx media</b>	<b>Mín media</b>	<b>Promedio</b>	<b>Alt media</b>
GMIII 0,15m	26,8 (2,4) a	17,9 (2,0) a	21,7 (1,6) a	9,8 (2,7) a
GMIII 0,45m	26,9 (2,8) a	17,6 (1,8) a	21,4 (1,4) a	9,4 (2,5) ab
GMIV 0,15m	26,7 (1,7) a	18,1 (1,8) a	21,7 (1,4) a	8,2 (1,9) b
GMIV 0,45m	26,7 (2,4) a	17,7 (1,8) a	21,1 (1,4) a	9,2 (2,6) ab
Sobre Canopeo	30,5 (2,6) a	20,9 (2,5) a	25,7 (2,2) a	9,6 (2,6) a

Durante la campaña 2009-10 (Figura Apéndice 3.2) sólo se vieron diferencias significativas entre las temperaturas medidas sobre el canopeo y bajo el canopeo ( $p < 0,01$ ) para los valores de temperaturas medias, máxima, mínima y alternadas diarias pero no hubo diferencias entre tratamientos (Cuadro 3.4) (Figura Apéndice 3.4b).

Durante la campaña 2010-11 (Figura Apéndice 3.3) hubo diferencias significativas ( $p < 0,01$ ) entre las temperaturas medias medidas sobre el canopeo y bajo el canopeo de los tratamientos de GMIII a 0,52m y GMIII a 0,175m con gap. No hubo diferencias entre los distintos tratamientos en las temperaturas mínimas. En cambio la temperatura máxima media medida sobre el canopeo fue superior al resto de las temperaturas medidas bajo el canopeo. En cuanto a la alternancia diaria promedio de temperaturas sólo se encontraron diferencias significativas ( $p < 0,01$ ) entre la alternancia medida sobre el canopeo y el resto de las alternancias medidas bajo el canopeo, unos 10°C aproximadamente (Cuadro 3.5) (Figura Apéndice 3.4c).

**Cuadro 3.4** Valores de temperatura máxima (Máx) media, mínima (Mín) media, promedio y alternada (Alt) media en los tratamientos de la campaña 2009-10. Los valores entre paréntesis son los desvíos estándares. Valores entre filas de una misma columna con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo a test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

<b>CAMPAÑA 2009-10</b>				
<b>Temperatura (°C)</b>				
<b>Tratamiento</b>	<b>Máx media</b>	<b>Mín media</b>	<b>Promedio</b>	<b>Alt media</b>
GMIII 0,175m	34,3 (4,6) a	20,8 (2,8) a	25,9 (1,8) a	13,8 (6,1) a
GMIII 0,175m GAP	35,3 (4,9) a	20,8 (2,9) a	26,0 (1,9) a	20,4 (2,9) a
GMIV 0,175m	34,4 (4,9) a	20,4 (2,9) a	25,9 (1,9) a	13,8 (6,6) a
GMIV 0,52m	34,8 (4,6) a	20,4 (3,0) a	25,9 (1,8) a	14,4 (6,3) a
Sobre Canopeo	41,5 (4,9) b	14,7 (3,2) b	22,9 (2,6) b	26,8 (5,8) b

**Cuadro 3.5** Valores de temperatura máxima (Máx) media, mínima (Mín) media, promedio y alternada (Alt) media en los tratamientos de la campaña 2010-11. Los valores entre paréntesis son los desvíos estándares. Valores entre filas de una misma columna con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo a test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

<b>CAMPAÑA 2010-11</b>				
<b>Temperatura (°C)</b>				
<b>Tratamiento</b>	<b>Máx media</b>	<b>Mín media</b>	<b>Promedio</b>	<b>Alt media</b>
GMIII 0,175m	28,6 (3,6) a	18,8 (2,2) a	23,0 (1,9) ab	9,8 (3,9) a
GMIII 0,175m GAP	28,1 (4,0) a	18,7 (2,2) a	22,6 (2,0) b	9,4 (4,2) a
GMIII 0,52m	28,2 (3,9) a	18,4 (2,3) a	22,6 (2,0) b	9,8 (4,2) a
GMIII 0,52m GAP	30,7 (5,5) a	18,5 (2,3) a	22,6 (2,2) ab	12,2 (6,0) a
GMIV 0,175m	28,8 (3,9) a	19 (2,3) a	23,1 (1,9) ab	9,8 (4,3) a
GMIV 0,52m	28,9 (3,6) a	18,7 (2,2) a	23,0 (1,9) ab	10,2 (4,0) a
Sobre canopeo	34,6 (6,6) b	17,8 (2,5) a	24,2 (2,8) a	16,7 (7,0) b

### 3.3.1.2 Humedad relativa

Durante la campaña 2009-10 se observó una mayor humedad relativa media en el tratamiento GMIII a 0,175m que las mediciones sobre el canopeo o en el tratamiento GMIII a 0,175m con gap. Este último tratamiento también tuvo una menor humedad relativa media que el tratamiento GMIV a 0,52m. Los tratamientos GMIII y GMIV a 0,175m tuvieron una mayor humedad relativa mínima que el resto de los tratamientos (Cuadro 3.6) (Figura Apéndice 3.5).

**Cuadro 3.6** Valores de humedad relativa media y mínima media en los tratamientos de la campaña 2009-10. Los valores entre paréntesis son los desvíos estándares. Valores entre filas de una misma columna con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo a test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

<b>CAMPAÑA 2009-10</b>		
<b>Humedad Relativa (%)</b>		
<b>Tratamiento</b>	<b>Media</b>	<b>Mínima</b>
GMIII 0,175m	84,1 (16,6) a	57,1 (18,3) a
GMIII 0,175m GAP	80,6 (17,8) c	36,6 (14,9) b
GMIV 0,175m	82,2 (18,3) abc	53,4 (19,7) a
GMIV 0,52m	83,4 (16,8) ab	38,7 (17,2) b
Sobre Canopeo	81,6 (22,7) bc	38,9 (13,1) b

Durante la campaña 2010-11, se observó una menor humedad relativa media sobre el canopeo que en los tratamientos bajo canopeo. El tratamiento del GMIII a 0,175m con gap tuvo una mayor humedad relativa media que el resto de los tratamientos y el GMIII a 0,52m con gap tuvo la menor. En cuanto a la humedad relativa mínima no se observaron diferencias significativas entre los distintos tratamiento (Cuadro 3.7) (Figura Apéndice 3.6).

**Cuadro 3.7** Valores de humedad relativa media y mínima media en los tratamientos de la campaña 2010-11. Los valores entre paréntesis son los desvíos estándares. Valores entre filas de una misma columna con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo a test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

<b>CAMPAÑA 2010-11</b>		
<b>Humedad Relativa (%)</b>		
<b>Tratamiento</b>	<b>Media</b>	<b>Mínima</b>
GMIII 0,175m	87,0 (10) bc	70,7 (17,0) a
GMIII 0,175m GAP	90,4 (8,8) a	77,0 (16,6) a
GMIII 0,52m	88,5 (9,0) b	71,9 (17,4) a
GMIII 0,52m GAP	85,5 (10,6) c	65,2 (20,9) a
GMIV 0,175m	87,4 (8,9) b	72,3 (15,2) a
GMIV 0,52m	87,1(8,9) bc	68,9 (17,6) a
Sobre canopeo	81,4 (12,3) d	56,8 (21,8) a

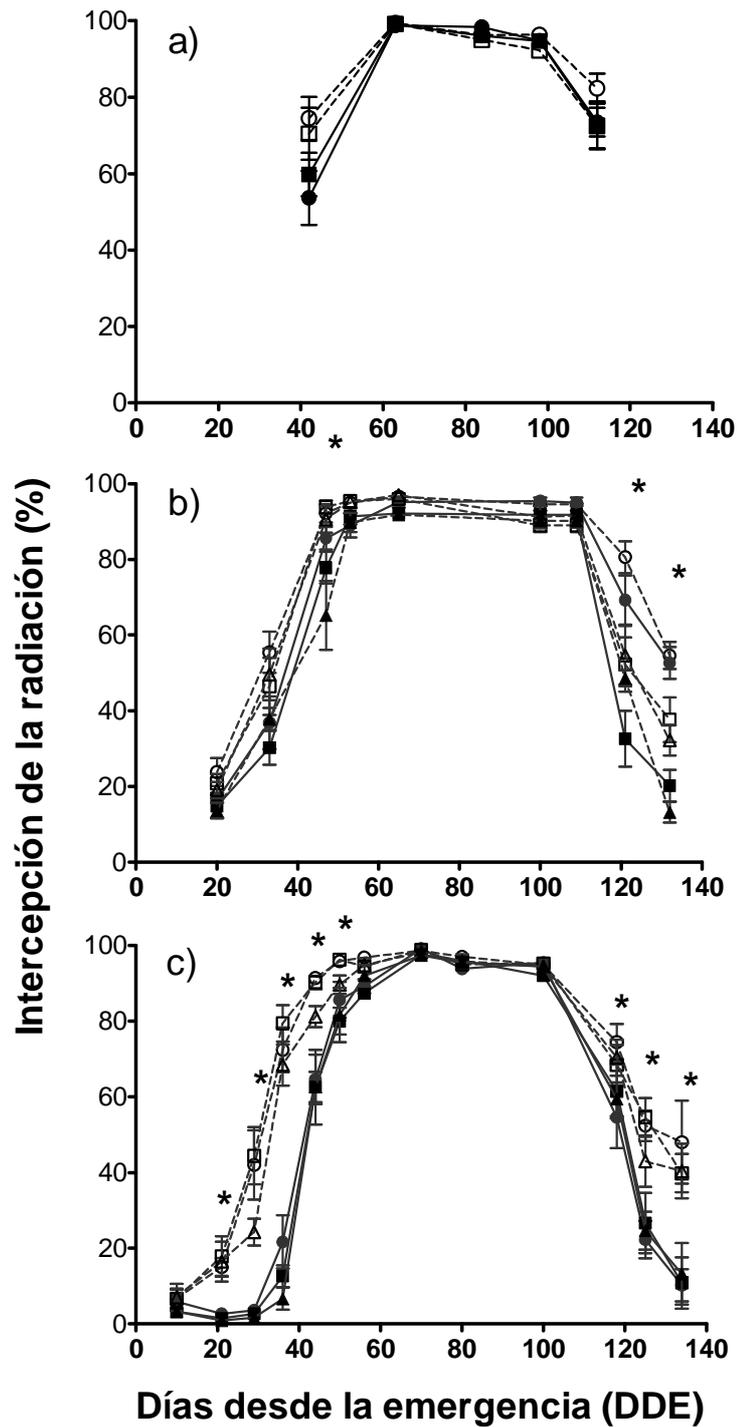
### 3.3.1.3 Radiación

El cultivo de soja redujo la radiación incidente sobre la maleza en más del 95% en casi todos los tratamientos, menos en el sembrado a 0,52m con gap en la campaña 2009-10. Este valor se alcanzó alrededor de los 65 días desde la emergencia (DDE) del cultivo (estado R3-R4) en las tres campañas agrícolas de experimentos (Figura 3.4).

En la campaña agrícola 2008-09 no se observaron diferencias entre los tratamientos correspondientes a la distintas estructuras de cultivo (combinación distancia entre surcos y grupos de madurez).

En la campaña agrícola 2009-10 se observaron diferencias entre tratamientos a los 47 días de emergido el cultivo, donde el tratamiento GMIII sembrado a 0,52m con gap interceptó menor radiación que el resto de los tratamientos, excepto el GMIII a 0,52m sin gap (Figura 3.4b). Luego a medida que avanzó el ciclo del cultivo no hubo diferencias entre tratamientos hasta los 121 días DDE, donde los tratamientos GMIII a 0,52m con y sin gap interceptaron menos radiación que el GMIV a 0,175m. A los 132 DDE las diferencias anteriores se mantuvieron y el tratamiento GMIII a 0,52m con gap también mostró menos intercepción de radiación que los tratamientos GMIII a 0,175m con y sin gap (Figura 3.4b).

En la campaña agrícola 2010-11 las diferencias entre tratamientos comenzaron a partir de los 21 DDE, donde los tratamientos sembrados a una distancia de 0,52m interceptaron menos radiación que aquellos que estaban sembrados a una distancia entre surcos de 0,175m (Figura 3.4c). Estas diferencias se mantuvieron hasta los 50 DDE donde el tratamiento GMIV a 0,52m ya no mostró diferencias en la intercepción de la radiación con respecto a los tratamientos con una distancia entre surcos de 0,175 m. A los 56 DDE la única diferencia entre tratamientos se observó entre los tratamientos GMIII a 0,52m y el GMIV a 0,175m, donde el primero tuvo una menor intercepción de radiación que el segundo. Luego no se observaron diferencias entre los tratamientos hasta los 118 DDE donde los tratamientos GMIII y GMIV a 0,175 m tuvieron una mayor intercepción de radiación que el GMIII a 0,52m. Y el GMIV a 0,175m que el GMIII a 0,52m con gap. A los 125 DDE los tratamientos sembrados a 0,52m tuvieron menor intercepción de radiación que aquellos sembrados a 0,175m, a excepción del que se sembró a 0,175m con un gap. Hacia final del ciclo, a los 134 DDE, el GMIV a 0,175m mantuvo una mayor intercepción de radiación que aquellos sembrados a 0,52m. No así aquellos sembrados con GMIII a 0,175m (Figura 3.4c).



**Figura 3.4** Radiación interceptada debajo del canopeo con relación a la radiación incidente sobre el canopeo expresada en porcentaje (%) para las tres campañas agrícolas (a) 2008-09, (b) 2009-2010 y (c) 2010-11 para los tratamientos grupos de madurez (GM) GM III (■), GMIV (●), con gaps (▲), distancia entre surcos (DES) ancha (símbolos y líneas llenos) y angosta (símbolos vacíos y líneas punteadas).

### 3.3.1.4 Relación R-RL

En las tres campañas agrícolas, 2008-09, 2009-10 y 2010-11, hubo una reducción en la relación R-RL a causa de la presencia del canopeo del cultivo (Figura 3.5). En la campaña agrícola 2008-09, a los 72 DDE el tratamiento GMIII a 0,45m tuvo una mayor relación R-RL que los tratamientos a 0,15m (Figura 3.5a).

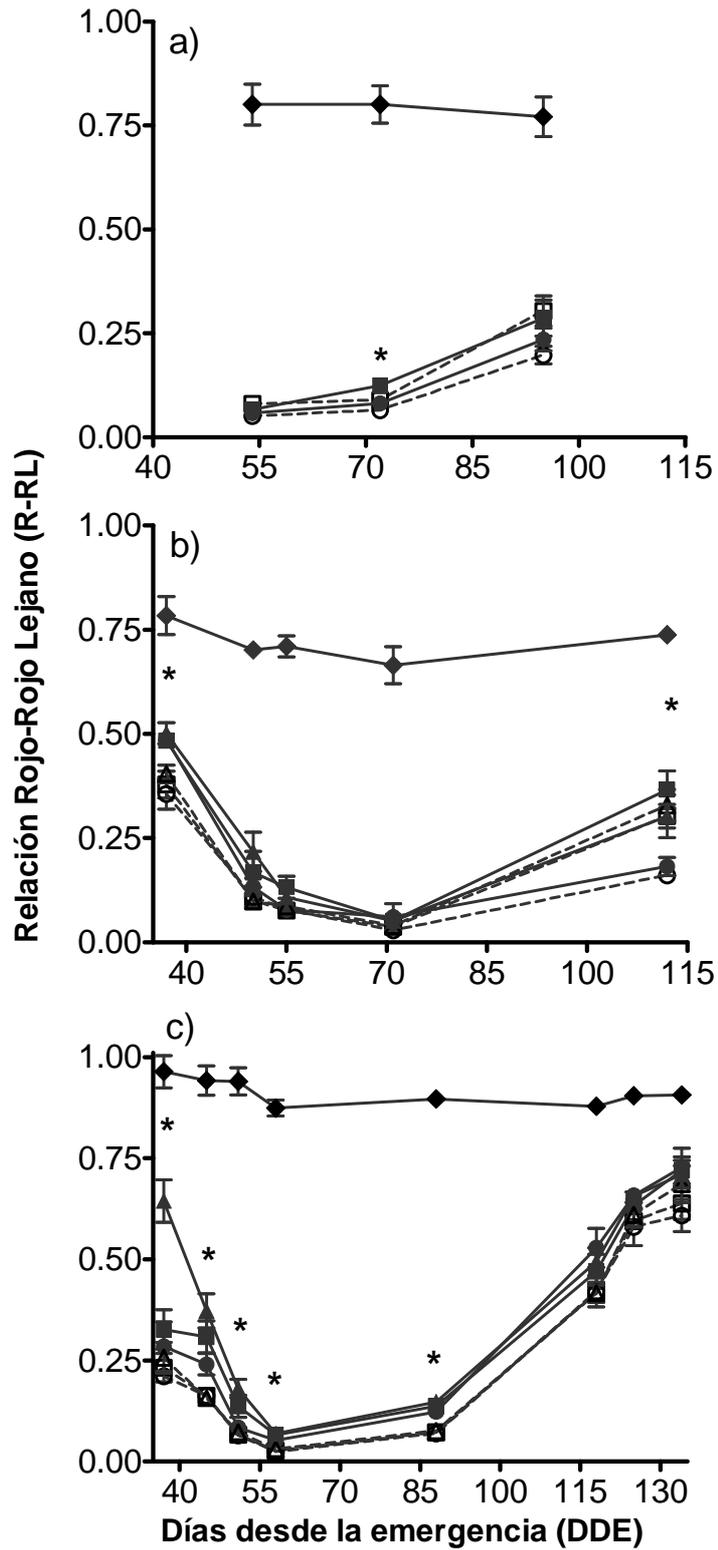
En la campaña agrícola 2009-10 a los 37 DDE hubo diferencias entre tratamientos donde el GMIV a 0,175m tuvo una menor relación R-RL que los tratamientos a 0,52m, y el tratamiento GMIII a 0,175m tuvo una menor relación R-RL que el GMIII a 0,52m con gap. Luego no hubo diferencias entre tratamientos hasta los 112 DDE donde el GMIII a 0,175m tuvo una menor relación R-RL que los tratamientos con GMIV. A su vez el GMIII a 0,175m con gap mostró una mayor relación R-RL que el GMIV a 0,17m (Figura 3.5b).

En la campaña agrícola 2010-11, a los 37 DDE, se observaron diferencias entre tratamientos, donde el GMIII a 0,52m con gap tuvo una mayor relación R-RL que el resto de los tratamientos a los 45 y 51 DDE a excepción de GMIII a 0,52m. A los 58 DDE los tratamientos GMIII a 0,52m con y sin gap tuvieron una mayor relación R-RL que los sembrados a 0,175m y a los 88 DDE todos los tratamientos a 0,52m tuvieron una mayor relación R-RL que los sembrados a 0,175m. A partir de esa fecha no se observaron diferencias entre los distintos tratamientos (Figura 3.5c).

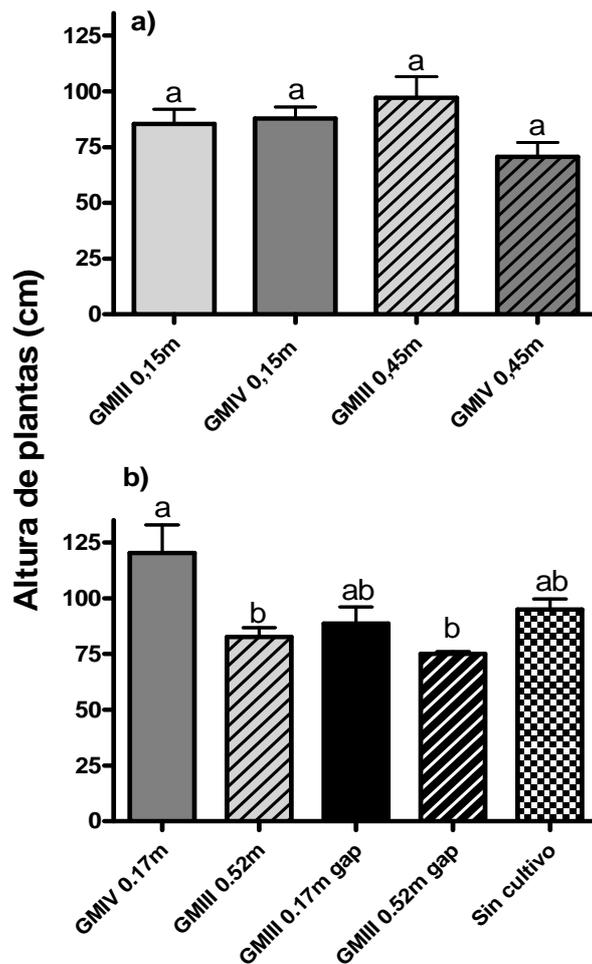
### 3.3.2 Efecto del ambiente generado por la estructura del cultivo de soja sobre *D. sanguinalis*.

#### 3.3.2.1 Estructura de plantas, producción de biomasa y de semillas

La altura media de plantas de la maleza fue similar en ambas campañas agrícolas (85 cm en el 2008-09 y 92 cm en el 2009-10). En el 2008-09 no hubo diferencias entre tratamientos (Figura 3.6a), en cambio en el 2009-10 las plantas del tratamiento GMIV a 0,17m fueron más altas ( $p < 0,05$ ) que aquellas de los tratamientos GMIII a 0,52m con y sin gap (Figura 3.6b).



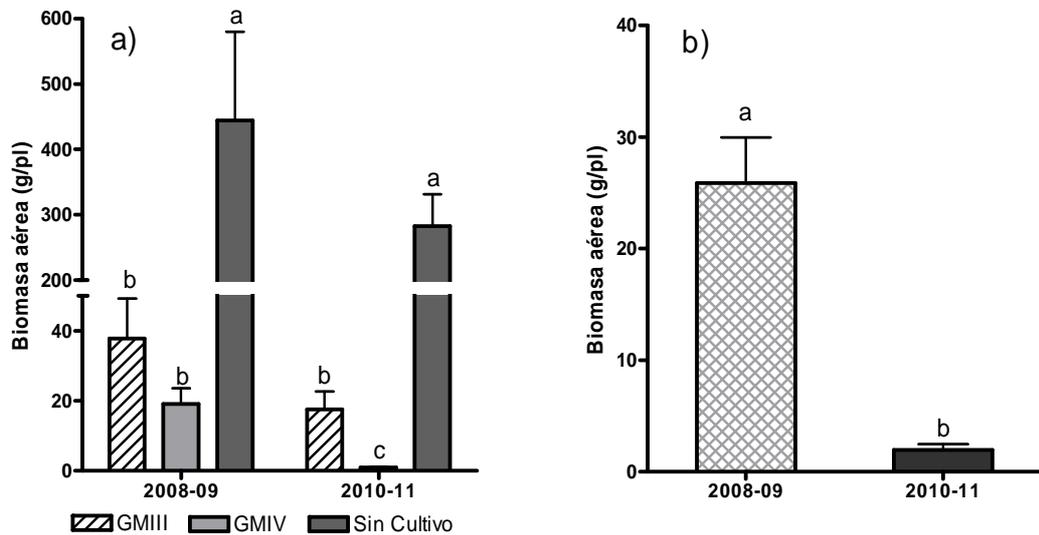
**Figura 3.5** Relación Rojo-Rojo Lejano para las tres campañas agrícolas (a) 2008-09, (b) 2009-10 y (c) 2010-11 para los tratamientos grupos de madurez (GM) GM III (■), GMIV (●), con gaps (▲), distancia entre surcos (DES) ancha (símbolos y líneas llenos) y angosta (símbolos vacíos y líneas punteadas) y sobre el canopeo (◆).



**Figura 3.6** Altura media de plantas de *D. sanguinalis* en el estado R6 del cultivo en las campañas agrícolas (a) 2008-09 y (b) 2009-10 para los distintos tratamientos. Letras distintas entre columnas significan diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ). Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media.

El análisis de los datos de biomasa aérea de las plantas de *D. sanguinalis* creciendo con plantas de un cultivo de GMIII, GMIV o sin cultivo para las campañas 2008-09 y 2010-11 mostró interacciones significativas ( $p < 0,05$ ) entre los factores (Cuadro Apéndice 3.1). Por lo tanto se analizaron por separado los niveles de cultivo (GMIII, GMIV o sin cultivo) en cada una de las campañas (2008-09 y 2010-11) y las dos campañas dentro de cada uno de los niveles de cultivo. La producción de biomasa aérea por planta fue mayor ( $p < 0,05$ ) en aquellas plantas que crecieron sin cultivo, independientemente del ciclo agrícola. La producción de biomasa media fue 444 g por planta en el ciclo 2008-09 y 282 g en el 2010-11 (Figura 3.7a). En la campaña agrícola 2008-09 no hubo diferencias significativas entre la biomasa de las plantas que crecían con plantas de soja de distinto grupo de madurez (37,6 g en aquellas creciendo con plantas del GMIII y 19 g con el GMIV), en cambio en la campaña 2010-11 aquellas plantas que crecieron con plantas de soja del GMIV mostraron una menor biomasa aérea por planta (1 g por planta) que aquellas que crecieron con plantas de GMIII, (17,5 g por planta) (Figura 3.7a).

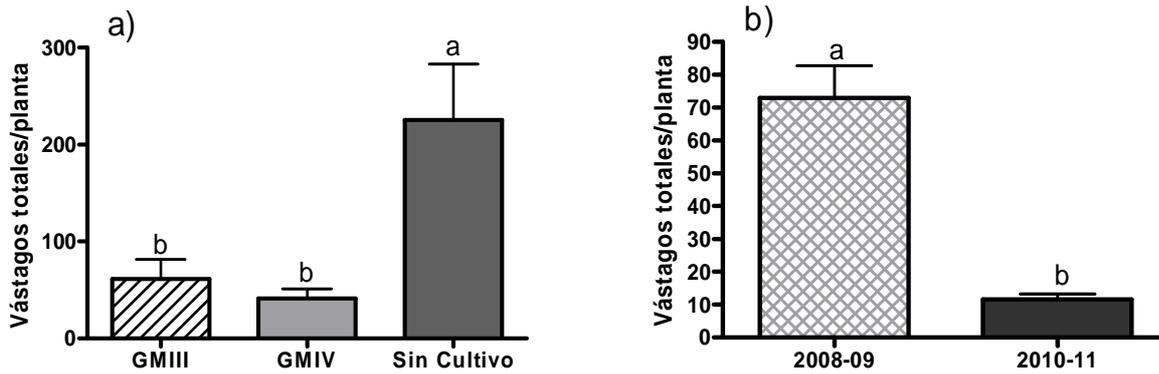
Cuando se analizó la biomasa aérea de las plantas de *D. sanguinalis* creciendo con cultivo GMIII o GMIV (GM) para las campañas agrícolas 2008-09 y 2010-11, (CAMP) y a dos distancias entre surcos (DES), angosta y ancha, el análisis de los datos no mostró interacciones significativas entre factores (Cuadro Apéndice 3.2), pero si mostró diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre la biomasa producida entre las campañas (Figura 3.7b).



**Figura 3.7** (a) Biomasa aérea (g/planta) de plantas de *D. sanguinalis* medida a cosecha en las campañas 2008-09 y 2010-11 para los tratamientos con cultivo (GMIV y GMIII), sembrados a una distancia entre surcos de 0,45m en 2008-09 y de 0,52m en 2010-11, y sin cultivo de soja. (b) Biomasa aérea (g/planta) para las campañas 2008-09 y 2010-11 de plantas provenientes de los tratamientos de grupo de madurez (GM) y distancia entre surcos (DES). Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra indican que no hay diferencias significativas, de acuerdo a test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

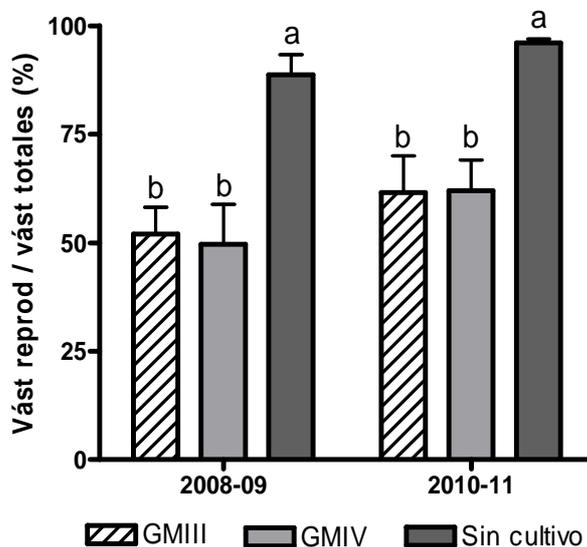
Al analizar la cantidad de vástagos por planta para las dos campañas 2008-09 y 2010-11, con cultivo y sin cultivo, se encontraron diferencias significativas entre factores pero no hubo interacción entre ellos (Cuadro Apéndice 3.3). Las plantas de *D. sanguinalis* que crecieron sin cultivo, tuvieron en promedio 225 vástagos por planta, un 73% más que aquellas plantas de la maleza que crecieron acompañadas de plantas de soja de un GMIII y un 82% más de vástagos que aquellas que crecieron acompañadas de plantas de soja de un GMIV (Figura 3.8a). Por otra parte en la campaña agrícola 2008-09 las plantas tuvieron más vástagos totales por planta ( $p < 0,05$ ) que las plantas de la campaña agrícola 2010-11 (Figura 3.8b).

Cuando se evaluó el número de vástagos totales por planta entre aquellos tratamientos con distinto grupo de madurez y distinta distancia entre surcos para las campañas agrícolas 2008-09 y 2010-11 sólo se encontraron diferencias entre las campañas agrícolas (Cuadro Apéndice 3.4). En la campaña 2008-09 las plantas tuvieron un 82% más de vástagos ( $p < 0,05$ ) por planta que aquellas plantas que crecieron en 2010-11.



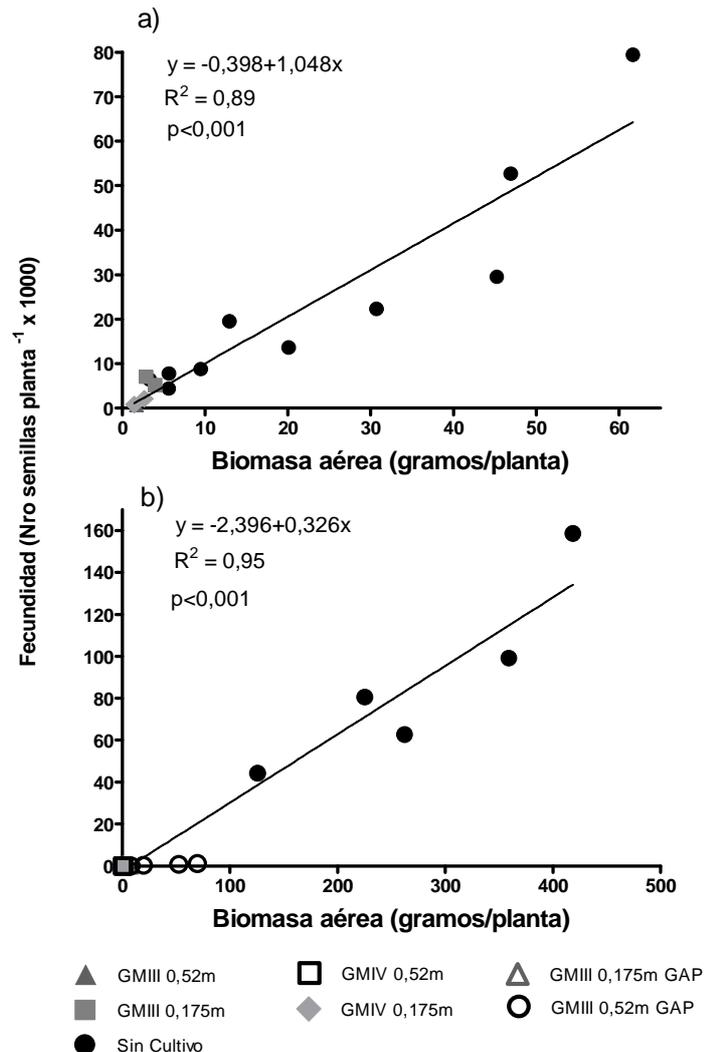
**Figura 3.8** (a) Vástagos por planta medidos a cosecha en las campañas agrícolas 2008-09 y 2010-11 juntas para los tratamientos con cultivo de soja (GMIV y GMIII), sembrados a una distancia entre surcos ancha y sin cultivo de soja y (b) Vástagos por planta medidos a cosecha en las campañas agrícolas 2008-09 y 2010-11. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

Las plantas de *D. sanguinalis* que crecieron sin cultivo tenían una mayor proporción ( $p < 0,05$ ) de vástagos reproductivos dentro del total de vástagos, que aquellas plantas que crecieron con cultivo (Cuadro Apéndice 3.5), independientemente del grupo de madurez (Figura 3.9). Entre campañas agrícolas no hubo diferencias en la relación entre vástagos reproductivos y vástagos totales. Tampoco hubo diferencias cuando se analizó la proporción de vástagos reproductivos dentro de los vástagos totales para los tratamientos con distintos GM y DES.



**Figura 3.9** Proporción de vástagos reproductivos con respecto a los vástagos totales por planta medidos a cosecha en las campañas agrícolas 2008-09 y 2010-11 para los tratamientos con cultivo de soja (GMIV y GMIII) sembrados a una distancia entre surcos ancha y sin cultivo de soja. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

La fecundidad por planta se relacionó linealmente con la producción de biomasa aérea por planta ( $p < 0,001$ ) en cada una de las dos campañas evaluadas (2009-10 y 2010-11). No sólo la cantidad de biomasa fue diferente entre las campañas, sino que la cantidad de semillas producidas en cada planta por cada gramo de biomasa aérea producida ( $b=1048$  en 2009-10 y  $b=326$  en 2010-11), fueron significativamente diferentes entre las dos campañas agrícolas evaluadas ( $p < 0,001$ ). Así en la campaña 2009-10 fue de 1048 semillas por g de biomasa aérea y de 326 semillas por g en la campaña 2010-11 (Figura 3.10).



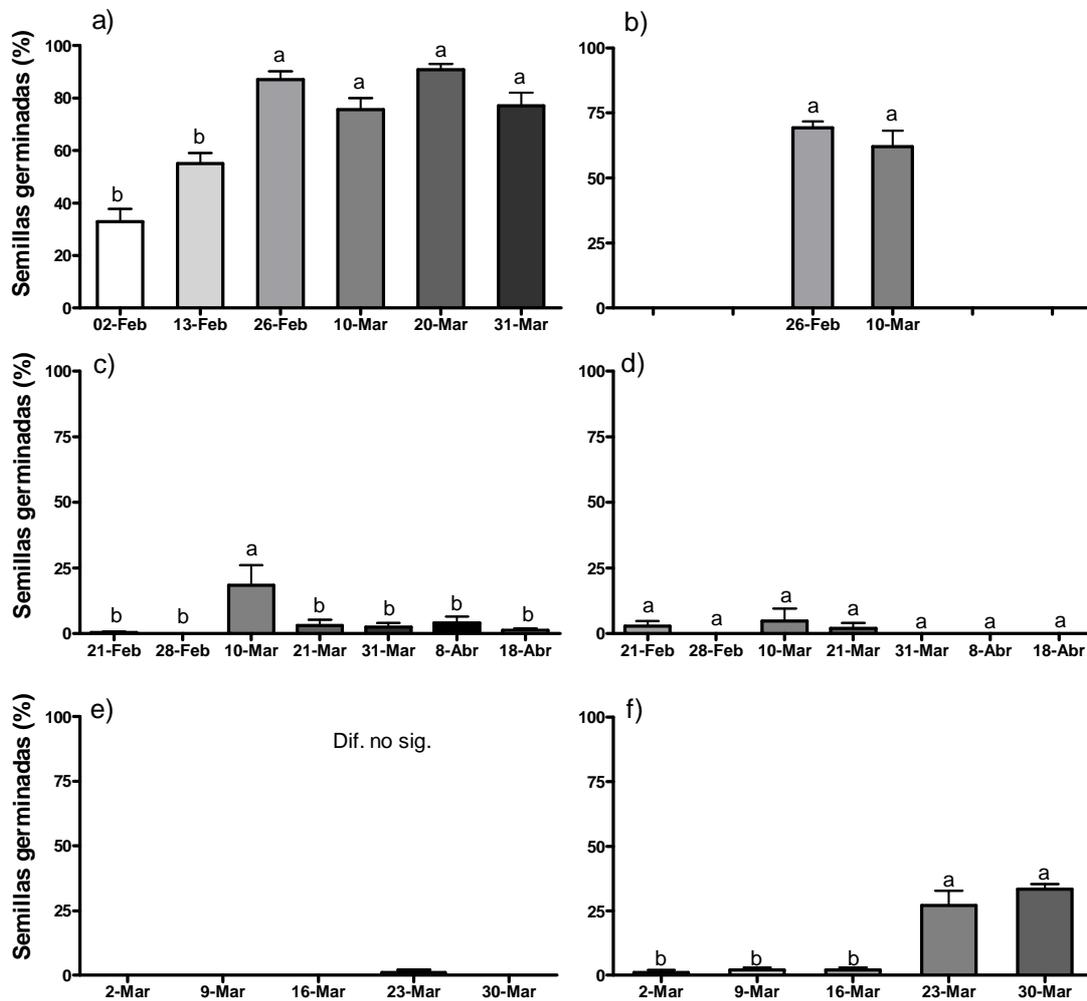
**Figura 3.10** Relación entre la fecundidad de las plantas y la biomasa aérea producida de *D. sanguinalis* para las campañas agrícolas (a) 2009-10 y (b) 2010-11 para los diferentes tratamientos.

### 3.3.2.2 Dormición de las semillas

Las semillas recolectadas en la campaña agrícola 2008-09 tuvieron un bajo nivel de dormición con respecto a los otros años ya que cuando se las colocó en cámara a germinar alcanzaron una germinación promedio del 70%, con valores máximos del 90%, para el grupo de semillas cosechadas el 20 de marzo en particular. En cambio durante la campaña agrícola 2009-10 y 2010-11 los niveles de dormición fueron mayores ya que los porcentajes de germinación fueron del 4% y 13% respectivamente,

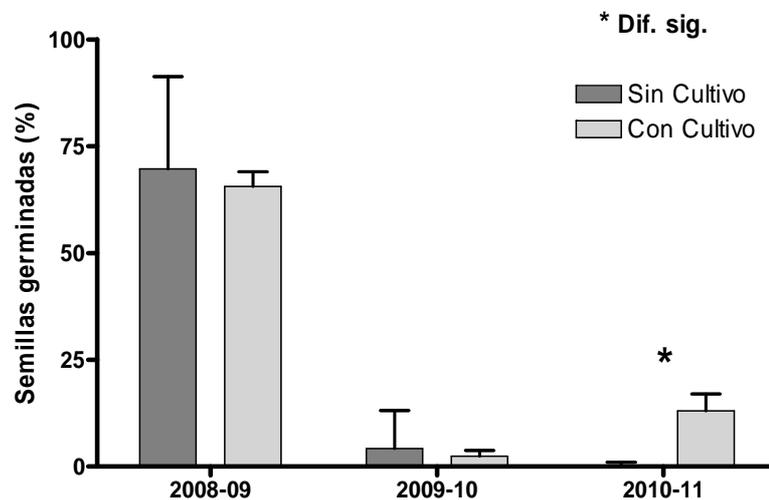
con máximos del 18% para las semillas recolectadas el 10 de marzo de 2010 y del 37% para las semillas recolectadas el 30 de marzo de 2011.

En la campaña 2008-09, las semillas recolectadas el 2 y 13 de febrero provenientes de plantas creciendo sin cultivo de soja, tuvieron un mayor nivel de dormición ( $p < 0,01$ ) que las semillas que se recolectaron más tardíamente (Figura 3.11a). Entre las semillas que se recolectaron de plantas que crecieron con el cultivo de soja no hubo diferencias entre las dos fechas de cosecha (3.11b). En la campaña 2009-10, las semillas provenientes de plantas creciendo sin el cultivo de soja recolectadas el 10 de marzo tuvieron menos dormición que las recolectadas el resto de las fechas de dispersión (Figura 3.11c). En cambio, las provenientes de plantas creciendo con el cultivo no tuvieron diferencias en su nivel de dormición (Figura 3.11d). En la campaña 2010-11 no se observaron semillas germinadas de aquellas que provenían de plantas creciendo sin cultivo. En cambio las semillas provenientes de plantas creciendo con soja y las recolectadas el 23 y el 30 de marzo tenían menor dormición que las recolectadas antes (Figura 3.11e).



**Figura 3.11** Semillas germinadas (%), cosechadas en distintas fechas de dispersión provenientes de plantas que crecieron durante las campañas agrícolas (a y b) 2008-09, (c y d) 2009-10 y (e y f) 2010-11. Creciendo sin (a, c y e) o con (b, d y f) cultivo. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

En las campañas 2008-09 y 2009-10 no hubo diferencias entre los niveles de dormición de las semillas provenientes de plantas creciendo con y sin cultivo. En cambio en la campaña 2010-11 se observó que en las fechas de recolección más avanzada (23 y 30 de marzo), las semillas provenientes de plantas que crecieron con cultivo y de panojas ubicadas sobre el canopeo estaban un 13% menos dormidas que aquellas provenientes de plantas que crecieron sin cultivo ( $p < 0,05$ ) (Figura 3.12).



**Figura 3.12** Semillas germinadas (%) cosechadas en el momento de dispersión natural en las distintas campañas, 2008-09, 2009-10 y 2010-11 provenientes de plantas que crecieron con o sin cultivo de soja. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con un asterisco significa que hay diferencias significativas entre ellas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

## Experimento 2

### 3.3.2.3 Efecto de la calidad de la luz incidente sobre las panojas sobre la dormición de las semillas de *D. sanguinalis*

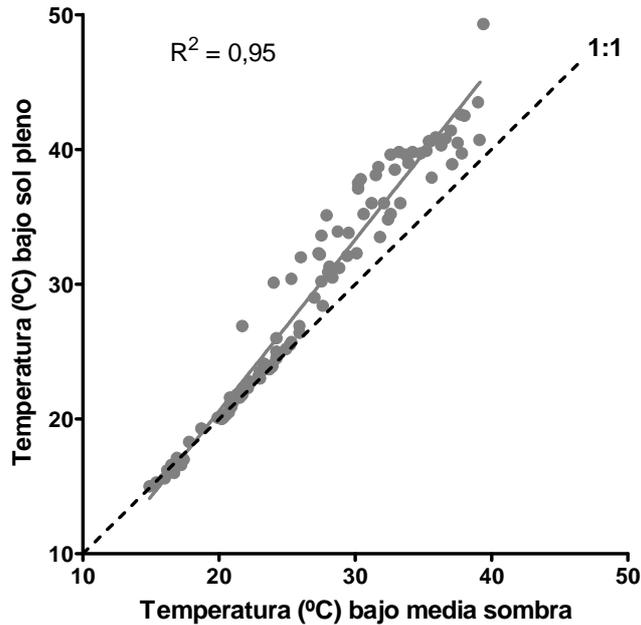
No se encontraron efectos de la modificación de la calidad de luz que incide sobre las semillas de *D. sanguinalis* durante su desarrollo sobre el nivel de dormición de las mismas. Tanto en la campaña 2010-11 como en la 2011-12 las semillas que fueron expuestas a ambientes empobrecidos en luz roja (baja relación rojo-rojo lejano) o azul tuvieron una germinación del 0%. Al igual que aquellos observados para las semillas de panojas con filtro opalescente o sin ningún tipo de filtro (datos no mostrados porque todos los valores fueron 0%).

## Experimento 3

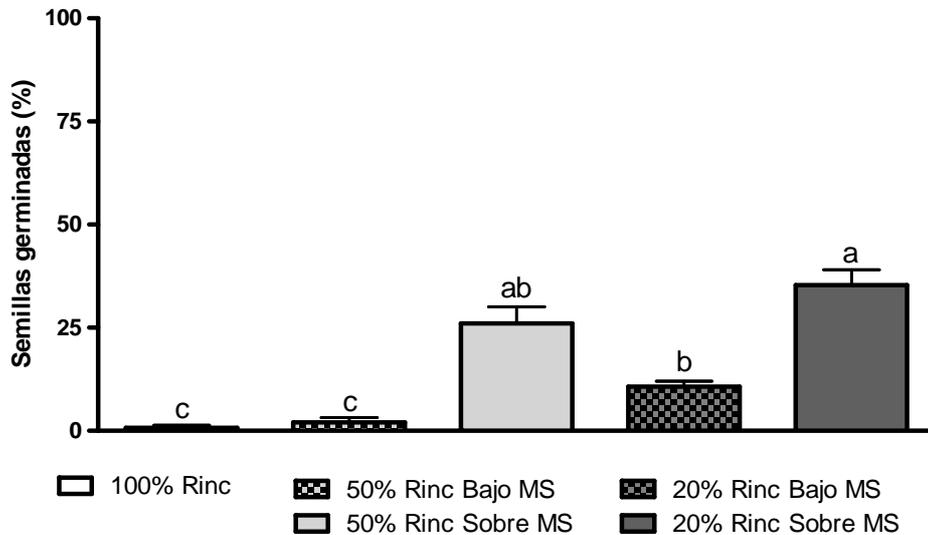
### 3.3.2.4 Efecto de la radiación incidente sobre las panojas en la dormición de las semillas de *D. sanguinalis*

Hubo diferencias significativas ( $p < 0,01$ ) entre la temperatura medida bajo sol pleno (con un 100% de radiación incidente) y la medida bajo la media sombra que sólo permitía un 20% de radiación incidente. A partir de los 25°C aproximadamente, a

medida que las temperaturas aumentaban, mayor era la diferencia en la temperatura entre estos dos tratamientos, siendo mayor la temperatura bajo sol pleno (Figura 3.13).



**Figura 3.13** Regresión lineal entre la temperatura medida bajo sol pleno y bajo una media sombra que intercepta el 80% de la radiación.



**Figura 3.14** Semillas germinadas (%) de *D. sanguinalis* procedentes de los tratamientos con el 100% de radiación incidente (100% Rinc), 50% de radiación incidente y panojas por encima (50% Rinc Sobre MS) y por debajo de la media sombra (50% Rinc Bajo MS) y 20% de radiación incidente y panojas por encima (20% Rinc Sobre MS) y por debajo de la media sombra (20% Rinc Bajo MS). Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

En el año 2011 no se encontraron diferencias en los niveles de dormición de las semillas provenientes de plantas expuestas a distintos niveles de radiación incidente, en este año el porcentaje de germinación fue cero para todos los tratamientos. En el año

2012 las semillas provenientes de plantas expuestas a menores valores de radiación incidente mostraron menor dormición que las semillas provenientes de plantas expuestas a una radiación incidente del 100% ( $p < 0,01$ ), excepto para aquellas semillas de panojas ubicadas bajo la media sombra con una radiación incidente del 50%. Por otra parte las semillas provenientes de panojas ubicadas sobre la media sombra tuvieron una menor dormición que aquellas ubicadas bajo la media sombra, independientemente del porcentaje de radiación interceptada (Figura 3.14).

#### Experimento 4

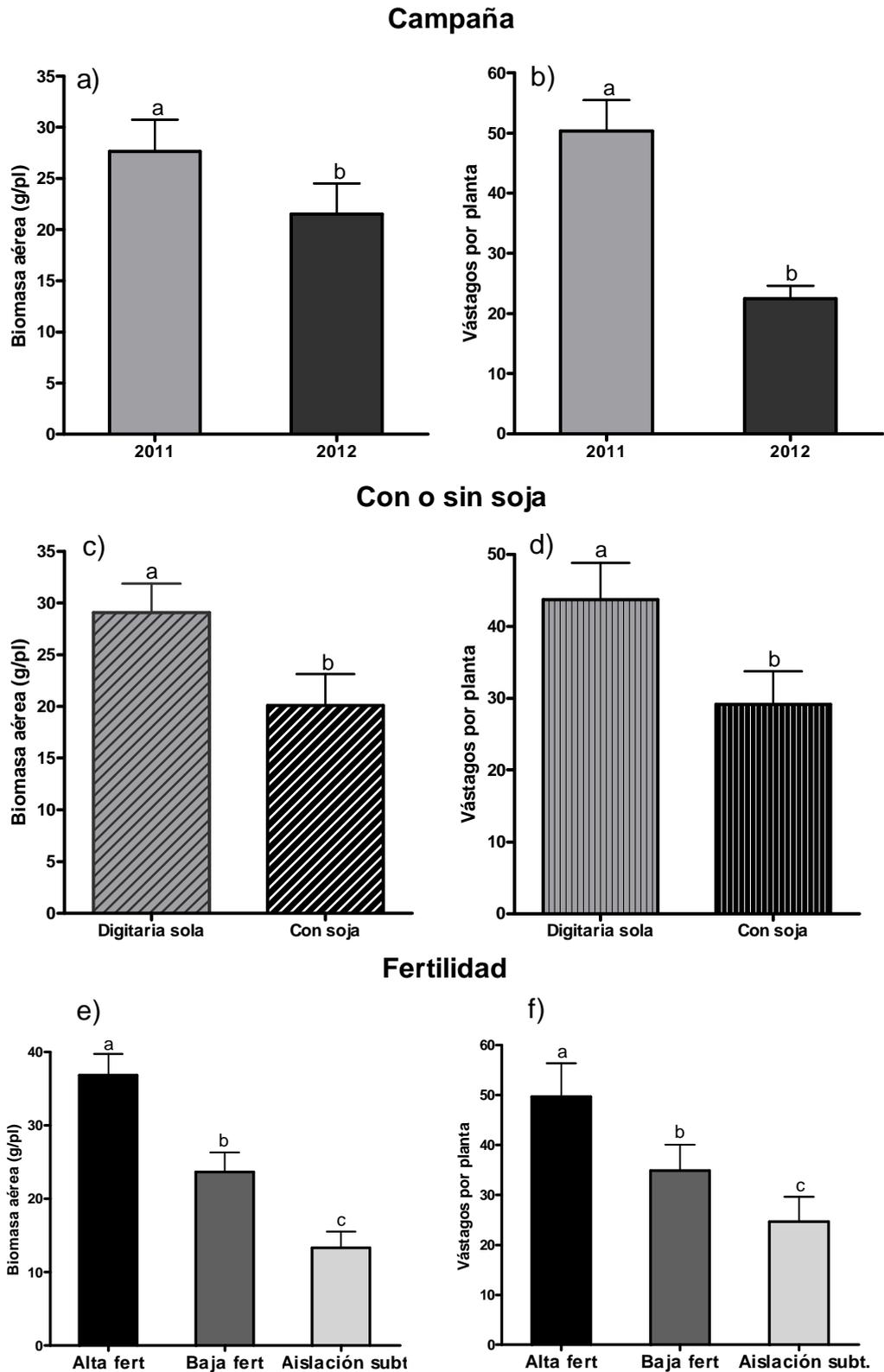
##### 3.3.2.5 Efecto de la presencia del cultivo y el nivel de fertilidad sobre *D. sanguinalis*

En las campañas agrícolas 2011 y 2012 (CAMP), la biomasa aérea y los vástagos por planta de plantas de *D. sanguinalis* creciendo con o sin cultivo (CULT) y con tres niveles de fertilidad (FERT) presentaron diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre los distintos niveles de los tres factores y no hubo interacciones significativas entre los factores (Cuadro Apéndice 3.6).

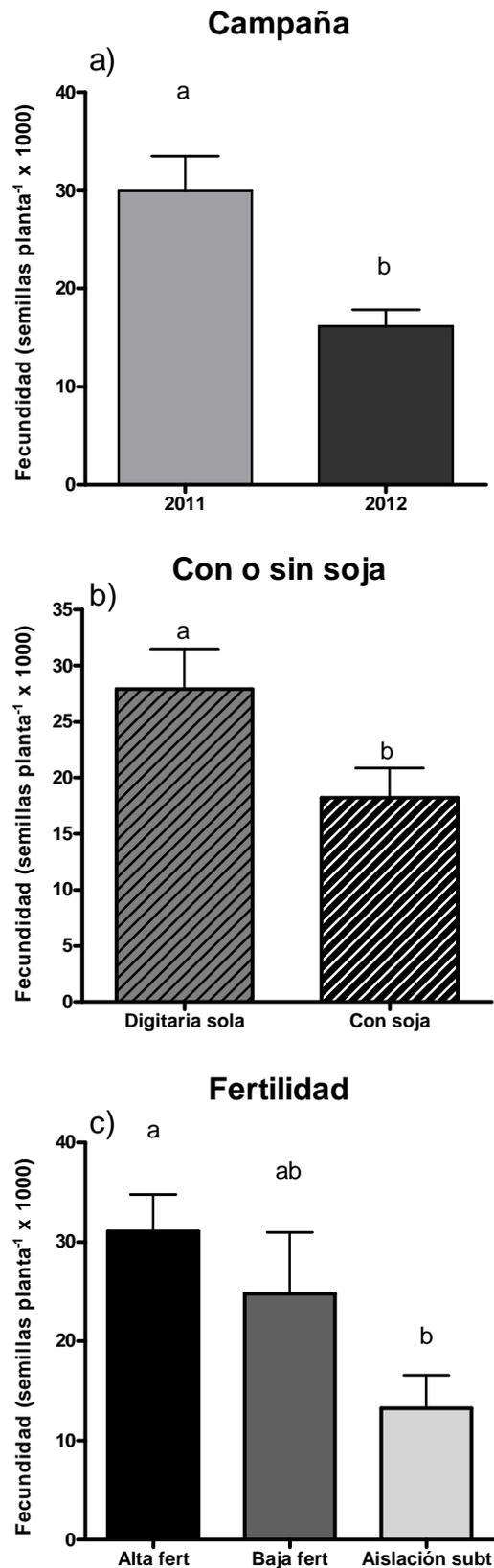
En la campaña 2011, *D. sanguinalis* tuvo en promedio mayor ( $p < 0,05$ ) biomasa aérea por planta y número de vástagos por planta que durante la campaña 2012 (Figura 3.15a y b). Las plantas creciendo sin el cultivo tuvieron en promedio un 30% más ( $p < 0,05$ ) de biomasa aérea y un 34% más ( $p < 0,05$ ) de vástagos por planta que aquellas plantas que crecieron junto con el cultivo de soja (Figura 3.15c y d). Por otra parte, con mayor fertilidad las plantas produjeron en promedio mayor ( $p < 0,05$ ) cantidad de biomasa aérea (36,8 g/planta) que con baja fertilidad (23,6 g/planta). A su vez éstas últimas produjeron mayor ( $p < 0,05$ ) biomasa aérea que las que crecían con un menor volumen de suelo dado por la aislación de las raíces (13,3 g/planta). La misma tendencia se observó con el número de vástagos por planta. Aquellas plantas que tuvieron una mayor fertilidad tuvieron en promedio 50 vástagos por planta, es decir un 30% más que aquellas con baja fertilidad, y un 50% más de vástagos que aquellas plantas con menor volumen de suelo (Figura 3.15e y f).

La fecundidad de las plantas de *D. sanguinalis* creciendo bajo distintas condiciones y en distintas campañas presentó diferencias significativas entre los niveles de cada factor sin interacciones significativas entre los distintos factores (Cuadro Apéndice 3.7). Las plantas de *D. sanguinalis* de la campaña 2011 fueron en promedio un 46% más fecundas ( $p < 0,05$ ) que las plantas de la campaña 2012 (Figura 3.16a). Las plantas que crecieron con el cultivo de soja produjeron un 35% menos ( $p < 0,05$ ) de semillas que aquellas plantas que crecieron sin cultivo (Figura 3.16b), mientras que con alta fertilidad produjeron más ( $p < 0,05$ ) semillas por planta que las plantas que crecieron con separación subterránea de las raíces (Figura 3.16c).

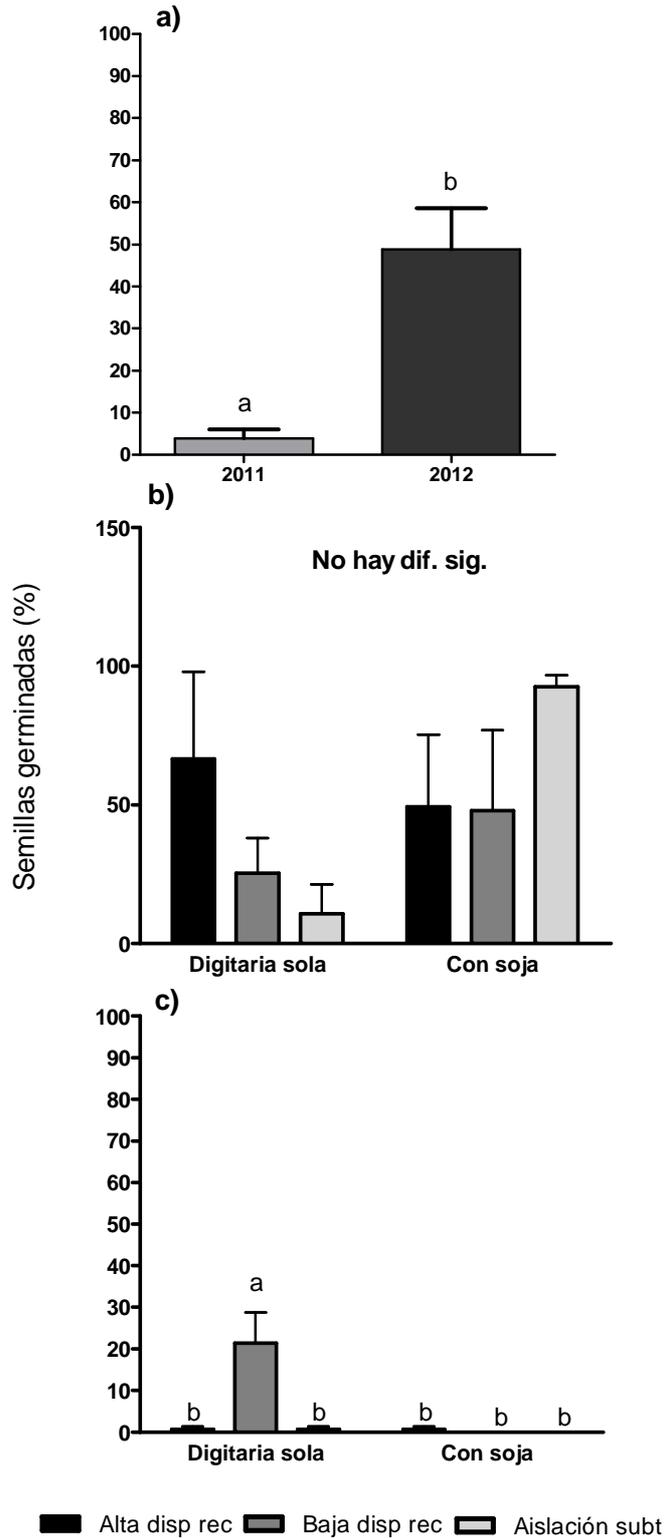
Las semillas producidas por las plantas de *Digitaria sanguinalis* en la campaña 2011 estuvieron, en promedio, un 45% más dormidas ( $p < 0,05$ ) al momento de la dispersión que las de la campaña 2012 (Figura 3.17). En la campaña 2011, las semillas provenientes de plantas que habían crecido sin cultivo y con un bajo nivel de fertilidad tenían menor nivel de dormición que el resto de las semillas de los otros tratamientos (Figura 3.17). En la campaña 2012, no se encontraron diferencias en el nivel de dormición de las semillas entre los distintos tratamientos a los que fueron expuestas las plantas de *D. sanguinalis*.



**Figura 3.15** (a, c y e) Biomasa aérea por planta (g/planta) y (b, d y f) vástagos por planta según (a y b) las campañas 2011 y 2012, (c y d) con o sin soja y (e y f) alta fertilidad, baja fertilidad y con separación subterránea de las raíces. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).



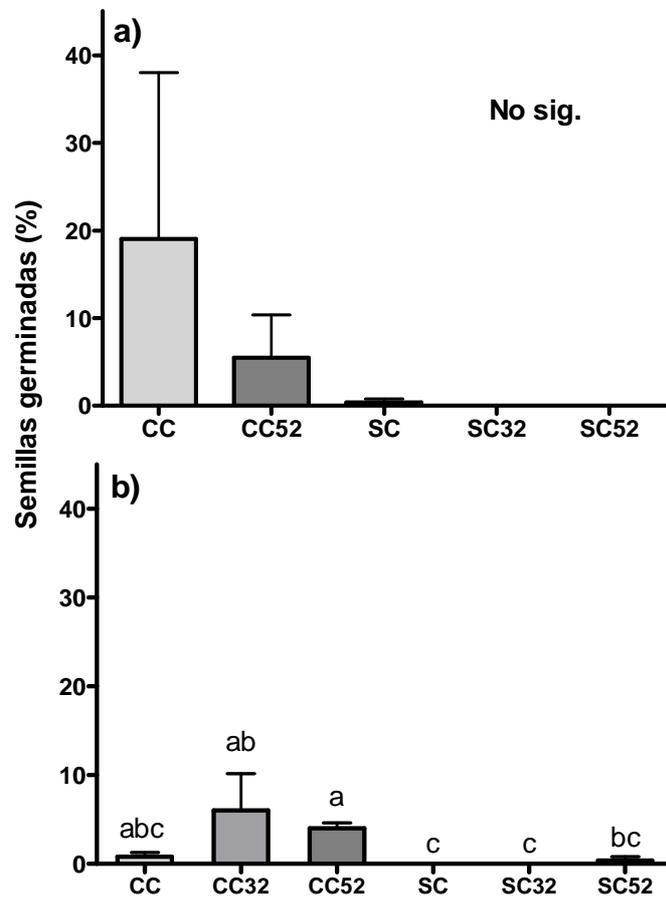
**Figura 3.16** Fecundidad de plantas de *D. sanguinalis* según (a) las campañas 2011 y 2012, (b) plantas creciendo solas o con cultivo y (c) con alta o baja fertilidad o con separación subterránea de las raíces. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).



**Figura 3.17** Semillas germinadas (%) de *D. sanguinalis* según (a) plantas de las campañas 2011 y 2012, plantas creciendo solas o con soja y con alta o baja fertilidad o con separación subterránea de las raíces en la campaña (b) 2011 y (c) 2012. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ). Experimento 5

### 3.3.2.6 Efecto del momento de presencia del cultivo sobre la dormición de las semillas de *D. sanguinalis*

Durante la campaña 2011 no se observaron diferencias en los niveles de dormición de semillas, independientemente del ambiente al que habían sido expuestas las plantas madre de esas semillas. El nivel de dormición de las semillas en esta campaña fue en promedio bajo (3%) (Figura 3.18a). Durante la campaña 2012, los tratamientos sin cultivo no presentaron diferencias entre sí al igual que los tratamientos con cultivo. Las semillas provenientes de plantas que estuvieron con el cultivo a partir de los 52 días desde su emergencia tuvieron menos dormición ( $p < 0,05$ ) que las semillas provenientes de todos los tratamientos sin cultivo, independientemente del tiempo que llevaban creciendo con el cultivo. Mientras que las semillas provenientes de plantas que estuvieron con el cultivo desde los 32 días desde su emergencia tuvieron una menor dormición ( $p < 0,05$ ) que aquellas semillas que estuvieron siempre sin cultivo o desde los 32 días desde su emergencia (Figura 3.18b).



**Figura 3.18** Semillas germinadas (%) de *D. sanguinalis* recolectadas en las campañas (a) 2011 y (b) 2012 de plantas creciendo con el cultivo siempre (CC), desde los 32 días de emergidas (CC32), y desde los 52 días de emergidas (CC52); y de plantas creciendo sin el cultivo siempre (SC), desde los 32 días de emergidas (SC32) y desde los 52 días de emergidas (SC52). Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

### 3.3.3 Importancia relativa de las variables ambientales modificadas por el cultivo sobre el crecimiento de la maleza y la dormición de las semillas desarrolladas en la planta madre

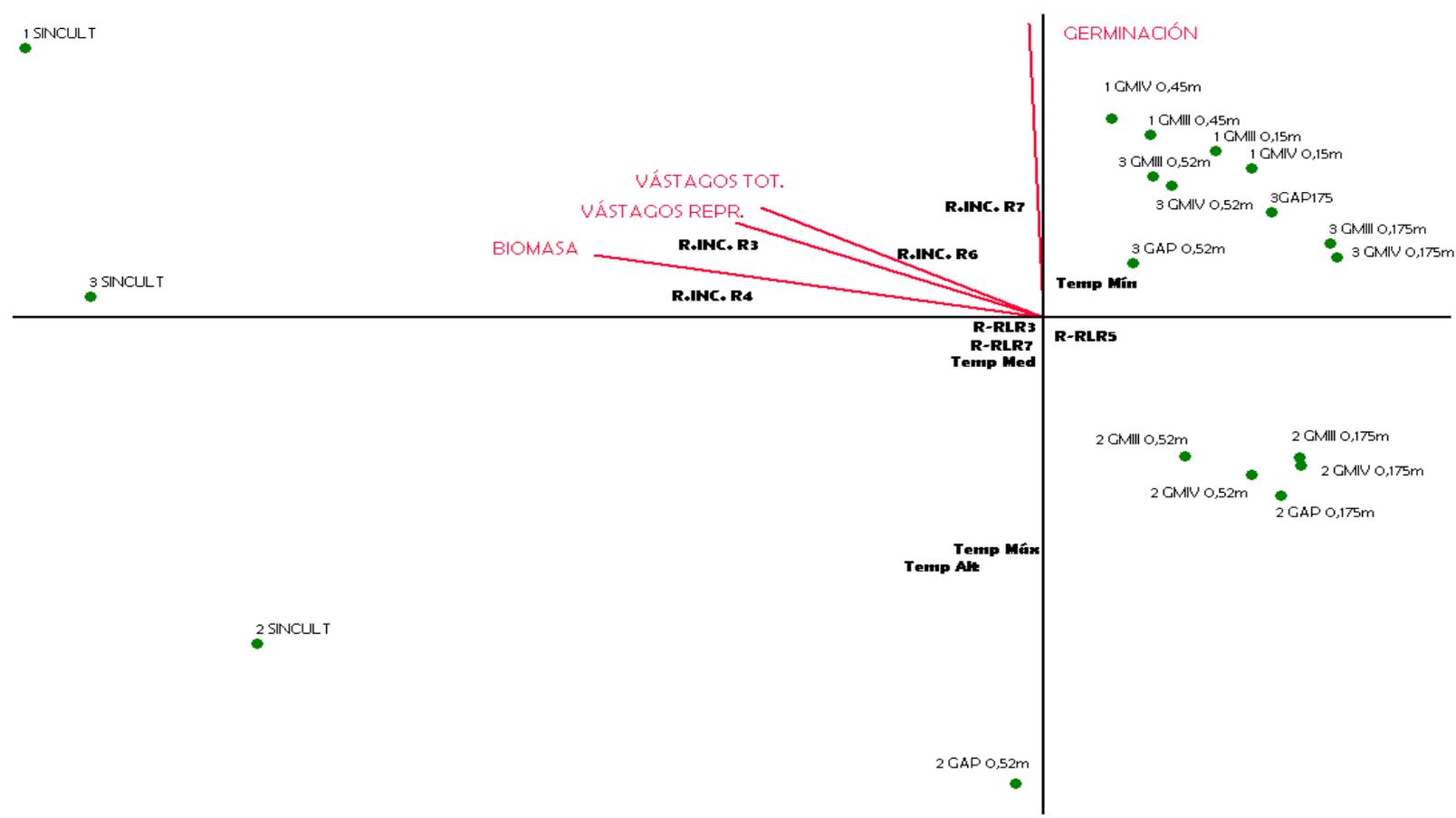
El porcentaje de varianza explicada por los dos primeros ejes del ACP fue del 92%, correspondiendo el 71% para el eje 1 y el 21% para el eje 2. El eje 1 presentó un contraste claro entre las variables ambientales de los tratamientos sin cultivo (parte izquierda del ordenamiento) y los tratamientos con cultivo (parte derecha del ordenamiento). Estos últimos se ordenaron sobre este mismo eje principalmente por distancia entre surcos, los que tuvieron una menor distancia entre surcos se ubicaron en el extremo derecho del eje, mientras que los de mayor distancia entre surcos lo hicieron más hacia el centro del ordenamiento, más cercanos a los tratamientos sin cultivo (Figura 3.19).

Las principales variables ambientales asociadas al eje 1 fueron la radiación incidente sobre la maleza en R3 ( $r: 0,96$ ) y en R4 ( $r: 0,98$ ) del cultivo y la relación rojo-rojo lejano en R3 ( $r: 0,95$ ) y R5 ( $r: 0,88$ ) (Cuadro 3.8). Las variables de la maleza asociadas a las principales variables ambientales de este eje fueron la biomasa aérea por planta ( $r: 0,83$ ), el número de vástagos totales ( $r: 0,66$ ) y reproductivos por planta ( $r: 0,66$ ) (Cuadro 3.9), siendo los tratamientos sin cultivo los que tuvieron mayor número de vástagos totales y reproductivos por planta y mayor biomasa aérea por planta (parte izquierda del ordenamiento) que los tratamientos con cultivo (Figura 3.19).

En el eje 2 los tratamientos se ordenaron principalmente por año. Los del año 2 (2009-10) se ubicaron en la parte inferior del ordenamiento y los de los años 1 y 3 (2008-09 y 2010-11) en la parte superior del ordenamiento (Figura 3.18). Las principales variables ambientales asociadas al eje 2 fueron temperatura máxima media ( $r: 0,931$ ), la temperatura alternada ( $r: 0,894$ ) y la radiación incidente ( $r: 0,806$ ) sobre la maleza en R7 (Cuadro 3.8). La germinación de semillas fue la variable de la maleza asociada a este eje (Cuadro 3.9). La germinación de los años 1 y 3 fue mayor y estuvo asociada a una menor temperatura máxima media y temperatura alternada y mayor radiación incidente en R7, que la del año 2.

**Cuadro 3.8** Correlaciones entre las variables respuesta de los datos de los tratamientos y las variables explicatorias en los dos ejes principales del ACP.

<b>Variable</b>	<b>Eje 1 r</b>	<b>Eje 2 r</b>
Temperatura media	0,113	-0,417
Temperatura máx. media	-0,349	-0,931
Temperatura mín. media	0,256	0,283
Temperatura alt. media	-0,384	-0,894
R-RL R3	-0,954	-0,136
R-RL R5	-0,876	-0,02
R-RL R7	-0,234	-0,151
Rad. Inc. R3	-0,958	0,176
Rad. Inc. R4	-0,978	0,25
Rad. Inc. R6	-0,753	0,205
Rad. Inc. R7	-0,219	0,806



**Figura 3.19** Diagrama del ordenamiento en los dos ejes principales del ACP de las variables ambientales medidas en los tratamientos. Los símbolos ● representan los tratamientos (códigos: primer número es la campaña, (1:2008-09, 2:2009-10 y 3:2010-11), último número: distancia entre surcos), las letras en negrita representan las variables ambientales (códigos: R.INC. Radiación incidente sobre la maleza, R-RL: relación Rojo-Rojo lejano, Temp Med, Mín, Máx y Alt: temperatura media, mínima, máxima y alternada respectivamente y R3, R4, R5, R6 y R7: estadios del cultivo de soja) y los vectores representan las variables numéricas explicatorias.

**Cuadro 3.9** Correlaciones entre las variables explicatorias de los datos de los tratamientos y las variables respuesta en los dos ejes principales del ACP.

Variable	Eje 1	Eje 2
	r	r
Biomasa	-0,828	0,332
Vástagos totales	-0,657	0,441
Vástagos reprod.	-0,658	0,409
Germinación	-0,151	0,718

### 3.4 Discusión

En este capítulo se evaluó cómo el cultivo de soja modifica el ambiente (radiación incidente, calidad de luz, temperatura y humedad) en el que crece y se desarrollan las plantas de *Digitaria sanguinalis*, y de qué manera la estructura del cultivo, dada por la distancia entre surcos, el grupo de madurez y la presencia o no de gaps, modula estos cambios. También se determinó de qué manera este efecto del cultivo sobre el ambiente incide a su vez sobre el crecimiento (biomasa aérea, vástagos totales), la estructura (altura), la fecundidad de las plantas y la dormición de las semillas de *D. sanguinalis* que se desarrollan en la planta madre.

#### 3.4.1 Efecto de la estructura del cultivo de soja sobre el ambiente debajo del canopeo

##### 3.4.1.1 Temperatura

El ambiente térmico debajo del canopeo de un cultivo de soja, especialmente en los tratamientos de menor distancia entre surcos, difiere del ambiente térmico sin el cultivo. En términos generales, la temperatura media diaria fue menor bajo el canopeo del cultivo que sobre el canopeo. De la misma manera, las temperaturas máximas fueron mayores y las mínimas fueron menores sobre el canopeo que bajo el canopeo. Como consecuencia, la alternancia de temperaturas fue mayor sobre el canopeo (26,8°C en 2009-10 y 16,7°C en 2010-11) que debajo del canopeo (14,2°C en 2009-10 y 10,2°C en 2010-11) (Cuadro 3.4 y 3.5). Estos resultados concuerdan con el trabajo de Norsworthy y Oliveira (2007) quienes observaron que el cultivo de soja sembrado a una distancia entre surcos de 0,18m redujo la alternancia de temperaturas en los primeros centímetros del suelo.

En la campaña 2008-09 hubo además diferencias entre los tratamientos GMIII a 0,15m y el GMIV a la misma distancia entre surcos (Cuadro 3.3), pero no se observaron diferencias con distintas distancias entre surcos. Estos resultados difieren de aquellos de Norsworthy (2004) quien encontró diferencias en la alternancia de temperaturas bajo el canopeo de un cultivo de soja con diferentes distancias entre surcos. Pero vale remarcar que en el trabajo de Norsworthy las diferencias entre los dos espaciamientos entre surcos fueron extremas (0,19m y 0,97m), mientras que en el presente estudio se utilizaron espaciamientos habituales en condiciones de manejo a campo (0,175m y 0,52m). Por otra parte, en el trabajo de Norsworthy (2004) sólo se observan estas diferencias al principio del experimento (entre los 15-20 y los 40 días de emergido el cultivo), y en el presente trabajo las mediciones de temperatura comenzaron a los 42

días desde la siembra en 2008-09, a los 38 días desde la siembra en 2009-10 y a los 33 días desde la siembra en 2010-11.

Estos resultados concuerdan parcialmente con los obtenidos por Baldocchi et al. (1983) y Young et al. (2012) quienes determinaron que reducciones en la radiación incidente en un cultivo de soja reducía la temperatura máxima diaria pero no modificaba la temperatura mínima diaria.

#### 3.4.1.2 Humedad relativa

La humedad relativa promedio medida bajo el canopeo del cultivo de soja es mayor, sobretodo con distancias entre surcos más angostas (0,175m) (Cuadro 3.7). La humedad relativa mínima diaria prácticamente no difirió entre los tratamientos (Cuadro 3.6 y 3.7). Estos resultados coinciden con lo encontrado Baldocchi et al. (1983) en soja, quienes encontraron que en la parte superior del canopeo había un déficit de presión de vapor mayor que el déficit que había en la parte inferior del canopeo. En cambio difieren de los resultados de Young et al. (2012) quienes a pesar de observar una reducción en la temperatura máxima a causa de la menor radiación incidente no observaron diferencias significativas en la humedad relativa medida bajo el canopeo. De acuerdo a lo afirmado por Baldocchi et al. (1983) la menor presión de vapor debajo del canopeo se debe, en parte, a que hay una menor radiación incidente.

#### 3.4.1.3 Radiación

La radiación interceptada por el cultivo aumentó a partir de la emergencia del cultivo siguiendo una función sigmoidea, como la describen Stoller y Myers (1989) y Norsworthy y Oliveira (2007) (Figura 3.4). Si bien a los 65 días de emergido el cultivo (GMIII: R4 y GMIV: R3), todos los tratamientos habían alcanzado el 95% de la radiación interceptada, aquellos sembrados a 0,175m entre surcos alcanzaron este valor antes (50 días de emergido el cultivo a 0,175m y 65 días a 0,52m). Estas tendencias coinciden con Norsworthy (2004) quién encontró que un cultivo de soja sembrado a 0,19m alcanzaba el 95% de radiación interceptada alrededor de los 40 días de emergido el cultivo y en cambio sembrada a 0,97m lo alcanzaba a los 70 días aproximadamente. Algo similar encontraron Stoller y Myers (1989) en cultivos de soja sembrados a 0,375m y a 0,75m. Una vez que el cultivo cubrió el entresurco no hay diferencias entre tratamientos hasta los 120 días desde la emergencia del cultivo (GMIII: R8 y GMIV: R7), donde comienza la senescencia de las hojas del cultivo y ya no hay generación de nuevas hojas. A partir de aquí la combinación de GMIII (ciclo más corto) y distancia entre surcos de 0,52m (mayor), con o sin gap, es la que primero disminuye la radiación interceptada por debajo del 95%, diferenciándose de la combinación de GMIV (ciclo más largo) y distancia entre surcos de 0,175m (menor).

Sembrados en la misma fecha los genotipos de grupo de madurez menor se caracterizan por tener un ciclo más corto y por lo tanto, tienen menor número de ramificaciones, menor área foliar, menor altura y comienzan a senescer antes que los grupos de madurez mayores (Egli 1997). Lo cual redundo en un ambiente distinto a partir de los 120 días desde la siembra, para las malezas creciendo con el cultivo (Norsworthy y Oliveira 2007). Esto coincide con lo reportado por Crotser y Witt (2000) quienes encontraron que un GMIV interceptaba mayor radiación durante todo el ciclo del cultivo que un GMII y esto se debió a que éste último inició la senescencia antes que el GMIV.

#### 3.4.1.4 Relación R-RL

A medida que el cultivo crece la relación R-RL disminuye, independientemente de la combinación de factores planteados (Figura 3.5). En general las diferencias entre los distintos tratamientos se dan en momentos tempranos del ciclo del cultivo que coinciden con los períodos previos a que se alcance el 95% de radiación interceptada por el cultivo. En este período (GMIII: R4 y GMIV: R3) las diferencias en cuanto a la relación R-RL se dieron entre los tratamientos sembrados a 0,175m con respecto a aquellos sembrados a 0,52m (Figura 3.5). En coincidencia con Norsworthy (2004), que observó una relación R-RL más baja en un cultivo de soja sembrado a 0,19m con respecto a uno a 0,97m entre surcos.

La existencia de un gap dentro de un cultivo genera que las plantas ubicadas en el borde del gap tiendan a orientar sus órganos (Ballaré et al. 1995; Evans y Cain 1995; Maddonni et al. 2002) o aumentar el crecimiento de los mismos (Ballaré 1999; Macek y Leps 2003; Sampaio et al. 2004) hacia los espacios libres (gaps) de manera de aprovechar la radiación que incide en el gap. Por lo tanto, un gap en un cultivo a 0,175m es cubierto más rápidamente por las plantas vecinas del cultivo que en un cultivo sembrado a 0,52m.

A medida que el cultivo deja de generar hojas nuevas y las más viejas comienzan a senescer, alrededor de los 70 DDE (GMIII: R5 y GMIV: R4) la relación R-RL comienza a aumentar, y nuevamente pueden observarse diferencias entre algunos de los tratamientos, generalmente asociados a que los tratamientos con mayores distancias entre surcos y/o GMIII de ciclo más corto y con gaps, tienen mayores valores de relación R-RL que los de menor distancia entre surcos o GMIV.

#### 3.4.2 Efecto del ambiente generado por la estructura del cultivo de soja sobre *D. sanguinalis*

En la campaña 2008-09 no hubo diferencias entre tratamientos en la altura de plantas de *Digitaria sanguinalis*, pero sí las hubo en la campaña 2009-10 (Figura 3.6). Según Smith (1995), Ballaré (1999) y Ballaré et al. (1990; 1997), las diferencias en la altura de plantas se asocian con diferencias en la relación R-RL. Esto coincide con lo observado ya que las plantas con mayor altura fueron las del tratamiento de GMIV a 0,175m (Figura 3.6) y este tratamiento fue el que tuvo menores valores de relación R-RL que el resto a los 112 DDE (Figura 3.5b).

La altura de las plantas de *D. sanguinalis* fue en promedio 120cm y superó la altura promedio de las plantas de soja al momento de cosecha (91cm). Esto permite afirmar que algunas de las panojas estaban ubicadas por encima del canopeo exponiendo sus semillas a un ambiente diferente al que experimentan aquellas semillas de panojas dentro del canopeo. Las plantas que crecieron sin cultivo tuvieron un crecimiento de la cobertura del suelo excepcional, que hizo que tuvieran interacciones entre las plantas vecinas alterando las señales lumínicas del ambiente en el que crecían. Estas alteraciones lumínicas hicieron que se reduzca la relación R-RL a niveles promedio de 0,26, a los 120 DDE, valores similares a aquellos de los tratamientos con cultivo (Figura 3.5b). Estos valores de R-RL generaron una mayor elongación de entrenudos dando como resultado plantas de 95 cm de altura en promedio, valores que superan a los 40 a 70 cm reportados como valores normales para la especie (Rúgolo de Agrasar 1974).

La biomasa aérea de la maleza (Figura 3.7) y la cantidad de vástagos totales por planta (Figura 3.8) fueron menores en presencia del cultivo de soja, independientemente

del tratamiento. Esto pudo deberse a la competencia por recursos entre ambas especies. Guglielmini (2010) observó que plantas de *D. sanguinalis* creciendo en macetas en monocultura tuvieron mayor biomasa total con respecto a las plantas creciendo en macetas con plantas de soja. Dado que los experimentos fueron regados y que el sitio experimental no presentaba deficiencias nutricionales, se podría afirmar que la disminución de la biomasa aérea y el número de vástagos por planta fue el resultado de la competencia por luz entre el cultivo y la maleza, ya que los niveles de intercepción de luz por parte del cultivo fueron superiores al 95% (Figura 3.4). No obstante, la menor producción de vástagos por planta también puede estar afectada por el ambiente con baja R-RL, ya que en estos ambientes ocurre una marcada dominancia apical y las yemas axilares son inhibidas (Kasperbauer 1971).

En la campaña 2010-11 las plantas de la maleza de los tratamientos con GMIV tuvieron una menor biomasa aérea que las del tratamiento con GMIII (Figura 3.7), esto pudo deberse a que el cultivo de GMIV tiene una mayor longitud de ciclo, por lo tanto la senescencia de sus hojas se retrasa en relación al GMIII. Este retraso en la senescencia prolonga el tiempo en que la intercepción de radiación por parte del cultivo es máxima (Figura 3.4c) sin estar disponible para la maleza, por ende el crecimiento de la maleza es menor.

Por otra parte, las plantas de *D. sanguinalis* que crecieron con el cultivo de soja, además de tener una menor biomasa aérea que las plantas que crecieron sin el cultivo, tuvieron una menor cantidad de vástagos reproductivos en relación a los vástagos totales (Figura 3.9). Estos resultados muestran una respuesta característica de lo que Weiner (2004) define como plasticidad aparente. La plasticidad aparente es aquella que ocurre cuando las plantas cambian su patrón de traslocación de fotoasimilados en respuesta a la competencia. Así es que cuando las plantas no compiten por recursos con sus vecinas retraslocan una gran proporción de sus fotoasimilados a estructuras reproductivas, pero cuando la competencia con sus vecinos aumenta, las plantas retraslocan menos cantidad de fotoasimilados a estructuras reproductivas y más a estructuras vegetativas como tallos y hojas.

Por lo tanto, las plantas de la maleza que crecieron con el cultivo además de tener menor cantidad de fotoasimilados disponibles, los particionan de manera distinta que aquellas que crecen sin la presencia del cultivo, dando como resultado una menor disponibilidad de fotoasimilados para estructuras reproductivas y en consecuencia una menor producción de semillas por planta (Figura 3.10). Si bien en la mayoría de los trabajos sobre competencia entre especies la variable respuesta medida es el crecimiento de las plantas (i.e. biomasa o número de vástagos), lo más adecuado para determinar el efecto competitivo de una especie es medir además la fecundidad y/o la supervivencia de la otra especie (Aarssen y Keogh 2002). De esta manera, se pueden determinar los efectos de la competencia no sólo en el momento en que está ocurriendo la misma sino a futuro con la descendencia (cantidad de semillas) que dejen las especies que están compitiendo. En el caso de *Digitaria sanguinalis*, Oreja y de la Fuente (2005) determinaron que cuando la habilidad competitiva de la maleza compitiendo con un cultivo de soja es reducida por el uso del herbicida glifosato, produce entre el 2 y el 4% de las semillas que genera sin el herbicida.

En cuanto a los niveles de dormición de las semillas se observó una gran variabilidad entre las distintas campañas, alcanzándose valores cercanos al 70% de germinación en la campaña 2008-09 a valores del 4% en el 2009-10 (Figura 3.11). De acuerdo a Fenner (1991) la dormición de las semillas, en general, puede variar año a año para una misma localidad. Estas variaciones, como se vio anteriormente, se deben a factores del ambiente durante el desarrollo de las semillas en la planta madre (Sánchez

et al. 1981). Dentro de las variaciones estudiadas en este trabajo y que tienen alguna correlación con los niveles de dormición de las semillas de *D. sanguinalis*, se encuentran las precipitaciones y la radiación incidente (Figura 3.1a y b). De estos dos factores, las precipitaciones se descartan del análisis debido a que los experimentos a campo fueron regados. No obstante, Baskin y Baskin (1975) y Sexsmith (1969) determinaron que a medida que en el año ocurrían menos precipitaciones, las semillas de *Arenaria patula* var. *robusta* y *Avena fatua*, respectivamente, se encontraban menos dormidas. Si bien tanto Sexsmith (1969) como Baskin y Baskin (1975) evaluaron solamente precipitaciones, es esperable que los años de mayores precipitaciones estén acompañados de menor radiación incidente debido a una mayor nubosidad.

Reducciones en la radiación incidente durante el desarrollo de las semillas están asociadas a reducciones en el nivel de dormición en varias especies, entre ellas *Abutilon theophrasti* (Bello et al. 1995; Nurse y DiTomasso 2004), *Datura ferox* (Sánchez et al. 1981) y *Avena fatua* (Gallagher et al. 2013) o la reducción del nivel de radiación en conjunción con días cortos como en *Amaranthus retroflexus* (Kigel et al. 1977). Sin embargo, también puede suceder que menor radiación genere mayor dormición como por ejemplo en *Amaranthus rudis* (Steckel et al. 2003), en *Solanum ptycanthum* (Stoller y Myers 1989) y en *Plantago lanceolata* (Van Hinsberg 1988) o incluso puede no haber ningún efecto en la dormición como encontró Benvenuti et al. (1994) en *Abutilon theophrasti*, *Datura stramonium* y *Sorghum halepense*. De acuerdo a Brainard et al. (2005), en aquellas semillas cuya dormición depende del grosor de las cubiertas, dicha dormición está condicionada a la disponibilidad de fotoasimilados al momento del crecimiento de las semillas. Este último es un ejemplo del efecto de la competencia sobre la dormición de la semillas cuando el mecanismo de imposición de la dormición requiere el uso de fotoasimilados, que al mismo tiempo podrían ser utilizados por otras estructuras fundamentales en la productividad de la planta (p ej. crecimiento del tallo). Cuando esto es así, bajo condiciones de competencia (menor radiación) los beneficios de la dormición (mayor probabilidad de sobrevivencia de plántulas) debería ser mayor que el costo de imponer esa dormición (menor intercepción de radiación y menor productividad). Este balance explicaría por qué cuando hay menos radiación especies de semillas como *Abutilon theophrasti*, en las cuales el grosor de las cubiertas influye en la dormición, disminuyen su dormición (Bello et al. 1995; Nurse y DiTomasso 2004) y porqué semillas en las cuales la dormición fisiológica es más importante la aumentan.

En la campaña 2012 del experimento 3, las plantas de *Digitaria sanguinalis* que fueron sometidas a menores niveles de radiación incidente mostraron una disminución en la dormición de las semillas con respecto a las plantas que recibieron sol pleno. Estas diferencias fueron más marcadas cuando las semillas provenían de las panojas ubicadas por encima de la media sombra que cuando estaban ubicadas por debajo (Figura 3.14). Estos resultados coinciden con lo encontrado en la campaña 2010-11 del experimento 1 donde las semillas provenientes de panojas ubicadas sobre el canopeo tuvieron una menor dormición que aquellas provenientes de plantas creciendo sin el cultivo (Figura 3.12) o de semillas ubicadas en panojas bajo el canopeo. Lo cual concuerda con lo encontrado por Bello et al. (1995) en *Abutilon theophrasti*, donde las semillas provenientes de plantas sombreadas (30 y 76% menos de radiación incidente) tuvieron un 20% menos de dormición que aquellas provenientes de plantas bajo sol pleno. También coincide con lo hallado por Gallagher et al. (2013), quienes encontraron que plantas de *Avena fatua* expuestas a niveles de sombreo del 50 y el 70% de radiación disminuyeron su nivel de dormición en ambos sombreos en la igual proporción. En cuanto a las semillas que se ubicaban por encima de la media sombra pero cuyas plantas madre estaban debajo de la misma, la mayor germinación se pudo deber a que tenían

por un lado una menor radiación incidente en la planta, y por lo tanto menor disponibilidad de fotoasimilados, y por otro lado, una mayor temperatura sobre las semillas. Esto último se debería a una mayor síntesis de sustancias inhibitoras de la germinación (i.e. ABA) por temperaturas más bajas o a una mayor síntesis de sustancias estimuladoras de la germinación en las semillas (i.e. giberelinas) debido a temperaturas más altas (Fenner 1991). En este experimento, cuando la radiación incidente fue del 20% la temperatura fue significativamente inferior a la temperatura medida bajo sol pleno (100% de radiación incidente), especialmente en horas cercanas al mediodía cuando las temperaturas superaban los 25°C (Figura 3.13).

Además de la radiación, la temperatura y el fotoperíodo (Fenner 1991) son los otros factores que se modifican con la estación del año independientemente de la presencia del cultivo. De acuerdo a Roach y Wulf (1987), en la mayoría de las especies estudiadas, a medida que disminuye la temperatura durante el desarrollo de las semillas, aumenta el nivel de dormición de las mismas. Fenner (1991) encontró en 15 especies que las temperaturas altas generan menor dormición y en sólo 3 especies que generan mayor dormición. Este mismo autor afirmó que a medida que el fotoperíodo disminuye también disminuye la dormición de las semillas de la mayoría de las especies. En el presente trabajo, las primeras semillas dispersadas en general se encuentran más dormidas que aquellas dispersadas más tardíamente, como se puede ver en la población de semillas de plantas creciendo sin cultivo de la campaña 2008-09 y la población de semillas de plantas creciendo con cultivo de la campaña 2010-11 (Figura 3.11a y e). Estos resultados coinciden con los de Chadoeuf-Hannel y Barralis (1986) en semillas de *Amarantus retroflexus*, Roach (1986) en semillas de *Geranium carolinianum* y Gutterman (2000) en semillas de *Lactuca serriola*, quienes determinaron que semillas que se dispersaban temprano se encontraban más dormidas que aquellas que se dispersaban más tarde durante la misma campaña. Aunque en el presente trabajo no se puede determinar si la disminución de los niveles de dormición se deben a la disminución de la temperatura, el fotoperíodo o la radiación.

#### 3.4.3 Importancia relativa de cada uno de los factores modificados por el cultivo sobre la dormición de las semillas desarrolladas en la planta madre

Hasta aquí se discutió de qué manera el cultivo de soja afecta el ambiente explorado por la maleza y como esta modificación del ambiente altera al crecimiento y particularmente la dormición de *D. sanguinalis*. Sin embargo, describir la combinación de factores que diferencian las distintas estructuras de cultivo así como la importancia relativa de cada uno de esos factores en la dormición es complejo por la cantidad de variables que intervienen. Por ello, se recurrió al análisis multivariado. En este análisis las principales diferencias entre los ambientes explorados por la maleza (combinación de años y tratamientos) durante el experimento a campo fueron, durante la etapa reproductiva, la relación R-RL (en R3 y R5) y la radiación incidente (en R3, R4, R6 y R7); y durante todo el ciclo, la temperatura máxima y la alternancia de temperaturas promedio (Cuadro 3.8). No obstante, las que estuvieron asociadas a la dormición fueron principalmente la temperatura máxima, la alternancia de temperaturas y la radiación incidente en R7, mientras que la relación R-RL no estuvo asociada a la dormición (Cuadro 3.9). Estos resultados apuntalan los obtenidos en los experimentos en condiciones controladas que demostraron la importancia de la radiación incidente y de la presencia del cultivo en la dormición de las semillas y evidenciaron la escasa importancia de la calidad de la luz o de la disponibilidad de recursos del suelo.

En este contexto, Roach y Wulf (1987), Fenner (1991) y Gutterman (2000) observaron que los requerimientos lumínicos para la germinación de semillas de las diferentes especies son, en parte, el resultado del ambiente lumínico explorado por las semillas durante su desarrollo en la planta madre. A modo de respuesta general aquellas semillas expuestas a bajas relaciones R-RL durante su desarrollo en la planta madre, tienden a necesitar de luz visible para germinar y aquellas semillas expuestas a altas relaciones R-RL tienden a germinar mucho en oscuridad. En *Digitaria sanguinalis* no se observó este efecto ya que las semillas expuestas a bajas relaciones R-RL no germinaron cuando fueron colocadas a germinar bajo luz visible, como sería de esperar si tuviesen este tipo de respuesta. Este resultado también se puede ver en el ACP, donde los distintos niveles de R-RL medidos bajo el canopeo no tuvieron relación con el porcentaje de germinación de las semillas colocadas bajo luz visible (Figura 3.19).

Otro de los factores pre-dispersión que actúan sobre la planta madre que, según Fenner (1991) y Gutterman (2000) pueden generar cambios en el nivel de dormición de las semillas, es el nivel de fertilidad del suelo en el que crecen las plantas (especialmente nitrógeno). Si bien los tratamientos con distinta fertilidad del suelo generaron diferencias en el crecimiento de las plantas de *D. sanguinalis* (mayor biomasa, mayor número de vástagos y de semillas por planta) (Figura 3.15c y 3.16c), estos aumentos no afectaron el nivel de dormición de las semillas de *D. sanguinalis* (Figura 3.17c). Los antecedentes en este aspecto son bastantes heterogéneos dependiendo de la especie. Por ejemplo en *Plantago major* la dormición disminuye en semillas provenientes de plantas con ambientes de menor fertilidad (Miao et al. 1991). Sin embargo hay otras especies como *Sinapis arvensis* (Luzuriaga et al. 2006) o *Abutilon theophrasti* (Parrish y Bazzaz 1985) entre otras (Fenner 1991) donde no hay efectos claros de la nutrición de la planta madre sobre los niveles de dormición de las semillas.

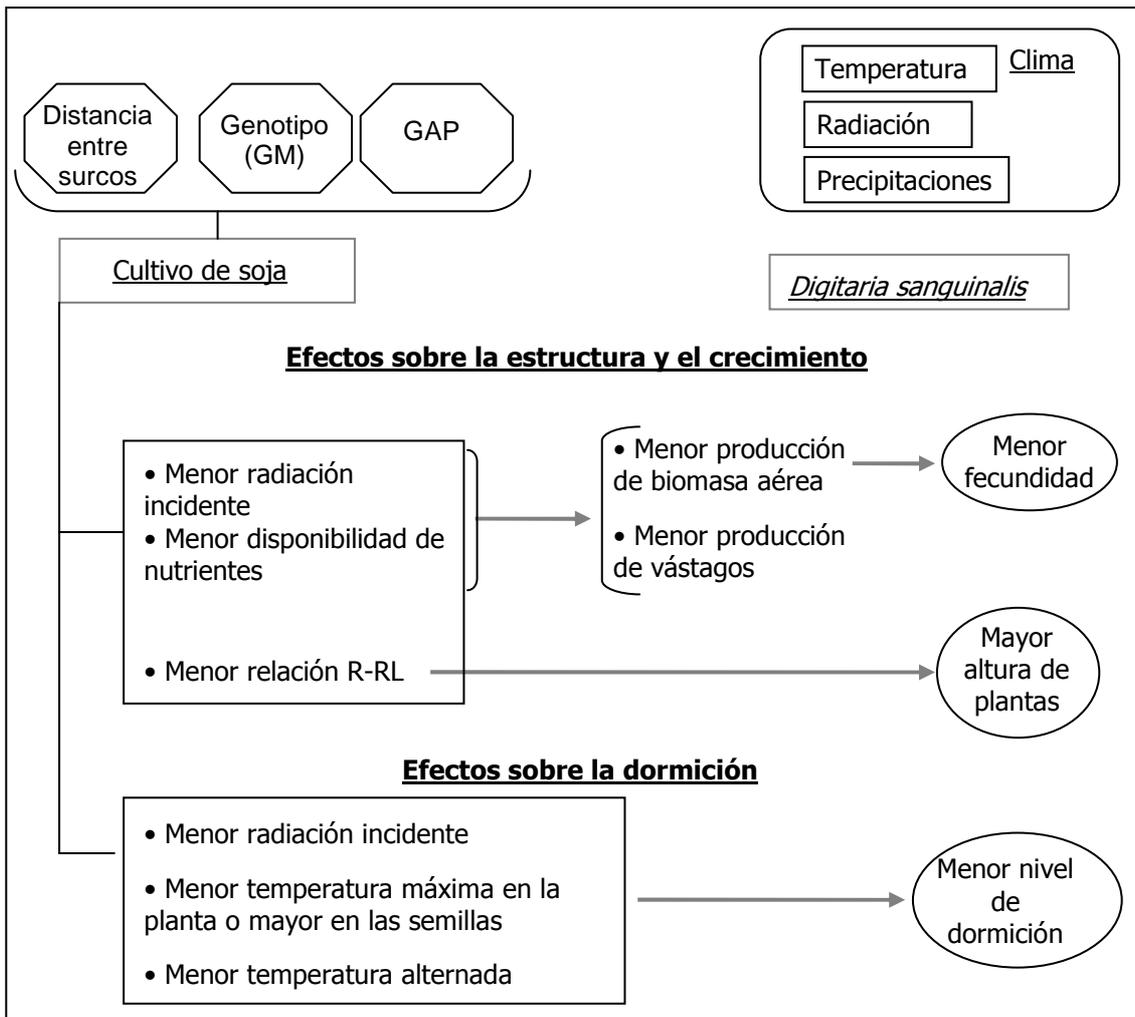
Otro de los factores que ya fue detallado en el punto anterior y que puede tener influencia sobre el nivel de dormición de las semillas es la radiación incidente. Sin embargo, cabe destacar que el efecto de la radiación incidente está asociado al efecto de la temperatura ya que al reducirse la radiación se reduce la temperatura. Por lo tanto, las menores temperaturas máximas experimentadas por las plantas de la maleza (bajo el canopeo o bajo la media sombra) podrían explicar también el nivel de dormición de las semillas en coincidencia con el ACP. En el trabajo citado anteriormente (Bello et al. 1995), no hay registros de las temperaturas en los distintos tratamientos, por lo tanto, en este trabajo también podría estar incidiendo las temperaturas en combinación con la radiación incidente. En los trabajos de la bibliografía en los que se evalúa el efecto de la radiación sobre el nivel de dormición de las semillas, independientemente de si se trate de sombreado artificial (Kigel et al. 1977; Sánchez et al. 1981; Benvenuti et al. 1994; Bello et al. 1995) o a través del canopeo de un cultivo (Steckel et al. 2003; Nurse y DiTomasso 2004) no se tiene en cuenta la temperatura experimentada por las plantas expuestas a menores valores de radiación, siendo esperable que el sombreado cause cierto descenso en la temperatura como efectivamente fue determinado en los experimentos bajo media sombra y a campo en el cultivo de soja. Estos resultados coinciden con Bodrone et al. (2010) y Ceccato et al. (2010), que observaron semillas con mayores niveles de dormición en plantas de girasol y *Chenopodium quinoa* (quínoa), respectivamente, expuestas a temperaturas altas durante la maduración y llenado de granos. En ambos casos, se sembró temprano con el objetivo de que los períodos de maduración y llenado de granos ocurriesen con altas temperaturas. En el caso del girasol también se aplicaron altas temperaturas artificialmente con carpas, con el mismo resultado. Lo mismo sucedió con las semillas de *D. sanguinalis* de las campañas 2008-

09 y 2010-11 donde aquellas semillas que se dispersaron primero (con temperaturas más altas) tuvieron mayores niveles de dormición que las dispersadas más tarde (Figura 3.11). Por otra parte, entre estas dos campañas, a pesar de haber explorado similares condiciones ambientales de temperatura (Cuadro 1.1) y radiación (Figura 3.1), las diferencias en los niveles de dormición de las semillas fueron muy marcadas, a favor de un menor nivel de dormición de las semillas en la campaña 2008-09 que aquellas semillas de la campaña 2010-11. Estas diferencias podrían deberse en parte a que las semillas utilizadas en la campaña 2008-09 fueron recolectadas de un campo de producción de Roque Pérez, en cambio las semillas utilizadas en la campaña 2010-11 fueron recolectadas del mismo experimento a campo realizado en el campo experimental de la facultad. Con lo cual el ambiente materno explorado por cada grupo de semillas puede haber condicionado, en parte, los niveles de dormición.

El efecto que genera el cultivo sobre el nivel de dormición de las semillas pareciera ser que se da cuando la maleza se encuentra en los estadios reproductivos (Figura 3.18), lo cual coincide con la definición de Roach y Wulf (1987) quienes definen los efectos maternos como aquellos efectos ambientales que inciden desde la formación del embrión hasta la dispersión de las semillas o el fruto. Al parecer, no hay un efecto “memoria” mediado por alguna señal química o por la cantidad de fotoasimilados que genera la planta durante todo su ciclo que condicione el nivel de dormición de las semillas a futuro. Esto difiere de lo reportado por Sawhney et al. (1985) quienes determinaron que el efecto de la temperatura pre-antesis condicionaba el nivel de dormición de las semillas de *Avena fatua*. En general, los trabajos sobre efectos maternos evalúan la influencia de algún factor durante todo el ciclo de la especie estudiada (Sexsmith 1969; Baskin y Baskin 1975; Kigel et al. 1977; Sánchez et al. 1981; Benvenuti et al. 1994; Bello et al. 1995; Steckel et al. 2003; Nurse y DiTomasso 2004) y unos pocos evalúan durante en un momento determinado del ciclo (Sawhney et al. 1985).

Como se comentó en el capítulo 1, la dormición de las semillas es una adaptación de algunas especies que les permite ajustar la ventana de emergencia al momento en que le garantiza el éxito reproductivo. El momento de emergencia muchas veces determina que una planta compita exitosamente con sus vecinos, sea consumida por herbívoros, infectada por alguna enfermedad o florezca, fructifique y madure adecuadamente al final de la campaña de crecimiento (Forcella et al. 2000). Sin embargo, no todas las semillas tienen el mismo nivel de dormición, sino que existe variabilidad tanto entre distintas poblaciones de la misma especie como dentro de una misma población (Probert 1992; Bradford 2002), o incluso dentro de una misma planta madre (Fenner 1991; Bewley y Black 1994). Una parte importante de esta variación puede tener un origen genético pero también una gran proporción de esta variación es ambiental (Guterman 2000), la cual no sólo varía entre individuos en un mismo año sino que varía entre años. Estas variaciones fenotípicas le aseguran a la especie mantener un nicho de germinación más amplio de lo que sería si no existieran dichas variaciones. De esta manera la especie tiene mayores posibilidades de dejar descendencia que aquellas especies que carecen de esta posibilidad (Fenner 1991).

En síntesis, en este capítulo se estudió como la estructura del cultivo de soja (determinado por la distancia entre surcos, el grupo de madurez y la falta de plantas en el stand) modifica el ambiente bajo el canopeo en el que crece la maleza *D. sanguinalis*. Y a su vez cómo ésta modificación del ambiente por parte del cultivo junto a la competencia por recursos generan modificaciones en la estructura, el crecimiento y la capacidad reproductiva de las plantas de la maleza (Figura 3.20).



**Figura 3.20** Resumen de los principales efectos de los factores ambientales modificados por el cultivo de soja sobre las distintas variables de *D. sanguinalis*.

Por otra parte, se observó que el nivel de dormición de las semillas depende de las condiciones ambientales del año en particular (p.ej. en un año con menor radiación hay mayores niveles de dormición) y del ambiente generado por el cultivo (p. ej. la estructura del cultivo condiciona la llegada de radiación y la temperatura del aire donde se desarrollan las semillas) (Figura 3.20). De esta forma, en un año en particular, se generan diferencias en los niveles de dormición de las semillas de la población que dan lugar a futuras cohortes emergentes en distintos momentos durante la próxima estación de crecimiento. Por lo tanto, al diversificar los momentos de emergencia, la especie tiene mayores probabilidades de emerger bajo condiciones beneficiosas para sobrevivir y dejar descendencia.

Cabe preguntarse si el nivel de dormición de las semillas en el momento de la dispersión, dado por las condiciones exploradas por la planta madre, incide en el momento de germinación y emergencia o si sólo es regulado por el ambiente en el cual se encuentran las semillas en el suelo, o si ocurre una interacción de ambos factores.

## **CAPÍTULO 4**

Factores post-dispersión que afectan la dormición de semillas a campo

## 4.1 Introducción

Una vez dispersadas de la planta madre, las semillas de *Digitaria sanguinalis* caen al suelo y pasan a formar parte del banco de semillas. En las condiciones de la Región Pampeana esto ocurre entre el fin del verano y principios del otoño. Estas semillas quedan expuestas al ambiente agroecológico del sitio y en especial al ambiente edáfico que las rodea. El ambiente agroecológico está determinado principalmente por el régimen de temperaturas y precipitaciones. Mientras que el ambiente edáfico en un sistema de siembra directa donde las semillas quedan en la superficie del suelo, está fuertemente determinado por el tipo, la cantidad y la distribución de la broza que modifica factores como la temperatura, la humedad y la intensidad de luz (Bristow et al. 1986; Teasdale y Mohler 1993; Bussièrre y Cellier 1994; Horton et al. 1994; Hatfield y Prueger 1996; Sauer et al. 1998; Dahiya et al. 2007). Estos factores son determinantes de los procesos de la salida de la dormición, germinación y emergencia de las semillas (Benech-Arnold et al. 2000; Forcella et al. 2000).

En un suelo bajo rastrojo de vicia o centeno se observó que las temperaturas máximas y alternadas y la intensidad de luz son menores con respecto a un suelo sin cobertura, mientras que el nivel de humedad del suelo es mayor (Teasdale y Mohler 1993). En el mismo sentido, debajo de un rastrojo de trigo, se detectaron menores temperaturas máximas y alternancia de temperatura comparadas con un suelo sin cobertura (Faccini y Vitta 2007). También se observó menor temperatura promedio sobre la superficie del suelo y mayor contenido volumétrico de agua (Dahiya et al. 2007). En cambio, no se encontraron diferencias entre la temperatura media de un suelo desnudo y uno bajo rastrojo de maíz, pero si en los niveles de humedad donde fueron mayores bajo el rastrojo (Hatfield y Prueger 1996).

Otro de los factores que modifica el ambiente edáfico en el que se encuentran las semillas es la presencia de un cultivo, ya que puede reducir la alternancia de temperaturas, la temperatura máxima, la radiación incidente o la relación rojo-rojo lejano (Batlla et al. 2000; Huarte y Benech-Arnold 2003; Norsworthy 2004; Kruk et al. 2006; Jha y Norsworthy 2009), y generar en consecuencia una menor emergencia de plántulas de malezas bajo el canopeo.

Por otra parte, si bien la mayoría de las semillas de *D. sanguinalis* se encuentran dormidas inmediatamente luego de ser dispersadas, puede haber variabilidad en los niveles de dormición de acuerdo al ambiente explorado por la planta madre (Fenner 1991). Si ocurren las condiciones necesarias para la germinación, las de menor nivel de dormición serían las primeras en germinar y emerger luego de la dispersión (fines del verano, principios del otoño). De lo contrario, permanecerán en el banco junto con las semillas dormidas. El patrón de emergencia de las plántulas en la estación favorable de crecimiento sería el resultado de la combinación de los distintos niveles de dormición de las semillas al momento de dispersarse y de diversos factores ambientales particulares del ambiente edáfico al que son expuestas durante su permanencia en el banco del suelo.

El número de semillas totales o viables en el banco del suelo, luego de la dispersión de las semillas, tiende a disminuir a causa de factores bióticos como patógenos y depredadores (Lutman et al. 2002) y/o factores abióticos como pueden ser temperaturas extremas (Forcella et al. 2000) y la desecación (Buhler 1995). Un tercer factor, y generalmente el más significativo, de la reducción del número de semillas del banco de semillas del suelo es la germinación *in situ* (Masin et al. 2006). En este contexto, el número de semillas del banco podría ser menor con siembra directa en

comparación con un suelo laboreado ya que, por un lado, las semillas están más expuestas a los depredadores y a las condiciones de temperaturas y humedad extremas que afectan la viabilidad de las semillas. Por otro lado, las semillas quedan cercanas a la superficie con más posibilidades de germinar que las que están enterradas profundamente, especialmente aquellas semillas pequeñas (Benvenuti et al. 2001). En el caso de *D. sanguinalis*, así como en la mayoría de las especies de clima templado y de ciclo primavero-estival, la temperatura actúa sobre el establecimiento de plántulas a través de dos efectos, por un lado removiendo la dormición, como ya se desarrolló en el capítulo 2, y por otro lado determinando la tasa de germinación y emergencia de las semillas que se encuentran despiertas (Benech-Arnold et al. 2000). Con respecto a este último efecto, en el noreste de Estados Unidos las semillas de *D. sanguinalis* enterradas a 2,5 cm de profundidad y sin rastrojo en superficie necesitaron 580°Cd (tb 9°C) para lograr el 50% de emergencia y 1500 °Cd (tb 9°C) para lograr el 95% de emergencia en las mismas condiciones (Myers et al. 2004).

Hasta el presente, no hay trabajos en la bibliografía que consideren el efecto del tipo de rastrojo en superficie, ni de la presencia del cultivo de soja, sobre los distintos procesos que llevan a la germinación y emergencia de semillas de *D. sanguinalis*. Así como tampoco del efecto que tiene el nivel de dormición de las semillas recién dispersadas sobre el momento de germinación y emergencia de las plántulas a campo.

Por lo expuesto, los objetivos de este capítulo fueron (i) determinar el efecto de la cobertura del suelo (presencia y tipo de cobertura) y el canopeo de un cultivo sobre los procesos que determinan el momento de la emergencia de las plántulas de *D. sanguinalis* y la persistencia de las semillas en el banco del suelo y (ii) determinar la incidencia del nivel de dormición de las semillas recién dispersadas y su interacción con la presencia y el tipo de cobertura sobre la emergencia de las plántulas a campo.

## 4.2 Materiales y Métodos

Para cumplir con los objetivos propuestos se realizaron experimentos manipulativos en condiciones semi-controladas en el campo experimental de la FAUBA y pruebas de germinación de las semillas en cámaras del Laboratorio de Semillas de la FAUBA (Capítulo 1).

### 4.2.1 Semillas utilizadas en los experimentos

Las semillas utilizadas en los experimentos se recolectaron en el momento de la dispersión natural, en marzo de 2009 y 2010, en 10 plantas seleccionadas al azar en estado de madurez fisiológica, ubicadas en un campo de soja de la localidad de Roque Pérez (latitud 35°20'S, longitud 59°23'O) en la provincia de Buenos Aires.

La cosecha se realizó sacudiendo las panojas, localizadas por encima del canopeo del cultivo, dentro de una bolsa de papel. Luego, se acondicionaron separando y cuantificando el material inerte y las semillas vanas o muy pequeñas con un soplador o aventador.

### 4.2.2 Pruebas de germinación para evaluar el nivel de dormición de las semillas

Las semillas, antes de ser utilizadas, fueron sometidas a pruebas de germinación para determinar su nivel de dormición. Para ello fueron colocadas en cámaras de germinación a 20/30°C (8/16hs) con luz (condiciones consideradas óptimas de acuerdo

a los resultados de los experimentos relacionados con el objetivo 1 de esta tesis). Se realizaron 5 repeticiones de 50 semillas cada una, las cuales fueron colocadas en cajas de Petri con dos filtros de papel (Double Rings) y regadas con 4 ml de agua destilada al inicio del experimento. Las cajas de Petri se sellaron con parafilm para evitar la pérdida de agua por evaporación. Se consideró semilla germinada a la que presentó la radícula emergida. Cada vez que se realizó el conteo de semillas germinadas, éstas fueron retiradas de la caja y se agregó agua destilada cuando fue necesario. La viabilidad de las semillas que no germinaron fue evaluada por el test de tetrazolio o de la firmeza ya detallados en el capítulo 2.

#### 4.2.3 Experimento 1: Efecto de la cobertura del suelo sobre la dormición y viabilidad de las semillas de *D. sanguinalis*

En los años 2009 y 2010, se realizaron experimentos en condiciones semi controladas en el campo experimental de la FAUBA para determinar el efecto de la cobertura del suelo sobre la dormición y viabilidad de las semillas de *D. sanguinalis*.

El experimento se realizó con un diseño completamente aleatorizado en arreglo factorial con 4 repeticiones, en el cual los factores estudiados fueron: i) distintas coberturas de suelo (rastrajo de soja, rastrajo de maíz y sin cobertura) y ii) tiempo de permanencia de las semillas en el suelo (1, 3, 5 y 9 meses en 2009 y 1, 3, 5, 7 y 9 meses en 2010).

La cantidad de rastrajo a colocar sobre la superficie del suelo se calculó como una proporción equivalente del rastrajo remanente de un supuesto cultivo de soja antecesor con un rinde de 3500 kg ha<sup>-1</sup> con un índice de cosecha de 0,45, y en el caso del rastrajo de maíz se consideró un rinde de 8500 kg ha<sup>-1</sup> con un índice de cosecha de 0,46.

El 30 de abril de 2009 y el 10 de mayo de 2010, se colocaron grupos de 50 semillas en bolsas de tul sobre la superficie del suelo, a razón de 3 bolsas por parcela (de 0,25 m por 0,25 m) en 2009 y 5 bolsas en 2010 y se taparon con los rastros correspondientes según el tratamiento. Luego, de acuerdo al tratamiento del tiempo de permanencia en el suelo, se fue sacando una bolsa por cada parcela en los distintos momentos preestablecidos. Las parcelas se mantuvieron libres de malezas manualmente.

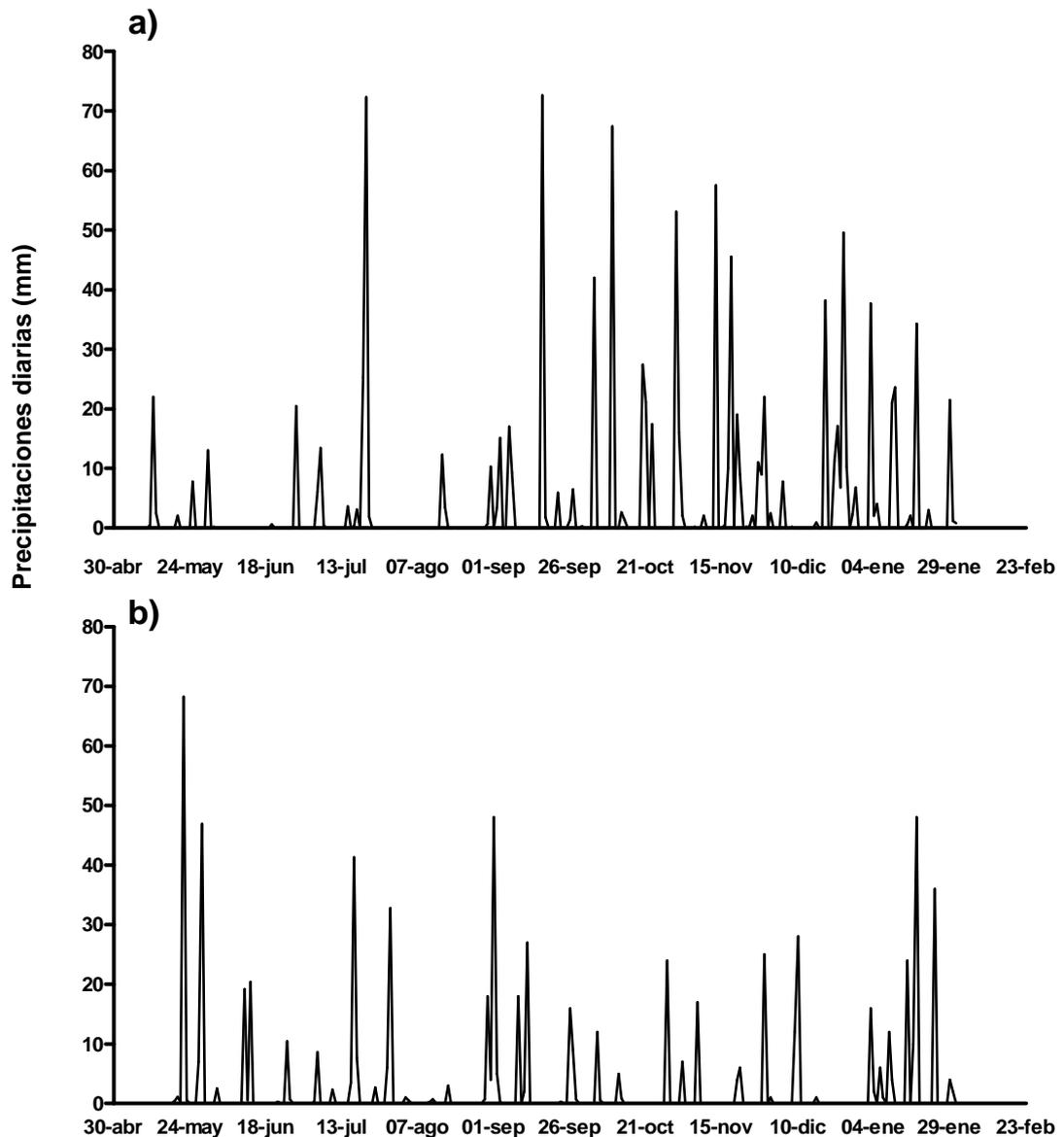
##### 4.2.3.1 Determinaciones

Durante el ensayo se registraron datos de la temperatura y humedad del aire debajo del rastrajo y sobre la superficie del suelo mediante sensores y data loggers (Cavadevices, IP65, 4 canales). Los datos de las precipitaciones se tomaron de la Estación Meteorológica Villa Ortúzar ubicada en el mismo predio de la facultad, a unos 300 metros del campo experimental.

A medida que se retiraban las bolsitas, las semillas presentes en su interior fueron sometidas a pruebas de germinación en cámara para clasificarlas luego en germinadas (viables) o no germinadas. Las no germinadas fueron sometidas a test de tetrazolio y clasificadas en dormidas (viables) o muertas (no viables). La diferencia entre las 50 semillas presentes al inicio del experimento y la suma total de las semillas viables (dormidas y no dormidas) y no viables, se las consideró como germinadas.

#### 4.2.3.2 Precipitaciones

Si bien los primeros dos meses luego de iniciado el experimento llovió más en el ciclo 2010-11, durante los meses de primavera (octubre, noviembre y diciembre) en el ciclo 2009-10 llovió más que en el 2010-11, dando un total acumulado durante el tiempo que duró el ensayo de 350 mm más en el año 2009-10 (Figura 4.1).



**Figura 4.1** Precipitaciones diarias (mm) durante los meses en los que hubo semillas en el campo para los ciclos (a) 2009-10 y (b) 2010-11.

#### 4.2.4 Experimento 2: Efecto de la cobertura del suelo y el cultivo de soja sobre la germinación y la emergencia de las semillas de *D. sanguinalis*

En el campo experimental de la FAUBA durante las campañas 2009-10 y 2010-11, se realizaron experimentos para evaluar el efecto de la cobertura del suelo y el cultivo de soja sobre la emergencia de las semillas de *D. sanguinalis*. Los experimentos se llevaron a cabo utilizando un diseño en bloques completamente aleatorizado

(DBCA), con 10 repeticiones en 2009-10 y 5 repeticiones en 2010-11. La parcela principal fue el cultivo de soja (con y sin cultivo) y las sub-parcelas fueron coberturas de suelo (rastrajo de soja, maíz, sin cobertura y con media sombra). El tratamiento con media sombra se realizó para separar el efecto del sombreado de otros efectos biológicos (i.e. alelopatía, microorganismos).

El 27 de noviembre de 2009 y el 17 de noviembre de 2010, se sembró el cultivo de soja y se colocaron en el entresurco sobre la superficie del suelo, bandejas plásticas (5 cm de alto, por 12 cm de ancho, por 20 cm de largo), sin fondo para permitir la percolación del agua de lluvia. Las bandejas se llenaron con la misma tierra del campo experimental, previamente esterilizada en estufa durante 7 días, y una vez que el cultivo alcanzó el estado de V2 se sembraron 100 semillas de la maleza por cada bandeja, cubriéndose con los distintos tipos de rastrajo y con un tul para evitar el ingreso de semillas ajenas al experimento y el efecto de los depredadores.

#### 4.2.4.1 Determinaciones

La temperatura del aire bajo los distintos tipos de rastros se registró con sensores y dataloggers (Cavadevices, IP65, 4 canales) y las precipitaciones mediante un pluviómetro colocado en el sitio experimental. Semanalmente, se determinó la cantidad de plántulas emergidas retirándolas del suelo a medida que emergían.

#### 4.2.5 Experimento 3: Relación entre el nivel de dormición de las semillas al momento de su dispersión y la emergencia con distintos tipos de cobertura del suelo

En el campo experimental de la FAUBA durante los años 2011 y 2012, se realizaron experimentos para determinar la importancia del nivel de dormición de las semillas al momento de su dispersión y la incidencia sobre la emergencia de las plántulas en combinación con distintos tipos de cobertura del suelo. Para estos experimentos se utilizó un diseño completamente aleatorizado (DCA) en arreglo factorial con cinco repeticiones. Los factores fueron: i) nivel de dormición de las semillas con dos niveles: alto (92%) y bajo (61%) en el año 2011, alto (89%) y bajo (63%) en el año 2012 y ii) tipo de cobertura del suelo con tres niveles: rastrajo de soja, de maíz y sin cobertura de rastrajo.

Las semillas fueron recolectadas en el momento de la dispersión natural, en marzo de 2011 y 2012. En 10 plantas seleccionadas al azar en sitios con cultivo de soja y en sitios sin cultivo de soja. La recolección y acondicionamiento se realizó tal como se describió en el apartado 1.3.2 del capítulo 1. Para determinar el nivel de dormición de las semillas, previo a la instalación de los experimentos, se prepararon las semillas tal como se describió en el apartado 2.2.1 y se colocaron en una cámara de germinación a 20/30°C (8/16hs) con luz. En ambos años, aquellas semillas que provenían de sitios sin cultivos de soja eran las que tenían mayor dormición y aquellas que provenían de sitios con cultivos de soja tenían menor dormición.

El 12 de mayo en el 2011 y el 6 de junio en el 2012, se colocaron las semillas en grupos de 50 en bandejas de plástico (5 cm de alto por 12 cm de ancho por 20 cm de largo), sin fondo para permitir la percolación del agua de lluvia. Las bandejas se rellenaron con tierra, previamente esterilizada en estufa durante 7 días, y una vez colocadas las semillas en las bandejas se cubrieron con el tipo de cobertura según el tratamiento. Luego se cubrieron con un tul de manera de evitar la depredación y dispersión del rastrajo.

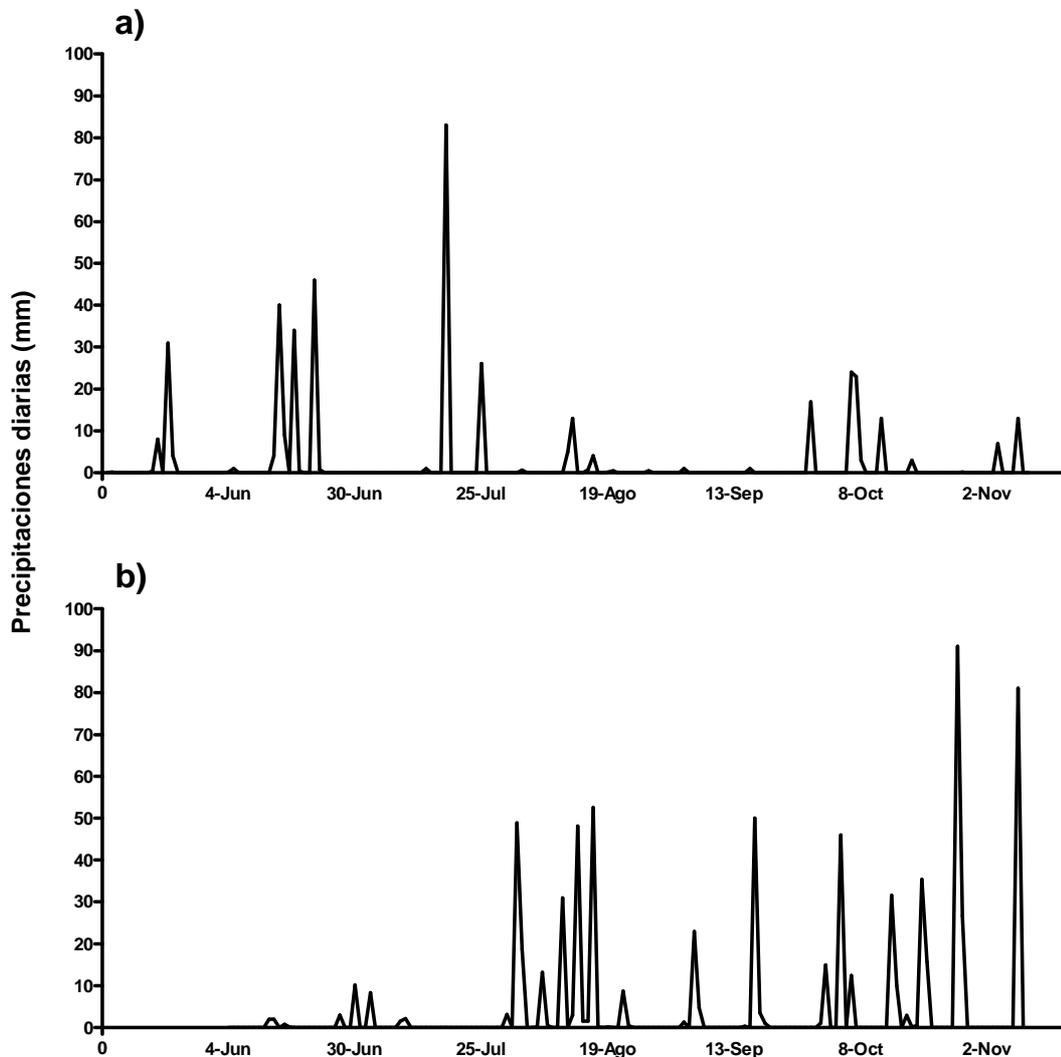
4.2.5.1 Determinaciones

La temperatura del aire bajo las distintas coberturas se midió con sensores y dataloggers (Cavadevices, IP65, 4 canales). Los datos de las precipitaciones se tomaron de la Estación Meteorológica Villa Ortúzar ubicada en el mismo predio de la facultad, a unos 300 metros del campo experimental.

A partir de principios de primavera (septiembre) se hicieron monitoreos semanales para registrar la cantidad de plántulas emergidas, las cuales eran retiradas de la bandeja y descartadas luego del recuento.

4.2.5.2 Precipitaciones

La primera mitad del invierno hubo más precipitaciones en el año 2011 (mayo, junio y julio) y a partir de agosto las precipitaciones fueron mucho más abundantes en el año 2012 que en el 2011, dando un total acumulado de 296 mm más en el año 2012 (Figura 4.2).



**Figura 4.2** Precipitaciones diarias (mm) desde que se colocaron las semillas en el campo hasta que cesó la emergencia de plántulas para los años (a) 2011 y (b) 2012.

#### 4.2.6 Análisis de los datos

Los datos recolectados se analizaron estadísticamente mediante análisis de varianza (ANOVA) y las medias se compararon con el test de HSD Tukey ( $p < 0,05$ ) utilizando el programa estadístico Statistix 7.0 (Analytical Software 2000). Para satisfacer los supuestos del ANOVA se chequearon la normalidad y la homogeneidad de varianzas. Para la comparación del porcentaje de semillas germinadas en cada tratamiento se utilizó la transformación arcoseno de los porcentajes registrados (Little y Hills 1975). Al momento de construir las figuras se utilizaron los datos sin transformar.

### **4.3 Resultados**

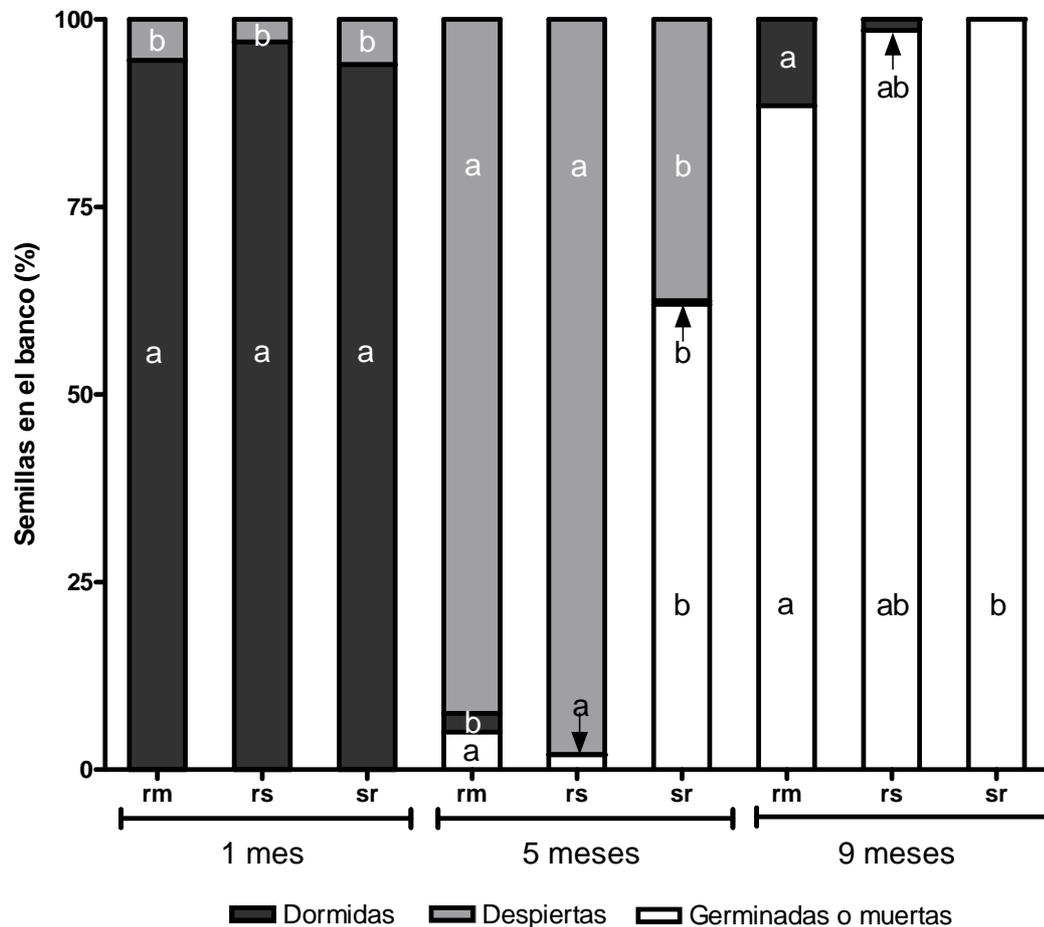
#### 4.3.1 Efecto de la cobertura del suelo sobre la dormición y la cantidad de semillas viables en el suelo de *D. sanguinalis*

##### Experimento 1

El análisis de varianza de los datos de semillas dormidas, despiertas y germinadas o muertas del año 2009, mostraron interacciones significativas ( $p < 0,01$ ) entre los factores cobertura (COB) y tiempo de permanencia en el suelo (Ti) (Cuadro Apéndice 4.1, 4.2 y 4.3). Por lo tanto se analizaron por separado los tres niveles del factor COB dentro de cada uno de los niveles Ti y los niveles del factor Ti dentro de cada uno de los niveles del factor COB. Al mes de encontrarse en el suelo (fines de mayo), el 95% de las semillas se encontraban dormidas (Figura 4.3) sin observarse diferencias entre tipos de cobertura en ninguna de las dos categorías. A los 5 meses (fines de septiembre), el porcentaje de semillas dormidas cayó hasta valores cercanos al 1% en todos los tratamientos. En el caso de los tratamientos con rastrojo en superficie, un 95% de esas semillas se encontraban despiertas en el banco del suelo y sólo un 3% de las semillas habían desaparecido del banco porque habían germinado o muerto. En cambio, en el tratamiento sin rastrojo en superficie esos valores difirieron significativamente ( $p < 0,01$ ) de los tratamientos con cobertura, donde se observó un 38% de semillas despiertas y un 62% de semillas que habían desaparecido del banco de semillas (Figura 4.3). A los 9 meses (fines de enero), prácticamente había desaparecido el 100% de las semillas presentes en el banco, excepto en el tratamiento con rastrojo de maíz donde aún quedaba un 11% de semillas dormidas ( $p < 0,05$ ).

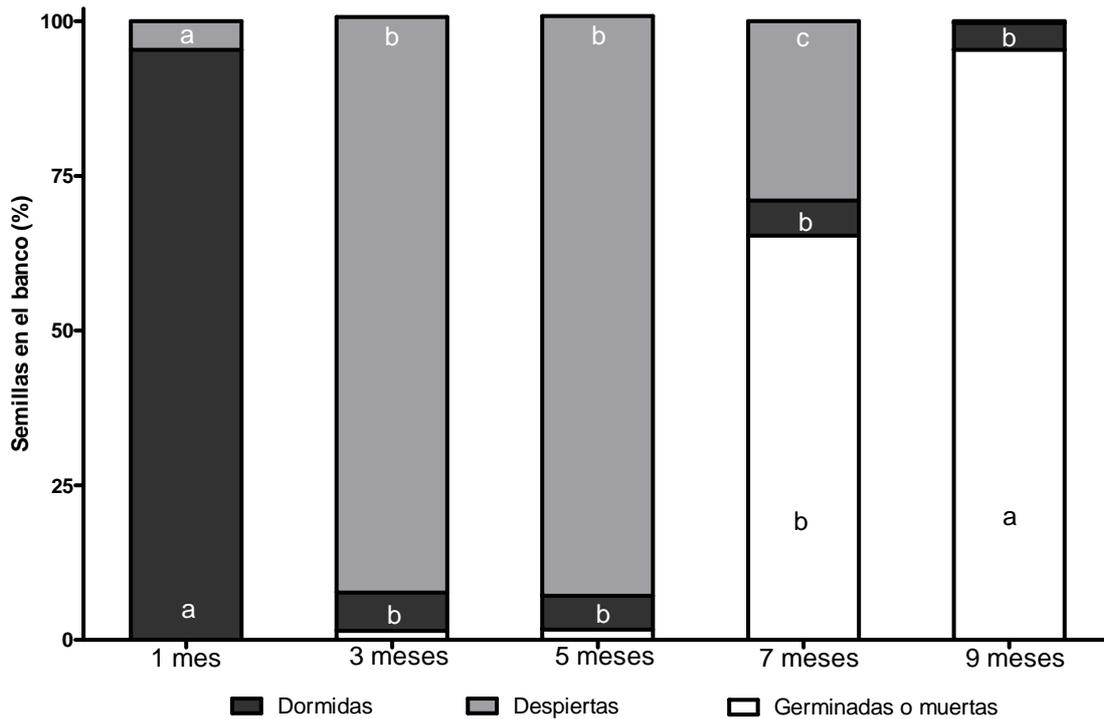
El análisis de varianza de los datos de semillas dormidas, despiertas y germinadas o muertas del año 2010, no mostró interacciones entre los factores cobertura (COB) y tiempo de permanencia en el suelo (Ti) (Cuadro Apéndice 4.4). En cuanto a las semillas dormidas ambos factores mostraron diferencias significativas ( $p < 0,001$  para Ti y  $p < 0,05$  para COB) (Cuadro Apéndice 4.4b). Tanto para semillas despiertas como para las semillas germinadas o muertas, el único factor que mostró diferencias significativas ( $p < 0,001$ ) fue el tiempo de permanencia en el suelo (Ti) (Cuadro Apéndice 4.4a, c). Al igual que en el año 2009, al mes de permanecer en el suelo el 95% de las semillas se encontraban dormidas y el 5% restante estaban despiertas (Figura 4.4). En agosto, a los 3 meses de permanecer en el suelo, el número de semillas dormidas se redujo ( $p < 0,001$ ) al 6%, el número de semillas despiertas aumentó ( $p < 0,001$ ) al 92% y el 2% de las semillas había germinado. A los 5 meses, a principios de octubre, prácticamente no se habían modificado los valores para ninguna de las categorías con respecto a agosto (Figura 4.4). A los 7 meses (principios de diciembre), el porcentaje de semillas

despiertas se redujo significativamente ( $p < 0,001$ ) hasta valores del 29% y la cantidad de semillas germinadas o muertas aumentó ( $p < 0,001$ ) hasta el 65%. A los 9 meses de permanecer en el suelo (febrero) la cantidad de semillas germinadas o muertas siguió aumentando hasta llegar al 95% del total de las semillas del banco. En este momento, ya no quedaban semillas despiertas y sólo un 5% permanecían dormidas (Figura 4.4)

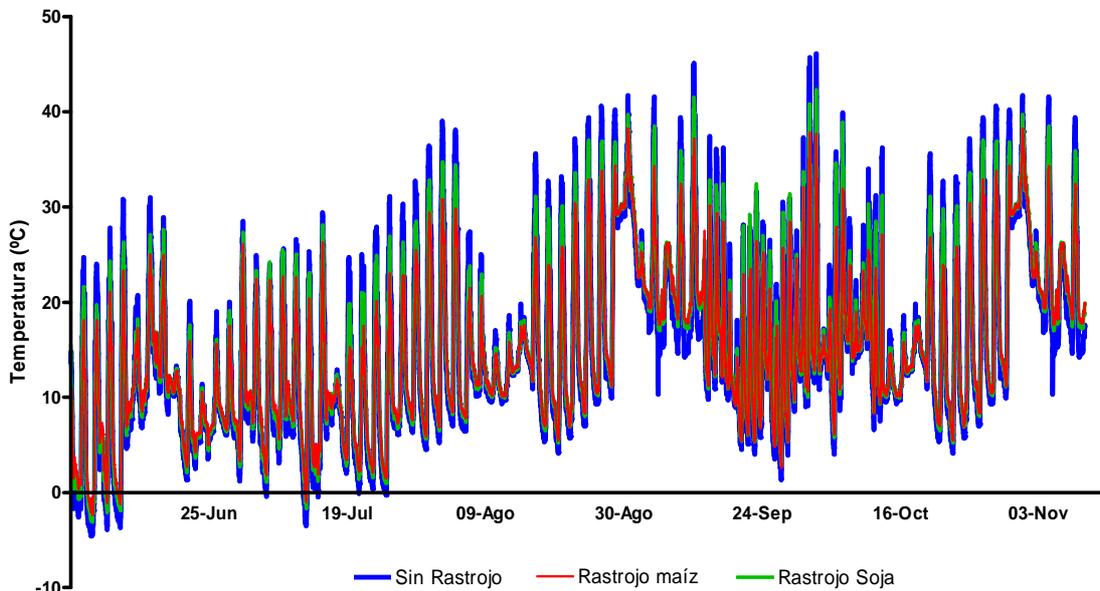


**Figura 4.3** Proporción de semillas dormidas, despiertas y germinadas o muertas de *D. sanguinalis* (%) en el banco de semillas del suelo luego de permanecer 1, 5 y 9 meses sobre el suelo (Ti) y bajo distintos tipos de coberturas (COB), rastrojo de maíz (rm), soja (rs) y sin rastrojo (sr) en el año 2009. Las barras son las medias. Barras con la misma letra, para la misma categoría (dormidas, despiertas y germinadas o muertas) y mismo tiempo de permanencia en el suelo, indican que no hay diferencias significativas de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

La temperatura media medida sobre la superficie del suelo fue de  $15,0^{\circ}\text{C}$  (D.E.: $9,48^{\circ}\text{C}$ ) para el tratamiento sin rastrojo,  $14,9^{\circ}\text{C}$  (D.E.: $7,75^{\circ}\text{C}$ ) para el tratamiento con rastrojo de maíz y de  $15,2^{\circ}\text{C}$  (D.E.: $8,48^{\circ}\text{C}$ ) para el tratamiento con rastrojo de soja. No se encontraron diferencias ( $p < 0,05$ ) entre los distintos tipos de cobertura. En cambio, hubo diferencias en cuanto a las temperaturas alternadas, siendo en promedio para todo el período de  $15,2^{\circ}\text{C}$  (D.E.:  $10,6^{\circ}\text{C}$ ) para el tratamiento sin cobertura,  $11^{\circ}\text{C}$  (D.E.: $7,3^{\circ}\text{C}$ ) para el tratamiento con rastrojo de maíz y de  $12,8^{\circ}\text{C}$  (D.E.: $8,9^{\circ}\text{C}$ ) para el tratamiento con rastrojo de soja (Figura 4.5).



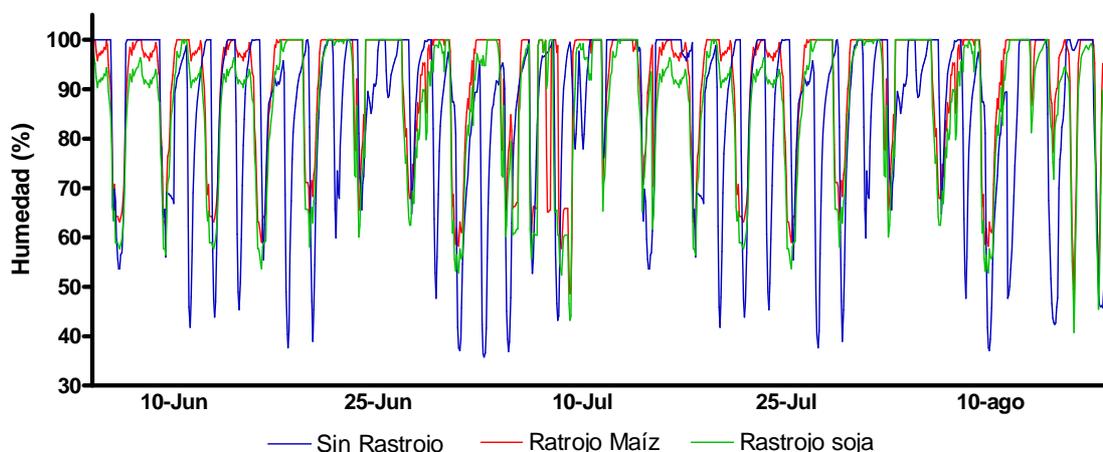
**Figura 4.4** Proporción de semillas dormidas, despiertas y germinadas o muertas de *D. sanguinalis* (%) en el banco de semillas del suelo luego de permanecer 1, 3, 5, 7 y 9 meses en el suelo, en el año 2010. Las barras son las medias. Barras con la misma letra, para la misma categoría (dormidas, despiertas y germinadas o muertas) indican que no hay diferencias significativas de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).



**Figura 4.5** Temperatura media diaria desde junio a principios de noviembre del año 2009 medida sobre la superficie del suelo en los tratamientos sin rastrojo, rastrojo de soja y rastrojo de maíz.

La humedad relativa (%) medida sobre la superficie del suelo sin rastrojo alcanzó, en promedio, menores valores mínimos diarios, 45,2% (D.E.: 15,3%), que la

humedad relativa medida bajo ambos tipos de rastrojos, 56,3% (D.E.:6,9%) en soja y 61,8% (D.E.: 6,8%) en maíz (Figura 4.6).



**Figura 4.6** Humedad relativa media diaria desde principios de junio a mediados de agosto del año 2009 medida sobre la superficie del suelo en los tratamientos sin rastrojo, rastrojo de soja y rastrojo de maíz.

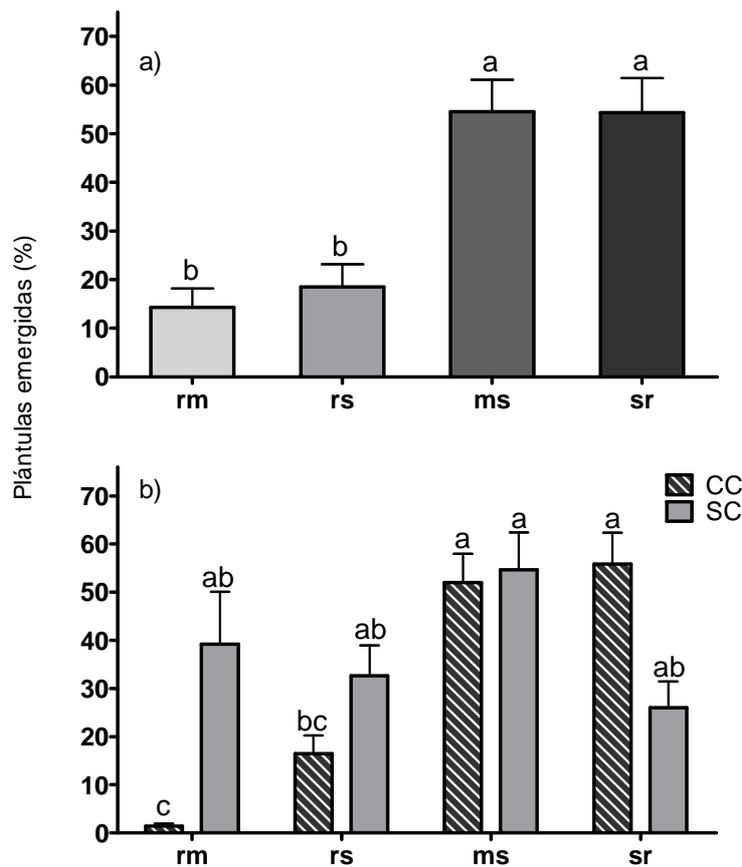
#### 4.3.2 Efecto de la cobertura del suelo y la presencia del cultivo de soja sobre la germinación y emergencia de las plántulas de *D. sanguinalis*

##### Experimento 2

Al analizar los porcentajes de plántulas emergidas bajo los distintos tipos de coberturas (COB) y con o sin cultivo (CULT) en la campaña 2009-10, no se encontró interacción entre los factores pero hubo diferencias entre los niveles de cada uno de los factores (Cuadro Apéndice 4.5a). En cambio, en la campaña 2010-11 se encontraron interacciones entre los factores ( $p < 0,01$ ) (Cuadro Apéndice 4.5b) y por lo tanto se analizaron por separado los cuatro niveles del factor COB dentro de cada uno de los niveles CULT (Cuadro Apéndice 4.5c) y los dos niveles del factor CULT dentro de cada uno de los niveles del factor COB (Cuadro Apéndice 4.5d).

En la campaña 2009-10, la emergencia de las plántulas debajo del cultivo de soja se redujo un 17% en promedio para todos los tipos de cobertura con respecto a la emergencia sin cultivo. Independientemente de la presencia del cultivo, la emergencia de plántulas bajo rastrojo de soja o maíz fue menor (38%) con respecto a las que fueron cubiertas por una red media sombra o las que no tuvieron ninguna cobertura (Figura 4.7a).

En la campaña 2010-11, no se registraron diferencias en la emergencia de plántulas bajo distintos tipos de coberturas cuando crecieron sin cultivo (Figura 4.7b). En cambio con cultivo, el porcentaje de plántulas emergidas bajo rastrojo de maíz no superó el 1,5%, esto es un 38,5% menos que sin cultivo. Así como bajo rastrojo de soja y con cultivo en superficie donde el porcentaje de plántulas emergidas fue del 16%, esto es un 38% menos que las plántulas emergidas bajo media sombra o sin rastrojo en superficie cuando no hay cultivo (Figura 4.7b).

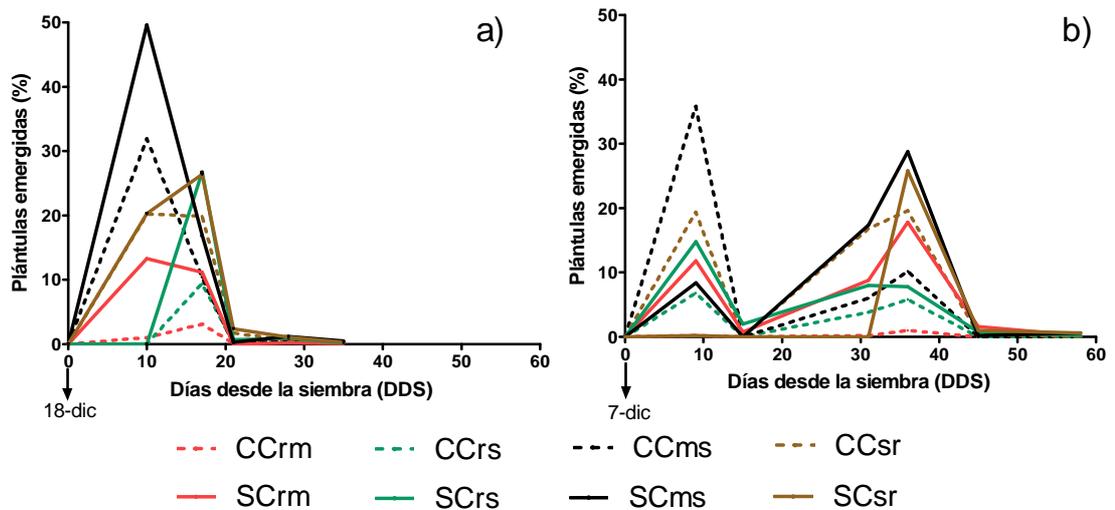


**Figura 4.7** Plántulas emergidas de *D. sanguinalis* (%) bajo distintos tipos de coberturas (COB), (rastrajo de maíz, rm; soja, rs; media sombra, ms y sin rastrojo, sr) y con (CC) o sin (SC) cultivo de soja (CULT) en las campañas (a) 2009-10 y (b) 2010-11. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

En las dos campañas y en casi todos los tratamientos, el primer pico de emergencia de plántulas de *D. sanguinalis* ocurrió a los 10 días desde la siembra. No obstante, en la campaña 2009-10 este pico de emergencia correspondió a la única cohorte de la campaña, mientras que en la 2010-11 se detectaron 2 cohortes, la primera a los 9 días y la segunda alrededor de los 37 días desde la siembra.

En la campaña 2009-10, en el pico de emergencia, la mayor proporción de plántulas emergidas se observó en los tratamientos con media sombra con cultivo (71%) y sin cultivo (46%). Luego les siguieron los tratamientos sin rastrojo sin cultivo (33%) y con cultivo (29%) y con rastrojo de maíz sin cultivo (13%). Los tratamientos con rastrojo de maíz con cultivo y con rastrojo de soja con y sin cultivo tuvieron su pico de emergencia a los 17 días desde la siembra (Figura 4.8a).

En la campaña 2010-11 el mayor porcentaje de emergencia de la primera cohorte también se alcanzó en el tratamiento con media sombra y con cultivo (36%), seguido por el tratamiento sin rastrojo y con cultivo (19%). El resto de los tratamientos tuvieron porcentajes muy parecidos entre ellos de alrededor del 10%, a excepción de los tratamientos sin rastrojo en superficie y sin cultivo, que tuvo su pico de germinación (25%) recién a los 36 días desde la siembra y con rastrojo de maíz y con cultivo en el que prácticamente no emergieron plántulas (Figura 4.8b).



**Figura 4.8** Plántulas emergidas (%) en función de los días desde la siembra (DDS) de las semillas de *Digitaria sanguinalis* para las campañas (a) 2009-10 y (b) 2010-11 para los tratamientos con cultivo (CC) y sin cultivo (SC) y los diferentes tipos de cobertura, rastrojo de maíz (rm), rastrojo de soja (rs), media sombra (ms) y sin rastrojo (sr). Las flechas indican el momento de la siembra de las semillas en las bandejas.

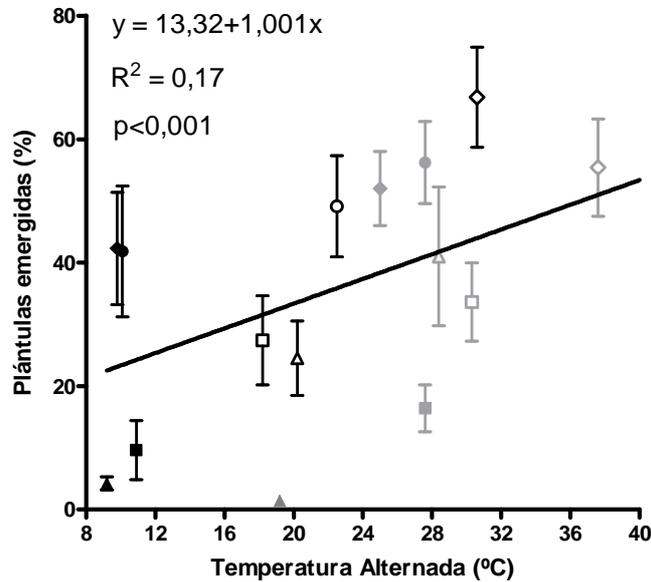
La temperatura media fue mayor ( $p < 0,05$ ) en todos los tratamientos sin cultivo que en aquellos con cultivo de soja. Aunque en la campaña 2010-11 esa mayor temperatura media sólo se observó en los tratamientos sin cultivo y con media sombra o sin rastrojo (Cuadro 4.1). Prácticamente, no hubo diferencias en las temperaturas mínimas medidas en todos los tratamientos (Cuadro 4.1). La temperatura máxima, en general, fue mayor ( $p < 0,05$ ) en los tratamientos sin cultivo que con cultivo, y dentro de éstos los que no tuvieron rastrojo en superficie fue mayor que los que tuvieron rastrojo (Cuadro 4.1). Los tratamientos con cultivo en superficie tuvieron menores valores ( $p < 0,05$ ) de temperaturas alternadas que aquellos sin cultivo en superficie (Cuadro 4.1).

A medida que la alternancia de temperatura medida sobre la superficie del suelo aumenta, el porcentaje de plántulas emergidas tiende a aumentar. Por otra parte, a igual alternancia de temperatura, con rastrojo hay menor emergencia de plantas que sin rastrojo o con media sombra (Figura 4.9).

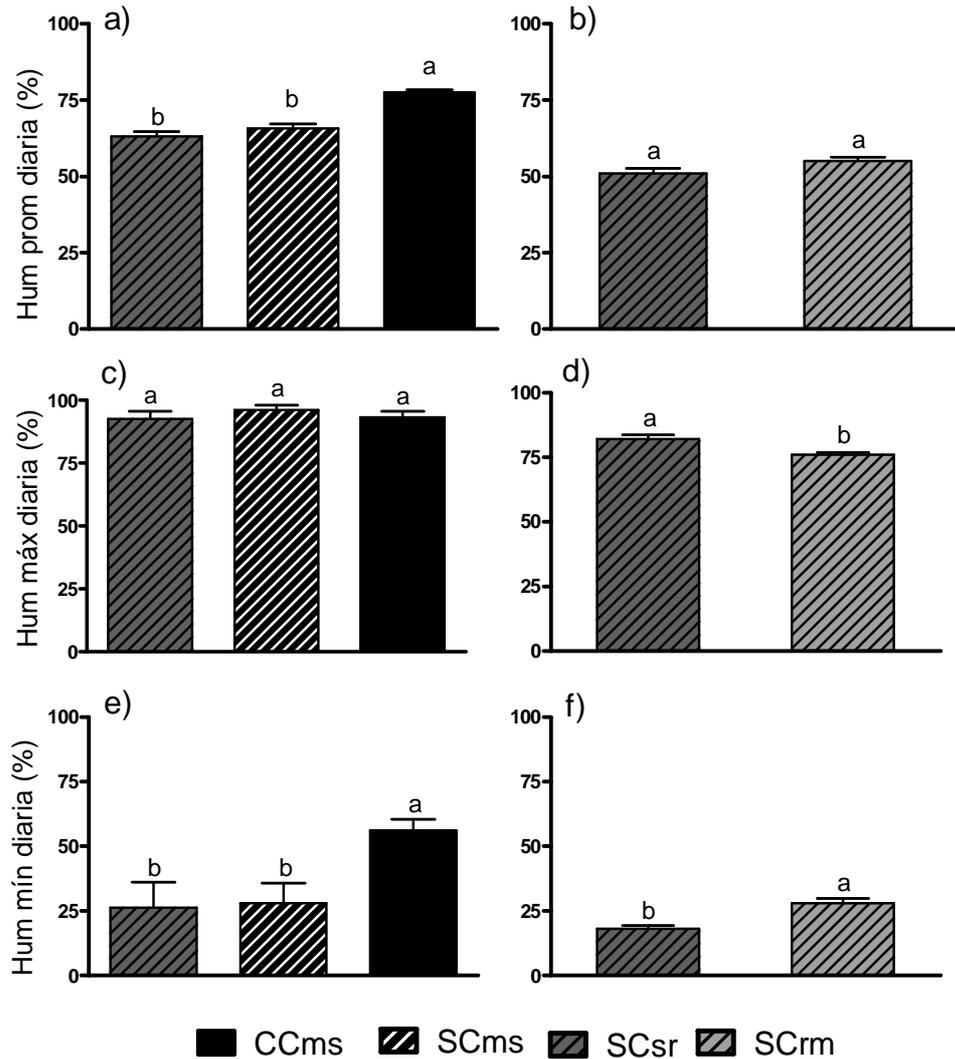
En la campaña 2009-10, la humedad relativa promedio y mínima fue mayor ( $p < 0,05$ ) en el tratamiento con cultivo y media sombra que en el tratamiento sin cultivo y media sombra (Figura 4.10a y e). No hubo diferencias entre los tratamientos en la humedad relativa máxima diaria (Figura 4.10c). En la campaña 2010-11 no hubo diferencias en la humedad relativa promedio entre los tratamientos sin cultivo sin rastrojo y sin cultivo con rastrojo de maíz (Figura 4.10b). El tratamiento con rastrojo de maíz tuvo menor ( $p < 0,05$ ) humedad relativa máxima y mayor humedad relativa mínima con respecto al tratamiento sin rastrojo (Figura 4.10d y f).

**Cuadro 4.1** Temperatura media, mínima, máxima y alternancia diaria medida sobre la superficie del suelo en los distintos tratamientos en las campañas a) 2009-10 y b) 2010-11: con cultivo y rastrojo de soja (CCrs), rastrojo de maíz (CCrm), sin rastrojo (CCsr), y media sombra (CCms). Sin cultivo y con rastrojo de soja (SCrs), rastrojo de maíz (SCrm) sin rastrojo (SCsr) y media sombra (SCms). Letras diferentes entre filas de la misma columna en cada una de las campañas indican diferencias significativas según la prueba de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

Campaña 2009-10					
Tratamiento		T° media diaria	T° mín diaria	T° máx diaria	T° alt diaria
Con Cultivo	Rastrojo soja	22,6 (4,27) c	18,9 (2,63) a	29,8 (3,3) c	10,9 (4,1) c
	Rastrojo maíz	22,4 (3,96) c	19,1 (2,4) a	28,3 (3,76) c	9,2 (4,58) c
	Sin Rastrojo	21,9 (4,16) c	18,4 (2,53) a	28,5 (3,85) c	10,1 (3,97) c
	Media Sombra	22,1 (4,13) c	18,6 (2,46) a	28,5 (2,61) c	9,8 (3,7) c
Sin Cultivo	Rastrojo soja	25,5 (7,67) ab	18,6 (2,71) a	36,9 (6,1) bc	18,2 (5,78) bc
	Rastrojo maíz	25 (7,96) b	18,6 (2,74) a	38,8 (5,49) b	20,2 (5,71) ab
	Sin Rastrojo	26,4 (9,53) ab	17,5 (2,79) a	40 (6,26) ab	22,5 (7,05) a
	Media Sombra	26,7 (11,4) a	17 (2,78) a	47,6 (9,75) a	30,6 (11,86) b
Campaña 2010-11					
Tratamiento		T° media diaria	T° mín diaria	T° máx diaria	T° alt diaria
Con Cultivo	Rastrojo soja	27,7 (4,92) b	19,7 (3,83) ab	41,1 (8,26) cd	21,4 (7,09) cd
	Rastrojo maíz	27,2 (4,46) b	20,2 (3,84) a	39,4 (7,66) d	19,2 (7,28) de
	Sin Rastrojo	28,4 (5,22) b	19,2 (3,86) ab	46,8 (10,54) bc	27,6 (10,26) bc
	Media Sombra	28,3 (5,49) b	18,6 (3,88) ab	43,6 (8,17) bcd	25,0 (8,11) e
Sin Cultivo	Rastrojo soja	30,8 (6,52) ab	18,7 (3,71) ab	49,1 (9,74) b	30,3 (8,17) a
	Rastrojo maíz	30,5 (6,52) ab	19 (3,55) ab	43,7 (9,56) bc	28,4 (8,26) b
	Sin Rastrojo	33,9 (7,72) a	18 (3,67) b	60,2 (12,19) a	42,2 (10,66) a
	Media Sombra	33 (7,41) a	18,5 (3,61) ab	56 (10,86) a	37,6 (9,27) bc



**Figura 4.9** Plántulas emergidas (%) de *Digitaria sanguinalis* en función de la alternancia de temperatura, en los tratamientos sin cultivo (símbolos abiertos), con cultivo (símbolos cerrados) con cuatro tipo de coberturas (rastrojo de maíz ▲, rastrojo de soja ■, con media sombra ◆ y sin rastrojo ●) y en las campañas 2009-10 (símbolos negros) y 2010-11 (símbolos grises).



**Figura 4.10** Valores de humedad relativa (Hum) (%) (a,b) promedio (prom), (c,d) máxima (máx) y (e,f) mínima (mín), medida sobre la superficie del suelo en los distintos tratamientos en las campañas 2009-10 (a,c,e) y 2010-11 (b, d, f): con cultivo y media sombra (CCms), sin cultivo y media sombra (SCms), sin rastrojo (SCsr) y con rastrojo de maíz (SCrm). Letras diferentes indican diferencias significativas según la prueba de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

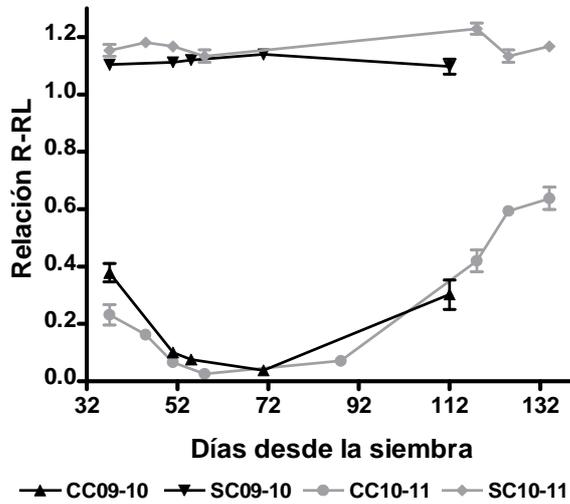
En ambas campañas la relación R-RL fue menor bajo los cultivos de soja que sin cultivo. A medida que el cultivo creció, la R-RL descendió hasta un mínimo de 0,02 alcanzado alrededor de los 60 días desde la siembra del cultivo (Figura 4.11).

#### 4.3.3 Importancia del nivel de dormición de las semillas al momento de dispersarse y la cobertura del suelo sobre la emergencia de las plántulas de *D. sanguinalis*.

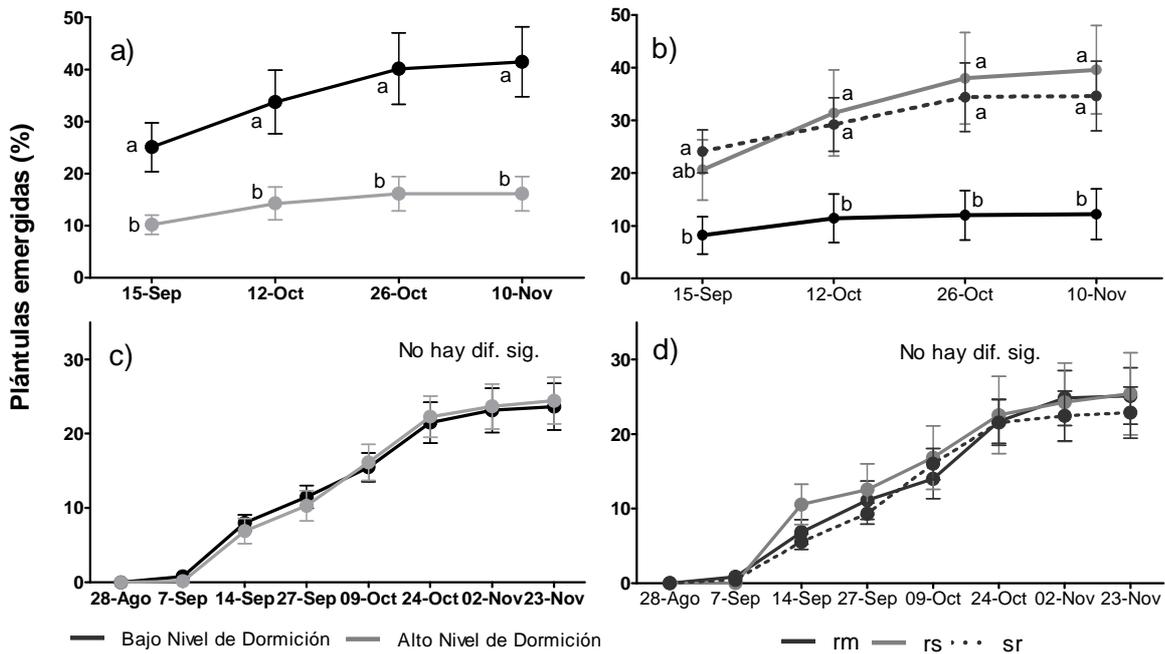
#### Experimento 3

En el año 2011, cuando se analizó cada fecha de medición de plántulas emergidas en forma independiente, se encontraron diferencias significativas ( $p < 0,05$ )

dentro de los factores momento de dispersión y tipo de cobertura, pero no hubo interacción entre ellos (Figura 4.12 a y b). En cambio, en el año 2012 no se encontraron diferencias significativas entre factores en ninguna de las fechas evaluadas (Figura 4.12 c y d).



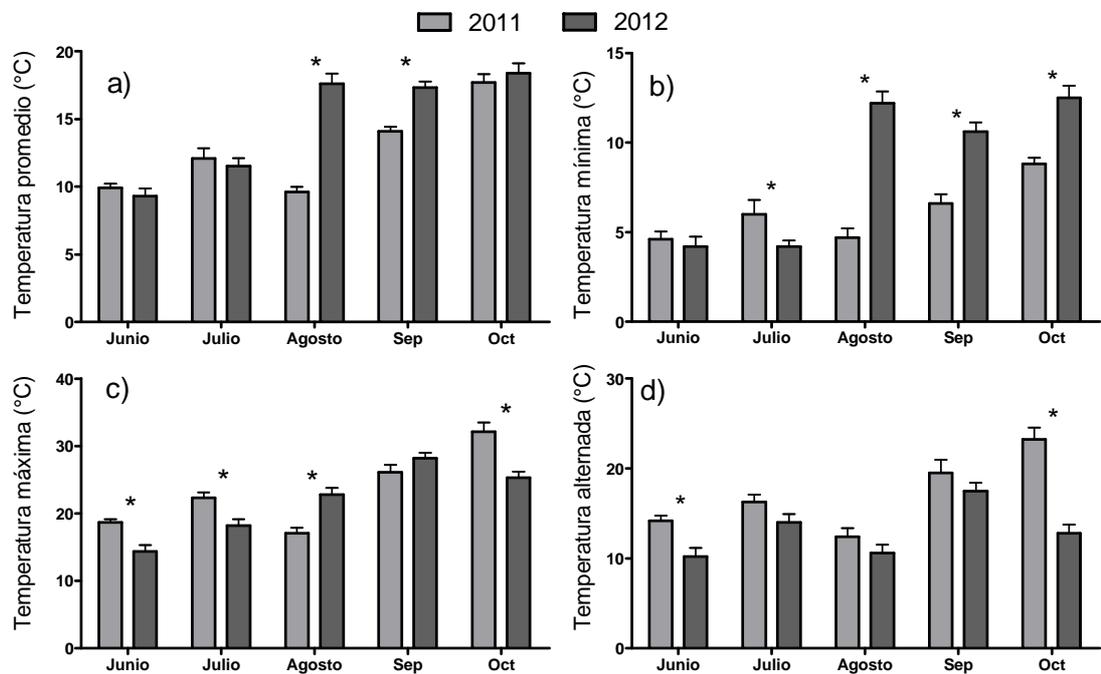
**Figura 4.11** Relación Rojo-Rojo Lejano medida bajo el canopeo para las dos campañas, 2009-10 (09-10) y 2010-11 (10-11) con cultivo (CC) y sin cultivo (SC).



**Figura 4.12** Plántulas de *Digitaria sanguinalis* emergidas en el año (a y b) 2011 y en el año (c y d) 2012, a partir de semillas con (a y c) alto y bajo nivel de dormición al momento de la dispersión y (b y d) bajo distintos tipos de cobertura, rastrojo de maíz (rm), rastrojo de soja (rs) y sin rastrojo (sr) para los distintos momentos de evaluación de plántulas emergidas. Las líneas verticales en cada símbolo indican el error estándar de la media. Símbolos dentro de cada fecha con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

En el año 2011, las semillas que se habían dispersado con un nivel de dormición menor, independientemente de la cubierta que tenían, tuvieron mayores valores de emergencia que las semillas dispersadas con un mayor nivel de dormición. Estas diferencias se mantuvieron a lo largo de todo el período de evaluación (Figura 4.12a). La cantidad de plántulas emergidas bajo rastrojo de maíz es menor que la cantidad de plántulas emergidas bajo rastrojo de soja o sin rastrojo (Figura 4.12b).

La temperatura diaria promedio fue significativamente mayor ( $p < 0,05$ ) en el año 2012 durante los meses de agosto y septiembre comparado con los mismos meses del año 2011 (Figura 4.13a). La mínima diaria promedio fue más baja en julio en el 2012 y en agosto, septiembre y octubre en el 2011 (Figura 4.13b). La alternancia de temperaturas promedio diaria fue mayor en junio y en octubre de 2011 con respecto a los mismos meses en el 2012 (Figura 4.13d). Es decir que el año 2011 tuvo una primera mitad del invierno más cálida y a partir de agosto en adelante fue más cálido el año 2012.



**Figura 4.13** Temperatura diaria (a) promedio, (b) mínima, (c) máxima y (d) alternada para los meses de junio, julio, agosto, septiembre y octubre de los años 2011 y 2012, medida sobre la superficie del suelo, en promedio para los tres tratamientos de cobertura. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con un asterisco (\*) significa que hay diferencias significativas entre años para cada mes, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

#### 4.4 Discusión

En este capítulo se evaluó, en primer lugar, el efecto de la presencia y tipo de cobertura en la superficie del suelo sobre la dormición y la permanencia de semillas viables en el banco del suelo. Luego, se determinó el efecto de la combinación de la cobertura del suelo y la presencia de un cultivo de soja en superficie sobre la emergencia de las plántulas de *D. sanguinalis*. Por último, se analizó el efecto del nivel

de dormición inicial de las semillas en combinación con el tipo de cobertura sobre la emergencia de las plántulas en la estación de crecimiento siguiente.

#### 4.4.1 Efecto de la cobertura del suelo sobre la dormición y permanencia de semillas viables en el banco del suelo

Prácticamente todas las semillas se encontraban dormidas al mes de encontrarse en el suelo, independientemente de la presencia o el tipo de cobertura. Al final del invierno, luego de tres meses de encontrarse en el suelo, la mayoría de las semillas estaban despiertas y sólo unas pocas estaban dormidas (Figura 4.4). Esto es debido a que, tal como se observó en los ensayos en cámaras (capítulo 2), las temperaturas frías de los primeros 3 meses (mayo, junio y julio) luego de la dispersión (Figura 4.5), junto a la humedad del suelo, removieron la dormición de las semillas. En estos experimentos las temperaturas de esos meses estuvieron en promedio por debajo de 10,7°C (Figura 4.5). A pesar de haber ciertas diferencias en la temperatura registrada bajo los distintos tipos de rastros, seguramente en todos los tratamientos se cubrieron los requerimientos de frío de la mayor parte de la población de semillas para salir de la dormición. Es decir, se acumuló la cantidad de unidades de tiempo térmico de estratificación (Batlla et al. 2003) por debajo del umbral necesario para la mayor parte de la población, de manera que las semillas germinaron en las condiciones de cámara (20/30°C, 8/16hs).

A los 5 meses (mediados de primavera), las semillas estaban en su mayoría despiertas (Figura 4.3 y 4.4) y en condiciones de germinar ante condiciones favorables. A excepción del tratamiento sin rastrojo en el año 2009 donde hubo una gran proporción de semillas germinadas o muertas y menor cantidad de semillas despiertas (Figura 4.3). Esto se debió a que sin rastrojo las semillas germinaron antes que con rastrojo por la mayor alternancia de temperaturas registradas durante este período considerado (Figura 4.5) y posiblemente por la mayor radiación incidente sobre las semillas. A los 7 meses, hubo una disminución en el número de semillas despiertas y un aumento de semillas germinadas debido a que las temperaturas en ascenso de fines de primavera y principios de verano (Figura 4.5) promovieron la germinación de las semillas (Figura 4.4). A los 9 meses (pleno verano) continuó la germinación de las semillas del banco y el descenso del número de semillas despiertas. En este momento del año durante el año 2009, bajo rastrojo de maíz, se observó que un pequeño porcentaje de las semillas se encontraban dormidas (Figura 4.3), lo cual podría indicar que las temperaturas altas del verano (Figura 4.5) las indujeron a dormición secundaria (Courtney 1968; Forcella et al. 2000). Este comportamiento de dormición cíclica a lo largo del año es el comportamiento característico de especies de ciclo primavero estival (Benech-Arnold et al. 2000; Batlla y Benech-Arnold 2010). Un comportamiento similar fue documentado en semillas de *D. sanguinalis* cuando estuvieron enterradas a 4,5cm de profundidad del suelo y con césped en superficie (Masin et al. 2006).

En ambos años de experimentos, se observó un aumento en el número de semillas germinadas o muertas a medida que transcurría el tiempo (Figura 4.3 y 4.4). Dado que en este trabajo, las semillas estuvieron protegidas por las redes de tul, por lo tanto, no puede adjudicarse la reducción en el número de semillas a los depredadores. Y que tampoco se observó una gran cantidad de semillas muertas, como sería esperable ante condiciones ambientales extremas. La reducción en el número de semillas del banco se debió principalmente a la germinación *in situ*. Esta última es la principal causa

de la reducción del número de semillas en el banco de semillas del suelo (Masin et al. 2006).

Asimismo, la presencia de rastrojo en superficie (de soja o maíz) sobre las semillas modificó el ambiente en el que se encontraban (Figura 4.5 y 4.6). De esta manera el rastrojo promovió el retraso de la germinación de las semillas y la emergencia de las plántulas y mantuvo por más tiempo la cantidad de semillas en el banco, tal como se observó al quinto mes de permanencia en el suelo en el año 2009 (Figura 4.3). Este retraso en la germinación no estuvo dado por una diferencia en los momentos de salida de la dormición ya que, como se mencionó antes, los niveles de dormición no difirieron entre los distintos tipos de coberturas a lo largo del tiempo (Figura 4.3). El retraso en la germinación estuvo probablemente dado por un efecto sobre la terminación de la dormición, ya que sin cobertura hubo una mayor alternancia de temperaturas que con cobertura (Figura 4.5), y como se vio en el capítulo 2, se trata de una especie con requerimientos de temperaturas alternadas para terminar la dormición y germinar. Resultados similares se registraron en *Amaranthus quitensis*, donde las semillas que se encontraban sin rastrojo en superficie tuvieron una mayor alternancia de temperaturas y esto se tradujo en una mayor germinación con respecto a semillas bajo rastrojo de trigo (6000 kg/ha) (Faccini y Vitta 2007).

Por otra parte, la reducción de la radiación incidente sobre la superficie del suelo a causa del rastrojo puede haber afectado la germinación de las semillas en aquellos tratamientos con rastrojo en superficie ya que, como se vio en el capítulo 2, una proporción de las semillas de esta especie puede requerir luz para germinar (Capítulo 2, Figuras 2.2 y 2.3). A medida que el tiempo transcurre, las temperaturas aumentan junto con las precipitaciones y el rastrojo comienza a degradarse aumentando la radiación incidente sobre las semillas y reduciendo las diferencias en las temperaturas alternadas en comparación con un suelo desnudo (Teasdale y Mohler 1993), lo cual estimula la germinación y emergencia de las plántulas de la maleza en aquellos sitios con rastrojo en superficie.

Dado que las semillas germinaron casi en su totalidad a los 9 meses de la dispersión (Figura 4.3 y 4.4), el banco de semillas de *D. sanguinalis* en un suelo sin remoción y con o sin cobertura, se puede considerar “transitorio” de acuerdo a la clasificación de los bancos de semillas descrita en el capítulo 1 (Thompson et al. 1997). Esto difiere de Masin et al. (2006) quienes clasifican al banco de semillas de esta especie “persistente de corto plazo”, con una duración del banco de semillas de más de un año y menos de cinco. La diferencia entre ambos trabajos es que en el trabajo citado las semillas se encontraban enterradas a 4,5cm de profundidad, en cambio en el presente trabajo las semillas se encontraban sobre la superficie del suelo, lo cual las expone a condiciones ambientales muy distintas de las exploradas a mayor profundidad (Ghersa y Martínez-Ghersa 2000).

#### 4.4.2 Efecto de la cobertura del suelo y la presencia del cultivo de soja sobre la germinación y emergencia de las plántulas de *D. sanguinalis*

La emergencia de las plántulas de *D. sanguinalis* fue reducida tanto por la presencia del cultivo de soja en superficie como por la presencia de rastrojo en superficie, ya sea de soja o maíz, o bien por una combinación entre ambos factores (Figura 4.7).

Conociendo los requerimientos de temperaturas alternadas de esta especie para germinar, determinados en el capítulo 2 de esta tesis y lo publicado por otros autores (Toole y Toole 1941; King y Oliver 1994; Forcella et al. 2000), se puede afirmar que las

diferencias entre los porcentajes de emergencia medidos con y sin cultivo se debieron, principalmente, a las diferencias en las temperaturas alternadas (Cuadro 4.1). Estas diferencias en las temperaturas alternadas estuvieron dadas por las temperaturas máximas, ya que prácticamente no hubo diferencias en las temperaturas mínimas (Cuadro 4.1). Esto coincide con otros trabajos, donde el canopeo de un cultivo reduce la alternancia de temperaturas a través de una disminución en la temperatura máxima sin modificar la temperatura mínima, ya sea en soja (Jha y Norsworthy 2009), en trigo (Kruk et al. 2006) o en alfalfa (Huarte y Benech-Arnold 2003).

Cuando no hubo cultivo, la diferencia entre las distintas coberturas en cuanto a las temperaturas fue más marcada, en cambio cuando hubo un cultivo las diferencias fueron menores (Cuadro 4.1).

Si bien se observaron diferencias entre los tratamientos con distintos tipos de rastrojo y los tratamientos sin rastrojo, esas diferencias no fueron tan marcadas como las que se observan en la mayoría de los trabajos publicados (Bristow 1988; Teasdale y Mohler 1993; Horton et al. 1994). El principal efecto del rastrojo es reducir la temperatura promedio y la alternancia de temperatura (Cuadro 4.1), a causa de la menor conductividad térmica que tiene con respecto a un suelo desnudo (Sauer et al. 1998). En este sentido, bajo un rastrojo de vicia o raigrás ( $300$  a  $900$  g m<sup>-2</sup>) al este de Estados Unidos, se observaron menores temperaturas máximas y alternancia de temperaturas que sin rastrojo (Teasdale y Mohler 1993). Algo similar ocurrió con rastrojo de *Stylosanthes hamata* ( $370$  g m<sup>-2</sup>) en el trópico semi-árido australiano (Bristow 1988) y bajo rastrojo de soja en Iowa, Estados Unidos (Horton et al. 1994). Sin embargo, los resultados pueden variar de acuerdo al tipo de cobertura, por ejemplo con cubiertas de restos vegetales de *Quercus* ( $100$  g m<sup>-2</sup>) y *Setaria* ( $400$  g m<sup>-2</sup>) se observaron diferencias en la temperatura media medida al mediodía con respecto a un suelo desnudo, en cambio bajo una cubierta de *Solidago* ( $400$  g m<sup>-2</sup>) no hubo diferencias con el suelo desnudo (Facelli y Pickett 1991b).

Por otra parte, a pesar que con cultivo la humedad relativa promedio y la mínima diaria medidas sobre la superficie del suelo y bajo media sombra fueron mayores que sin cultivo (Figura 4.10), no hubo diferencias en la emergencia de las plántulas entre estos tratamientos (Figura 4.7). Tampoco se observaron diferencias en los valores de humedad relativa promedio bajo el rastrojo de maíz y sin rastrojo en superficie (Figura 4.10). Estudios realizados muestran que el rastrojo mantiene la humedad dependiendo del tipo y de la cantidad del mismo. Por ejemplo,  $288$  g m<sup>-2</sup> de vicia no modificaron el contenido de humedad de los primeros centímetros de suelo con respecto a un suelo desnudo, pero  $428$  g m<sup>-2</sup> de raigrás sí lo hacían, y cuando la cantidad de rastrojo se cuadruplicó, las diferencias con un suelo desnudo fueron muy marcadas en ambos tipos de rastrojo (Teasdale y Mohler 1993). En el presente trabajo se observó que con rastrojo de maíz los valores de humedad fueron más estables ya que hubo menores valores de humedad relativa máxima y mayores valores de mínima (Figura 4.10).

La humedad relativa de la superficie del suelo bajo los rastrojos y la humedad del suelo están muy relacionadas, ya que la presencia de rastrojo en superficie actúa como barrera física para la transferencia de vapor entre la humedad del suelo y el aire (Sauer et al. 1998), por lo tanto, el rastrojo al reducir la pérdida de vapor aumenta la humedad del suelo.

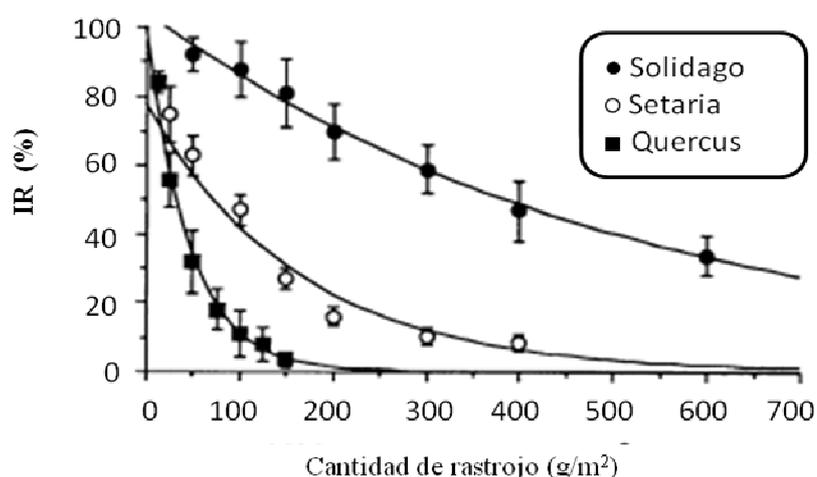
La humedad del suelo y la temperatura están interrelacionadas, ya que la radiación recibida por el suelo no calentará el suelo significativamente hasta que la demanda evaporativa se vea satisfecha (Bristow et al. 1988).

La calidad de luz que rodea la semilla es otro factor que es modificado por el cultivo y podría afectar la germinación de la maleza (Batlla et al. 2000; Kruk et al.

2006). Cuando las semillas de *D. sanguinalis* tienen un bajo nivel de dormición hay una proporción de semillas que son inhibidas por exposiciones de 30 minutos a la luz rojo-lejana (Capítulo 2). En este caso se detectó una reducción en la relación R-RL sobre la superficie del suelo a medida que crecía el cultivo de soja (Figura 4.11), por lo tanto, sería esperable que algunas semillas hayan sido inhibidas para germinar a causa de la calidad de luz bajo el canopeo.

Sin embargo, los efectos en la reducción de la germinación y emergencia también se observaron bajo los rastrojos sin cultivo (Figura 4.7). En este caso se podría descartar el efecto de una inhibición de la germinación por parte de altos niveles de luz roja ya que bajo los rastrojos la relación R-RL no se modifica sustancialmente. Rastrojos de raigrás y vicia mostraron valores de R-RL de 1,06 y 1,08 respectivamente, los cuales comparados con valores de 1,15 medidos sin rastrojo demuestran que el rastrojo no modifica significativamente la relación R-RL. Esto último, se debe a que la clorofila de las hojas filtra la luz roja y aumenta la relación R-RL y, en el caso de los rastrojos, al no haber clorofila en los tejidos la relación R-RL no se modifica (Teasdale y Mohler 1993).

Otro de los efectos de un rastrojo sobre el ambiente que rodea a las semillas es la reducción de radiación lumínica incidente (Facelli y Pickett 1991b). En el caso de *D. sanguinalis* si bien hay una proporción de semillas que germinan en oscuridad, la mayoría de las semillas requieren luz para germinar (Figura 2.2 y 2.3). De acuerdo a (Facelli y Pickett 1991b), el tipo de rastrojo y la cantidad determinan la disminución en la radiación incidente según el modelo de Beer-Lambert (Figura 4.14). En nuestro trabajo las cantidades de rastrojo colocadas sobre las semillas fueron de 777,7 g m<sup>-2</sup> de rastrojo de soja y 1847,8 g m<sup>-2</sup> de rastrojo de maíz, con lo cual se espera una reducción importante en la transmisión de radiación incidente sobre las semillas ubicadas sobre la superficie del suelo afectando así la germinación de una proporción de las semillas de *D. sanguinalis*.



**Figura 4.14** Curvas de extinción de luz, medidas como Iluminación Relativa (IR), para distintas cantidades y distintos tipos de broza sobre la superficie del suelo. Adaptado de Facelli J.M. y Pickett (1991b).

Por lo tanto, las diferencias en el porcentaje de plántulas emergidas entre las coberturas de rastrojo (soja y maíz) y los tratamientos sin rastrojo y media sombra, podrían deberse a las modificaciones del ambiente, principalmente temperatura y radiación incidente, que rodea a la semilla.

No se puede descartar la posibilidad de que el rastrojo genere algún efecto alelopático sobre la germinación de las semillas de la maleza. Hay antecedentes de efectos alelopáticos de soja y maíz sobre la germinación de distintas especies de malezas. En experimentos de laboratorio se encontró que extractos acuosos de tallos de soja poseen efectos aleloquímicos sobre la germinación de *Sorghum halepense* (Mahmoodzadeh y Mahmoodzadeh 2013). En condiciones de invernáculo y de laboratorio, extractos acuosos de plantas de maíz inhibieron el crecimiento de plántulas de *Chenopodium album* y *Amaranthus retroflexus* (Rice 1984) e incluso de otras plantas de maíz (Al-Mezori et al. 1999). En cuanto al efecto alelopático de extractos acuosos de otras especies sobre semillas o plántulas pertenecientes al género *Digitaria*, hay algunos ejemplos como trigo sobre la germinación de semillas de *Digitaria ciliaris* (Li et al. 2005), y de *Medicago sativa* sobre *D. sanguinalis* (Chung y Miller 1995), así como de *D. sanguinalis* sobre sus propias plántulas (Parenti y Rice 1969). En experimentos a campo con rastrojo de una mezcla de especies, se observó que a partir de los 6000 kg ha<sup>-1</sup> de rastrojo, la emergencia de *Digitaria* spp. disminuyó a causa probablemente de la alelopatía (de Moraes et al. 2011).

Por otra parte, los picos de emergencia en las dos campañas (Figura 4.8) coincidieron con la ocurrencia de precipitaciones los días previos a la emergencia en cada uno de ellos (Figura 4.1). Algo similar se registró en *Rumex crispus*, donde se observó que las precipitaciones a fines de primavera y principios del verano eran seguidas por picos de emergencia de la maleza (Vincent y Cavers 1978). El hecho que haya una cohorte en la campaña 2009-10 en lugar de dos como en la campaña 2010-11, puede deberse a que la siembra de la primera campaña se realizó 10 días posteriores a la de la segunda campaña (Figura 4.8). Los efectos del cultivo sobre la emergencia de las plántulas fueron más marcados en la segunda cohorte de la campaña 2010-11, que es cuando el cultivo tiene más biomasa y reduce aún más la radiación incidente en el entresurco.

La ocurrencia de los picos de emergencia observados en los dos años coinciden con los picos de emergencia que se observan a campo, ya sea en una soja de primera tardía sembrada a fines de noviembre o en una soja de segunda sembrada a principios de diciembre, donde el uso de herbicidas pre-siembra o post-emergencia elimina las cohortes que emergieron tempranamente. En otros trabajos realizados a campo se observaron 3 cohortes en soja de primera, una en primavera y la otra a principios de verano, aunque la última tenía muy pocas plantas (Oreja y de la Fuente 2005), y tres cohortes en una soja de segunda, las dos primeras dentro de los 30 días luego de la siembra y la tercera a los 60 días (Scursoni y Gastaldi 1997).

En ningún tratamiento se alcanzó el 100% de semillas germinadas o muertas, por lo tanto las semillas que permanecieron en el suelo sin germinar pueden haber entrado en dormición secundaria debido a la exposición a las altas temperaturas (Masin et al. 2005; Dekker 2003), o pueden haber perdido viabilidad debido a la deshidratación (Buhler 1995), a temperaturas extremas (Forcella et al. 2000) o al ataque de patógenos. Debido a que sólo se midieron plántulas emergidas y no se recolectaron aquellas semillas que no germinaron para evaluar su estado (semilla muerta o dormida), no se pudo determinar el estado final de dichas semillas.

#### 4.4.3 Importancia del nivel de dormición de las semillas al momento de dispersarse y la cobertura del suelo sobre la emergencia de las plántulas de *D. sanguinalis*.

En el año 2011, las semillas que se dispersaron con un mayor nivel de dormición alcanzaron menores valores de emergencia a campo que aquellas que al momento de dispersarse tuvieron un menor nivel de dormición. En cambio en el año 2012, no se vieron diferencias en la emergencia a campo entre los grupos de semillas con distintos niveles de dormición al momento de la dispersión (Figura 4.12). Esto podría deberse a que, por un lado, los primeros dos meses del año 2011 (junio y julio) fueron más cálidos que los mismos meses del año 2012, ya que hubo mayor temperatura mínima y máxima diaria (Figura 4.13b y c). Por lo tanto, esos dos primeros meses más fríos del año 2012 pueden haber reducido la dormición de una mayor proporción de semillas, de manera que ambas poblaciones tuvieran niveles similares de dormición al finalizar el invierno. Pero por otro lado, las temperaturas de fin del invierno y principio de primavera fueron mayores en el año 2012 con respecto al 2011 (Figura 4.13), favoreciendo la germinación.

La dormición no es una condición cualitativa de la semilla (dormida o no dormida), sino que entre ambas situaciones extremas hay un gradiente de distintos niveles de dormición (Vegis 1964). El grado o nivel de dormición de una población de semillas se establece por la amplitud del rango de condiciones ambientales que permiten la germinación (Batlla y Benech-Arnold 2010), en el caso de las especies de ciclo primavero estival, la ampliación del rango sucede por una disminución del límite inferior del mismo (Benech-Arnold et al. 2000), es decir la temperatura mínima que permite la germinación. Durante agosto y septiembre de 2012, las temperaturas media y mínima diarias fueron mayores que en el año 2011 (Figura 4.13). Por lo expuesto, es probable que durante los meses más fríos del 2012 el límite inferior del rango haya descendido y que el aumento posterior de la temperatura del suelo por encima del límite inferior permitiera una mayor germinación en el año 2012 que en el 2011.

En el año 2011, hubo una menor cantidad de plántulas emergidas con rastrojo de maíz que sin rastrojo o con rastrojo de soja (Figura 4.12b), sin embargo no se encontraron diferencias en cuanto a la temperatura media, mínima, máxima ni alternada en ninguno de los meses en que hubo semillas en el suelo. Esta diferencia puede deberse a la menor radiación incidente bajo el rastrojo de maíz comparado con el rastrojo de soja o sin rastrojo. En el año 2012, estas diferencias entre distintas coberturas no se observan, probablemente debido a que en este año la temperatura media diaria (Figura 4.13) y las precipitaciones (Figura 4.2) fueron mayores que en el 2011, con lo cual se espera que haya una mayor degradación del rastrojo en superficie y por lo tanto una mayor radiación incidente sobre las semillas de la maleza.

## **4.5 Conclusiones**

A partir de los resultados obtenidos se puede afirmar que se cumplieron los objetivos propuestos en este capítulo y se aportaron nuevos conocimientos acerca del efecto de la cobertura del suelo sobre el comportamiento de *D. sanguinalis* en condiciones de campo según distintos tipos de coberturas y la presencia de un cultivo. Además, se determinó la incidencia de distintos niveles de dormición sobre el comportamiento de las plántulas en el suelo en la estación de crecimiento siguiente.

Las principales conclusiones a las que se arribó en este capítulo son:

- Las semillas de esta especie muestran en el campo el comportamiento característico de una especie de ciclo primavero estival que no es afectada por la presencia de cobertura.
- La cantidad de semillas viables del banco de semillas del suelo desciende sensiblemente a partir de los 5 meses desde la dispersión debido principalmente a la germinación *in situ*.
- Este descenso en el número de semillas viables ocurre primero en el banco de semillas sin cobertura con respecto a uno con cobertura, debido a la mayor alternancia de temperaturas que se da en el suelo sin cobertura que actúa como factor terminador de la dormición.
- El banco de semillas de *D. sanguinalis* en condiciones de siembra directa (sin remoción de suelo) se comporta como un banco transitorio, ya que la mayoría de las semillas viables no superan el año de permanencia en el banco de semillas del suelo.
- La emergencia de plántulas de *D. sanguinalis* es menor en presencia del cultivo de soja debido principalmente a la menor alternancia de temperaturas que ocurre bajo el canopeo, este efecto es mayor a medida que el cultivo crece afectando principalmente a las cohortes más tardías en emerger.
- La presencia de rastrojo de soja o de maíz reduce la emergencia de plántulas. Este efecto puede deberse a la menor alternancia de temperaturas registradas bajo los rastrojos y a la menor radiación incidente, especialmente bajo rastrojo de maíz que es más voluminoso que el de soja.
- El nivel de dormición de las semillas en el momento de la dispersión condicionan la cantidad de plántulas que emergen a campo según las condiciones ambientales dadas en el período post-dispersión.



## **CAPÍTULO 5**

Discusión general

## 5.1 Síntesis de los resultados obtenidos

La emergencia de una maleza anual en un momento y lugar determinado, es la consecuencia de la interacción de las características intrínsecas de su semilla con el ambiente edáfico en el que se encuentra y también depende del ambiente explorado por la planta madre antes de la dispersión, que condiciona el comportamiento de esa semilla y su respuesta a los factores del ambiente del banco de semillas. La cantidad de plantas de la maleza que emergen en el mismo sitio y al mismo tiempo en relación con el momento de emergencia del cultivo determina la incidencia sobre el rendimiento del cultivo (Grundy 2003), y por lo tanto su importancia como maleza en un sistema agrícola en particular.

En esta tesis se evaluaron, por un lado, los efectos pre-dispersión que tiene el cultivo de soja sobre la estructura y crecimiento de las plantas de *Digitaria sanguinalis* que lo acompañan y, en particular, sobre el nivel de dormición de las semillas producidas por esas plantas. Por otro lado, se evaluaron los efectos del ambiente post-dispersión sobre las semillas recién dispersadas de plantas de la maleza, en particular la presencia del cultivo de soja y de los rastros de soja y maíz. De esta manera, se abarcaron aspectos clave en el éxito de esta maleza en los sistemas bajo siembra directa de la región pampeana, como considerados responsables del momento de emergencia de las plántulas en la estación de crecimiento (Scursoni y Gastaldi 1997; Oreja y de la Fuente 2005).

En este capítulo, en primer lugar se presenta una síntesis del marco de la tesis, y luego se desarrolla una visión general del trabajo realizado destacando los principales hallazgos en relación con el estado actual de los conocimientos. Finalmente, se exponen los avances logrados en función de los resultados obtenidos y las implicancias agronómicas de los mismos.

## 5.2 Síntesis del marco general de la tesis

Antes de la dispersión de las semillas, las plantas de *Digitaria sanguinalis* están expuestas a efectos competitivos y no competitivos del ambiente generado por el cultivo de soja. Los efectos competitivos están relacionados con la competencia por radiación, agua y nutrientes (Radosevich et al. 1997). Entre los no competitivos se encuentran las modificaciones del ambiente generados por el cultivo de soja en la calidad de luz (relación rojo-rojo lejano y proporción de luz azul), la temperatura y la humedad relativa ambiente en el que crece la maleza. A su vez, los efectos competitivos y no competitivos, dependen de la estructura del cultivo (Jha y Norsworthy 2009), dada por la distancia entre surcos (Knezevic et al. 2003), el genotipo y la homogeneidad del stand de plantas. Los efectos competitivos y no competitivos pueden generar modificaciones en el crecimiento y en la estructura de las plantas de la maleza, pero también pueden generar variaciones en los niveles de dormición de las semillas en formación a través de cambios en la radiación (Bello et al. 1995; Steckel et al. 2003; Nurse y DiTomasso 2005), la temperatura (Kigel et al. 1977), la relación R-RL (Orozco-Segovia et al. 1993; Brainard et al. 2005), la disponibilidad hídrica y la disponibilidad de nutrientes (Fenner 1991; Gutterman 2000).

Por otra parte, el ambiente materno no sólo es modificado por el cultivo sino que también se modifica de acuerdo al momento del año en el que se desarrollan las

semillas. Por ejemplo, aquellas semillas producidas a mediados del verano, con mayor radiación, fotoperíodo y temperaturas, pueden tener valores de dormición diferentes que las semillas producidas hacia fines del verano. Por ello, las semillas al momento de la dispersión tienen distintos niveles de dormición de acuerdo al ambiente explorado por la planta madre. Esta respuesta de las semillas en cuanto al ambiente materno varía según la especie, ya que algunas semillas aumentan el nivel de dormición a medida que se dispersan hacia fines del verano y otras lo disminuyen (Roach y Wulf 1987; Fenner 1991).

Una vez que las semillas llegan al suelo son expuestas a factores post-dispersión como la temperatura, la humedad, la luz, la concentración de  $\text{CO}_2^-$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{O}_2^-$ , etileno, entre otros que condicionan los sucesivos estados que atraviesan las semillas hasta que finalmente emergen las plántulas a campo (Benecch-Arnold et al. 2000; Forcella et al. 2000). Con siembra directa, es decir sin remoción de suelo y con rastrojo en superficie, el ambiente edáfico post-dispersión explorado por las semillas es distinto en comparación con un suelo removido y sin rastrojo (Bristow et al. 1986; Teasdale y Mohler 1993; Bussièrre y Cellier 1994; Horton et al. 1994; Hatfield y Prueger 1996; Sauer et al. 1998; Dahiya et al. 2007). En este contexto, el comportamiento de las semillas en el banco de semillas del suelo con siembra directa puede ser distinto también (Faccini y Vitta 2007). Otro factor a considerar en un sistema con rastrojo en superficie, por tratarse de una cobertura biológica, es la liberación de sustancias aleloquímicas (Barnes y Putnam 1983; Einhellig y Souza 1992; Bhowmik e Inderjit 2003) por parte del rastrojo que inhiben o retrasan la germinación de las semillas o la emergencia de las plántulas a través de la alelopatía (Rice 1984; Chung y Miller 1995; Li et al. 2005; Mahmoodzadeh H. y Mahmoodzadeh M. 2013).

### 5.3 Dormición y germinación en semillas de *Digitaria sanguinalis*

Las condiciones ambientales que favorecieron la salida de la dormición y la germinación de una población local de *Digitaria sanguinalis* en los experimentos realizados en cámaras fueron las temperaturas frescas de 5°C a 20°C, con humedad y al menos 14 días de almacenaje (Figura 2.2). Estos resultados coinciden total o parcialmente con lo observado en poblaciones del hemisferio norte (Toole y Toole 1941; Delouche 1956). Las temperaturas alternadas de 20/30°C (8/16hs) con luz resultaron las mejores condiciones para terminar la dormición y desencadenar la germinación (Figura 2.2) en coincidencia con Toole y Toole (1941), King y Oliver (1994), Zhang et al. (2012). Por otra parte, la baja relación R-RL inhibió la germinación de una proporción de las semillas con bajo nivel de dormición (Figura 2.6), mientras que los ciclos de desecación-rehidratación no tuvieron ningún efecto sobre la ruptura o la terminación de la dormición.

Las cubiertas de las semillas tuvieron incidencia en la imposición de la dormición (Figura 2.8), en coincidencia con Gallart et al. (2008). Este efecto de las cubiertas no se debe a una restricción a la entrada de agua, ya que las semillas en agua se embebieron aumentando su peso, ni a una restricción al crecimiento del embrión ya que la punción de las semillas en el endosperma aumentó la germinación coincidiendo con Gianfagna y Pridham (1951). Por otra parte, la ausencia de respuesta ante el agregado de fluridone permitiría asumir que la síntesis de ácido absísico *de novo* no jugaría un rol en la inhibición de la germinación en semillas de esta especie. En cambio, el aumento de la germinación de semillas dormidas a medida que aumentaba la

concentración del agua oxigenada (Figura 2.9) permite hipotetizar una oxidación de inhibidores presentes en las cubiertas.

Por lo expuesto, se rechaza la **hipótesis 1** que dice que “los requerimientos ambientales que determinan la salida de la dormición y la germinación de semillas de *Digitaria sanguinalis* de poblaciones locales, difieren de los requerimientos de poblaciones de otras latitudes del hemisferio norte ya estudiadas”.

#### 5.4 Interacciones entre *Digitaria sanguinalis* y el cultivo de soja

De acuerdo a los resultados de los experimentos a campo, el cultivo de soja modifica el ambiente bajo el canopeo. Por un lado, a través de efectos competitivos ya que reduce la radiación incidente (Figura 3.4), y por otro lado a través de efectos no competitivos reduciendo la alternancia de temperaturas, a causa de una menor temperatura máxima y una mayor temperatura mínima (Cuadro 3.4 y 3.5), y la relación R-RL (Figura 3.5). Estos resultados coinciden con los resultados de otros autores (Kasperbauer 1983; Norsworthy 2004; Olivera y Norsworthy 2007). Otro efecto considerado no competitivo del canopeo de soja sobre el ambiente en el que crece la maleza es el aumento de la humedad relativa media (Cuadro 3.6 y 3.7) con respecto a un ambiente sin cultivo, especialmente al evaluar los cultivos con canopeos más cerrados con menores distancias entre surcos. Esto coincide con lo reportado por Baldocchi et al. (1983) pero difiere de lo reportado por Young et al. (2012) en el cultivo de soja.

Las diferentes estructuras de cultivo asociadas a la distancia entre surcos, genotipo y presencia de gaps no presentaron diferencias significativas, salvo algunas excepciones ya detalladas en el capítulo 3. No obstante, el ambiente generado por estructuras de cultivo con mayor distancia entre surcos y gaps se parecía al ambiente sin cultivo, es decir, con mayor radiación incidente (Figura 3.4), mayor alternancia de temperaturas (Cuadro 3.4, 3.5) y mayor relación R-RL (Figura 3.5). En particular, con el grupo de madurez III (GMIII), donde las hojas senescieron antes que las del grupo de madurez IV (GMIV), permitiendo que la radiación incidente bajo el canopeo y la relación R-RL aumenten, efecto que se acentúa con mayor distancia entre surcos (Norsworthy 2004) o con gaps (Ballaré 1999).

Estos cambios ambientales generaron cambios en el crecimiento, la fecundidad y la estructura de las plantas de la maleza. En cuanto a los efectos no competitivos por parte del cultivo o a las señales generadas por éste se observaron algunas consecuencias sobre las plantas de la maleza, como por ejemplo que las plantas más altas se dieron con los menores valores de relación R-RL (Figura 3.5 y 3.6), asociados a distancias entre surcos angostas (0,175m), ubicando algunas de las panojas por encima del canopeo del cultivo, respuesta característica de elongación de los entrenudos en ambientes de bajas relaciones R-RL (Ballaré et al. 1991; Smith 1995; Ballaré et al. 1997; Ballaré 1999). Respuestas similares se encontraron en otras especies de malezas creciendo en cultivos de soja y maíz (Regnier y Stoller 1989; Weinig 2000). Por otra parte, la competencia por recursos entre el cultivo y la maleza causó una menor disponibilidad de radiación incidente y de nutrientes que afectó el número de vástagos, la biomasa aérea y la cantidad de semillas producidas por planta en comparación con las plantas creciendo sin cultivo (Figura 3.7a, 3.8a, 3.15e, f y 3.16c), en coincidencia con Guglielmini (2010). En particular las plantas creciendo con plantas de soja de GMIV, tuvieron menores valores de biomasa (Figura 3.7a) debido a su mayor intercepción de radiación hacia el final del ciclo del cultivo (Figura 3.4c) y esta menor producción de biomasa se tradujo en menor cantidad de semillas por planta (Figura 3.10). Esto difiere de aquello encontrado por Crotser y Witt (2000) quienes encontraron que un cultivo de soja de GMIV a pesar de

interceptar más radiación que un GMII a lo largo de toda la campaña, esta mayor intercepción no se tradujo en una reducción en la biomasa producida por *Solanum ptycanthum*.

De acuerdo a los resultados obtenidos se acepta la **hipótesis 2 (a)** que plantea que “El cultivo de soja, modifica el ambiente en el que crecen las plantas de *D. sanguinalis*, de manera tal que afecta el crecimiento, la fecundidad y la estructura de las plantas” y la **hipótesis 2 (b)** que dice que “El efecto sobre el microclima bajo el canopeo será distinto según sea la estructura del cultivo, dada por el grupo de madurez, la distancia entre surcos y la presencia de gaps, y afectará en distinto grado la estructura, el crecimiento y la fecundidad de las plantas de *D. sanguinalis*”.

El cultivo, a través de su efecto sobre el ambiente en el que crece la maleza, generó no sólo modificaciones en la estructura, el crecimiento y la fecundidad de las plantas de *Digitaria sanguinalis*, sino también en el nivel de dormición de las semillas producidas por la maleza (Figura 3.12). Prácticamente todos los efectos maternos fenotípicos que pueden experimentar las plantas creciendo junto a un cultivo (Roach y Wulf 1987; Fenner 1991; Guttermann 2000) fueron evaluados en esta tesis, a excepción del estrés hídrico.

Mediante el análisis multivariado se pudo determinar la importancia relativa de los distintos factores que modificaron el ambiente materno (Figura 3.19). En este sentido, tanto los factores competitivos como los no competitivos o las señales generadas por el cultivo tuvieron efecto sobre el nivel de dormición de las semillas. En primer lugar en orden de importancia se ubicó la temperatura ya que aquellas plantas que percibieron menor temperatura máxima y alternancia de temperaturas, independientemente de la ubicación de las panojas en referencia con el canopeo, tuvieron niveles de dormición más bajos que aquellas que experimentaron mayores temperaturas máximas y alternadas. En segundo lugar se ubicó la radiación ya que aquellas plantas que recibieron más radiación en estadíos avanzados de su desarrollo (soja en R7) también presentaron niveles de dormición más bajos. En cambio, la relación R-RL y la temperatura media no mostraron incidencia alguna sobre los niveles de dormición, al menos para semillas que germinaron bajo luz visible. Estos resultados obtenidos mediante el análisis multivariado de los datos de los ensayos de campo fueron corroborados por los ensayos en condiciones controladas. A su vez, las semillas provenientes de panojas ubicadas a pleno sol (100% de radiación) tuvieron menores niveles de dormición que aquellas semillas provenientes de panojas de la misma planta ubicadas bajo la media sombra (Figura 3.14). Por último, distintos niveles de fertilidad, la luz roja o la luz azul no afectaron los niveles de dormición. No hay publicaciones sobre el efecto materno en *D. sanguinalis* en particular, y en otras especies los resultados son muy variables dependiendo de los efectos ambientales evaluados (Roach y Wulf 1987; Fenner 1991; Guttermann 2000).

Estos resultados permiten aceptar la **hipótesis 2(c)** que dice que “El nivel de dormición de las semillas es modificado por la presencia del cultivo de soja a causa de la modificación causada en los factores ambientales en los que crecen las plantas de *D. sanguinalis*, siendo este efecto relativo a cada uno de los factores modificados”.

## 5.5 Factores post-dispersión que afectan la dormición de semillas a campo

La presencia de rastrojo no modificó la temperatura media pero disminuyó la alternancia de temperaturas sobre la superficie del suelo con respecto al suelo desnudo debido a la menor temperatura máxima (Figura 4.5). Estos resultados coinciden con

otros de la bibliografía para distintos tipos y volúmenes de rastrojos (Bristow 1988; Teasdale y Mohler 1993; Horton et al. 1994; Sauer et al. 1998; Faccini y Vitta 2007). Sin embargo, a pesar de que los rastrojos de soja y maíz difieren en cuanto a la cantidad, al volumen, a la composición (Sánchez et al. 1996) y al tamaño de las estructuras que lo componen, ya que se imitaron las condiciones reales a campo, no se encontraron diferencias significativas entre el rastrojo de soja y maíz (Capítulo 4) en cuanto a temperatura (Figura 4.5 y Cuadro 4.1) y humedad medidas bajo los rastrojos (Figura 4.6). La humedad relativa medida sobre la superficie del suelo se modificó con la presencia del rastrojo comparado con el suelo desnudo, ya que en este último caso la humedad relativa mínima diaria fue menor (Figura 3.5), en coincidencia con Teasdale y Mohler (1993). Sin embargo, estas diferencias en la alternancia de temperaturas y la humedad mínima diaria dependen del tiempo que permanezcan los rastrojos en la superficie del suelo, ya que a medida que transcurre el tiempo el rastrojo comienza a degradarse y las diferencias tienden a minimizarse (Teasdale y Mohler 1993).

Según lo expuesto, se acepta la **hipótesis 3 (a)** que dice que “La presencia de rastrojo en superficie modifica las condiciones de temperatura y humedad del ambiente edáfico superficial”, pero se rechaza la **hipótesis 3 (b)** que dice que “Las modificaciones causadas por el rastrojo varía según el tipo de rastrojo de acuerdo al cultivo antecesor del que provenga, soja o maíz”.

Los porcentajes de semillas dormidas en el banco de semillas del suelo para los distintos tipos de cobertura no difirieron significativamente entre sí (Figura 4.3 y 4.4). Los requerimientos de bajas temperaturas que promueven la salida de la dormición de las semillas (Benech-Arnold et al. 2000; Batlla et al. 2003) en las condiciones evaluadas en esta tesis fueron probablemente cubiertos en todos los tratamientos. Sin embargo, hubo un retraso en la disminución del número de semillas viables en el banco de semillas del suelo bajo los rastrojos de soja y maíz comparado con un suelo desnudo (Figura 4.3). Dado que la principal causa de reducción del banco de semillas del suelo es la germinación (Masin et al. 2006), este retraso pudo deberse a diferencias en la terminación de la dormición a causa de la menor alternancia de temperaturas alternadas bajo los rastrojos comparado con el suelo desnudo. Estos resultados, coinciden con otros autores que sugieren que las diferencias en la alternancia de temperaturas entre coberturas son las responsables de las diferencias en la germinación y emergencia a campo (Faccini y Vitta 2007).

Sin embargo, la emergencia de plántulas a campo, bajo los rastrojos de soja y maíz no se retrasó, pero la proporción de plántulas emergidas fue menor que bajo media sombra o sin rastrojo con respecto a los demás tratamientos (Figura 4.7a). La alternancia de temperaturas bajo la media sombra fue similar a la medida bajo los rastrojos (Cuadro 4.1). Por lo expuesto, la alternancia de temperaturas no sería el factor responsable de la menor emergencia a campo sino que podría haber otras causas. Una de ellas podría ser la menor radiación incidente a causa de la presencia de los rastrojos. Una proporción de semillas de la población requieren luz para germinar (Figura 2.2 y 2.3), por lo tanto si el volumen de rastrojo es suficiente para reducir la radiación incidente sobre las semillas (Facelli y Pickett 1991b) se podría afectar la germinación. Cabe aclarar que la media sombra redujo la radiación en un 80% aproximadamente, pero que el 20% de la radiación incidente se considera suficiente para estimular la germinación (Teasdale y Mohler 1993). Otra de las causas podría ser el efecto alelopático del rastrojo sobre la germinación (Rice 1984; Al-Mezori et al. 1999; Mahmoodzadeh H. y Mahmoodzadeh M. 2013).

Por lo expuesto se rechaza la **hipótesis 3 (c)** que dice que “El rastrojo ubicado sobre la superficie del suelo, según el tipo de rastrojo, reduce la salida de la dormición y

retrasa la germinación y emergencia de las plántulas comparado con un suelo desnudo debido a los efectos en el ambiente que rodea a las semillas”.

Generalmente, en el momento de la dispersión una gran proporción de semillas presentaron un alto nivel de dormición. Si la temperatura post-dispersión no es lo suficientemente fría para inducir la salida de dormición de las semillas, el rango de condiciones ambientales en el que se produce la germinación se mantiene estrecho (Benech-Arnold et al. 2000; Batlla y Benech-Arnold 2010). Por lo tanto al inicio de una nueva estación de crecimiento una baja proporción de semillas estarían en condiciones de germinar. En cambio, aquellas semillas que al momento de dispersarse tuvieron un menor nivel de dormición, y por ende un rango de condiciones ambientales para germinar mayor (Benech-Arnold et al. 2000), germinaron y emergieron en la estación de crecimiento siguiente (año 2011, Figura 4.13a). En este contexto, cuando las condiciones de temperaturas post-dispersión son subóptimas para la salida de la dormición, la emergencia ocurre en varias cohortes.

Por otro lado, si la temperatura post-dispersión es adecuada (temperaturas frescas) como para inducir la salida de la dormición, el rango de condiciones ambientales para la germinación es más amplio (Benech-Arnold et al. 2000; Batlla y Benech-Arnold 2010) y las diferencias entre las poblaciones de semillas con distinto nivel de dormición se minimizan, no detectándose diferencias en la emergencia a campo como (año 2012, Figura 4.13b).

Estos resultados permiten aceptar la **hipótesis 3(d)** que dice que “El nivel de dormición de las semillas recién dispersadas tiene influencia en el momento de emergencia de las plántulas a campo en la estación de crecimiento siguiente”.

## 5.6 Avances logrados en el conocimiento

En lo que respecta al conocimiento en general, este trabajo aporta:

- Es el primer estudio que analiza a campo y de manera conjunta los factores del ambiente materno modificados por el cultivo de soja que podría afectar el nivel de dormición de las semillas desarrolladas en la planta madre. La mayoría de los trabajos que analizan los efectos maternos estudian cada factor por separado y simulando el cultivo con canopeos artificiales, especialmente cuando se estudia el efecto de la radiación.
- El primer estudio que evalúa la incidencia de la luz azul sobre el nivel de dormición de las semillas desarrolladas en la planta madre.
- El primer estudio sobre el efecto que tienen los distintos niveles de dormición de las semillas al momento de la dispersión sobre la emergencia de las plántulas a campo en la estación de crecimiento siguiente. Si bien existe un gran número de trabajos que evalúan la germinación de las semillas expuestas a distintos ambientes maternos con distinto nivel de dormición, en general se hace una evaluación de la germinación en cámaras de germinación bajo condiciones controladas.

En lo que respecta al conocimiento referido a *D. sanguinalis* en particular, este trabajo aporta:

- Nuevos conocimientos sobre las condiciones ambientales consideradas óptimas para la salida y la terminación de la dormición y la germinación de semillas de biotipos locales, ya que la información disponible se refiere a poblaciones del hemisferio norte (Toole y Toole 1941; Delouche 1956; King y Oliver 1994;

Myers et al. 2004; Zhang et al. 2012), las cuales pueden variar en sus requerimientos como sucede entre biotipos de otras especies de *Poáceas* menos distanciadas geográficamente (Kaya Altop y Mennan 2011).

- Nuevas evidencias sobre el efecto de la exposición de las semillas a distintos períodos de rojo lejano y al rojo como un factor terminador de la dormición, que nunca antes fue estudiado en esta especie.
- Nuevas evidencias sobre el rol de las cubiertas en la imposición de la dormición planteadas por Gianfagna y Pridham (1951) y Gallart et al. (2008) y la presencia de inhibidores de la germinación presentes en las cubiertas.
- Nuevas evidencias de cómo el ambiente generado por distintas estructuras del cultivo de soja afecta el crecimiento, la estructura de la planta, la reproducción y el nivel de dormición de las semillas de la maleza.
- La confirmación de la existencia de efectos maternos en la especie, causados por factores del ambiente en el que crece la planta madre y el efecto relativo de cada uno de ellos sobre el nivel de dormición de las semillas. Y en qué etapa del desarrollo de la planta madre ésta es sensible a esos factores ambientales.

### 5.7 Implicancias agronómicas de los resultados obtenidos

La especie *D. sanguinalis* es una maleza de suma importancia para los productores de la región pampeana, ya que registra una constancia de alrededor del 90% en lotes de producción (Tuesca et al. 2001; Puricelli y Tuesca 2005; de la Fuente et al. 2006; Scursioni y Satorre 2010) y puede llegar a generar importantes pérdidas de rendimiento en el cultivo de soja (Oreja y González-Andújar 2007b). De acuerdo a los estudios demográficos de esta maleza realizados en lotes de la región pampeana, el éxito de esta maleza se debe a la gran producción de semillas y a la emergencia escalonada en forma de cohortes durante la estación de crecimiento (Scursioni y Gastaldi 1997; Oreja y de la Fuente 2005). Esta tesis aporta elementos para elaborar estrategias de manejo de acuerdo a los factores que regulan la emergencia, proceso clave del éxito de esta maleza, para minimizar su incidencia en el largo plazo sobre los cultivos en los que crece.

En términos generales la información generada en esta tesis es de utilidad para el manejo de lotes de la región pampeana donde la maleza prevalece en los cultivos de verano y es considerada una maleza problema. Especialmente en aquellos lotes bajo siembra directa, sin remoción del suelo, con rastrojo en superficie y sin cultivos de invierno que participen de la secuencia de cultivos.

Específicamente la información obtenida con la elaboración de esta tesis aporta bases para ajustar las prácticas de manejo considerando la estructura del cultivo de soja, a través de la elección del grupo de madurez (GMIII y GMIV) para disminuir el crecimiento de la maleza y su producción de semillas. Por ejemplo, en situaciones con alta infestación de la maleza se puede elegir un grupo de madurez mayor al habitual para que, al tener una mayor longitud del ciclo, la competencia por recursos (principalmente radiación) se extienda hasta las etapas finales de la maleza. De esta manera, se reduce la producción de biomasa (Figura 3.8) y de semillas que reingresarán al banco de semillas del suelo para mantenerse en niveles lo suficientemente perjudiciales para los próximos cultivos.

Por otra parte, permite considerar las consecuencias que tiene sobre la dormición de las semillas la estructura del cultivo y la homogeneidad del mismo una vez que el cultivo está establecido, ya que canopeos heterogéneos con faltantes de plantas (gaps) o entresurcos más anchos generarán semillas con niveles de dormición distintos a aquellos

generados por un canopeo homogéneo. Por ejemplo, si en la campaña anterior se observaron plantas de la maleza con semillas hacia final del ciclo y el stand de plantas del cultivo fue homogéneo y/o la distancia entre surcos fue angosta, se espera que una mayor proporción de semillas germinen y emerjan antes que las semillas germinadas en un stand de plantas heterogéneo. De esta manera, se podrían diagramar prácticas de manejo orientadas a controlar las plántulas que emergen tempranamente en la campaña siguiente, ya sea mediante la elección del cultivo a sembrar, la fecha de siembra, el control químico o mecánico.

El seguimiento durante el barbecho de la temperatura de la superficie del suelo cubierto por rastrojo permitiría estimar la magnitud del flujo de germinación en la campaña siguiente, mediante una suma térmica acumulada de grados día para las semillas despiertas. Esto último se puede complementar con el desarrollo de un modelo de simulación, similar al desarrollado por Batlla et al. (2003), el cual relaciona la salida de la dormición de las semillas de *Polygonum aviculare* con la temperatura de estratificación acumulada por debajo de una temperatura umbral. De esta manera realizando el seguimiento de la temperatura del suelo y calculando el tiempo térmico acumulado se puede estimar que porcentaje de la población de semilla va saliendo de la dormición. En caso que la dormición de las semillas fuese removida por las temperaturas bajas se podría estimar la germinación a campo con una suma térmica de grados día por encima de determinada temperatura umbral.

Los resultados derivados de esta tesis aportan datos para elaborar y validar un modelo local que prediga el momento de ocurrencia del o los flujos de emergencia de la maleza a campo, similar al desarrollado por Myers et al. (2004), considerando los estados sucesivos por los que pasa una semilla desde que es dispersada de la planta madre a finales de la campaña, hasta que emerge en el suelo en la campaña siguiente, como lo hace el modelo desarrollado por Sester et al. (2007). De esta manera, el productor o asesor puede predecir los momentos más convenientes para la aplicación de herbicidas (Forcella et al. 1996; Radosevich et al. 1997) o decidir la fecha de siembra, otorgando cierta ventaja competitiva al cultivo sobre la maleza.

Así sería posible en el corto plazo minimizar las pérdidas de rendimiento en el cultivo por competencia, y en el largo plazo reducir el número de semillas producidas (Oreja y González-Andújar 2007a) y mantener el tamaño poblacional de las malezas a través de los sucesivos ciclos agrícolas en niveles económica y ecológicamente sustentables.

## 5.8 Implicancias para futuras investigaciones

- En esta tesis se determinó que, de los factores del ambiente que son modificados por el cultivo, la temperatura experimentada por la planta madre es uno de los factores más importantes como determinante de la dormición de las semillas. Sin embargo, aún no queda claro el mecanismo mediante el cual la temperatura de la planta modifica el nivel de dormición de las semillas.
- La existencia de inhibidores presentes en las semillas que no permiten el paso del oxígeno hacia el embrión se sugiere como la causa de la imposición de la dormición, confirmar este efecto sería de utilidad para comprender la imposición de la dormición por cubiertas en esta especie.
- En esta tesis se observó que las semillas producidas hacia finales del verano, principios del otoño con temperaturas, radiación incidente y fotoperíodo en disminución tenían una menor dormición que las semillas producidas en pleno

verano. Estudiar el efecto de estos factores por separado sería otra posible línea de investigación para determinar si los factores que actúan en este caso son los mismos que actúan bajo el canopeo de un cultivo.

- Estudiar el efecto alelopático de los rastrojos sobre las plántulas de la maleza ya que bajo media sombra no se inhibió la emergencia a pesar de que se redujo la alternancia de las temperaturas. Siendo una de las posibles causas de la menor emergencia de plántulas bajo los rastrojos el efecto alelopático de los mismos.
- Sería de utilidad práctica para el productor en lotes donde la maleza sea un problema, la elaboración y validación de un modelo mecanístico que permita estimar el momento de emergencia a campo de las plántulas. Esto le permitiría al productor tomar medidas, como uso de herbicidas y fecha de siembra, tendientes a reducir el establecimiento de plantas y la consecuente producción de semillas que reingresan al banco de semillas del suelo.

## REFERENCIAS

- Aarssen, S.W., Keogh, T., 2002. Conundrums of competitive ability in plants: what to measure? *Oikos*. 96, 531-542.
- Al-Mezori, H.A., Al-Saadawi, I.S., Al-Hadithi, T.R., 1999. Allelopathic effects of corn residues on the subsequent corn crop. *Allelopathy Journal*. 6, 193-200.
- Allen, P.S., Meyer, S.E., 1998. Ecological aspects of seed dormancy loss. *Seed Science Research*. 8, 183-191.
- Bai, B., Sikron, N., Gendler, T., Kazachkova, Y., Barak, S., Grafi, G., Khozin-Goldberg, I., Fait, A., 2012. Ecotypic variability in the metabolic response of seeds to diurnal hydration-dehydration cycles and its relationships to seed vigor. *Plant and Cell Physiology*. 53, 38-52.
- Baldocchi D.D., Verma S.B., Rosenberg N. J., 1983. Microclimate in the soybean canopy. *Agricultural Meteorology*. 28, 321-337.
- Ballaré, C.L., 1999. Keeping up with the neighbours: phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends in Plant Science*. 4, 97-102.
- Ballaré, C.L., Casal, J.J., 2000. Light signals perceived by crop and weed plants. *Field Crops Research*. 67, 149-160.
- Ballaré, C.L., Sánchez, R.A., Scopel, A.L., Casal, J.J., Ghera, C.M., 1987. Early detection of neighbor plants by phytochrome perception of spectral changes in reflected sunlight. *Plant, Cell and Environment*. 10, 551-557.
- Ballaré, C.L., Scopel, A.L., Roush, M.L., Radosevich, S.R., 1995. How plants find light in patchy canopies. A comparison between wild-type and phytochrome-B-deficient mutant plants of cucumber. *Functional Ecology*. 9, 859-868.
- Ballaré, C.L., Scopel, A.L., Sánchez, R.A., 1990. Far-red radiation reflected from adjacent leaves: an early signal of competition in plant canopies. *Science*. 247, 329-332.
- Ballaré, C.L., Scopel, A.L., Sánchez, R.A., 1991. Photocontrol of stem elongation in plant neighbourhoods: Effects of photon fluence rate under natural conditions of radiation. *Plant, Cell and Environment*. 14, 57-65.
- Ballaré, C.L., Scopel, A.L., Sánchez, R.A., 1997. Foraging for light: photosensory ecology and agricultural implications. *Plant, Cell and Environment*. 20, 820-825.
- Barnes, P., Putnam, R., 1983. Rye residues contribute weed suppression in no-tillage cropping systems. *Journal of chemical ecology*. 9, 1045-1057.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 1975. Year-to-year variation in the germination of freshly harvested seeds of *Arenaria patula* var. *robusta* from the same site. *Journal of Tennessee Academy of Science*. 50, 106-108.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 1977. Role of temperature in the germination ecology of three summer annual weeds. *Oecologia*. 30, 377-382.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 1978. Seasonal changes in the germination response of *Cyperus inflexus* seed to temperature and their ecological significance. *Botanical Gazette*. 139, 231-235.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 1982. Effects of wetting and drying cycles on the germination of seeds of *Cyperus inflexus*. *Ecology*. 63, 248-252.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., 2001. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Elsevier, California, USA.

- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*. 14, 1-16.
- Batlla, D., Benech-Arnold, R.L., 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., Benech-Arnold, R.L., 2004. Seed dormancy loss assessed by changes in population hydrotime parameters. Development of a predictive model. *Seed Science Research*. 14, 277-286.
- Batlla, D., Benech-Arnold, R.L., 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., Benech-Arnold, R., 2006. The role of fluctuations in soil water content on the regulation of dormancy changes in buried seeds of *Polygonum aviculare* L. *Seeds Science Research*. 16, 47-59.
- Batlla, D., Benech-Arnold, R.L., 2007. Predicting changes in dormancy level in weed soil banks: Implications for weed management. *Crop Protection*. 26, 189-197.
- Batlla, D., Benech-Arnold, R.L., 2010. Predicting changes in dormancy level in natural soil seeds banks. *Plant Molecular Biology*. 73, 3-13.
- Batlla, D., Kruk, B.C., Benech-Arnold, R.L., 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., Nicoletta, M., Benech-Arnold, R., 2007. Sensitivity of *Polygonum aviculare* seeds to light as affected by soil moisture conditions. *Annals of Botany*. 99, 915-924.
- Batlla, D., Verges, V., Benech-Arnold, R., 2003. A quantitative analysis of seed responses to cycle-doses of fluctuating temperatures in relation to dormancy: Development of a thermal time model for *Polygonum aviculare* L. seeds. *Seed Science Research*. 13, 197-207.
- Bello, I.A., Owen, M.D., Hatterman-Valenti, H.M., 1995. Effect of shade on velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) growth, seed production, and dormancy. *Weed Technology*. 9, 452-455.
- Benech-Arnold, R.L., Fenner, M., Edwards, P.J., 1992. Changes in dormancy level in *Sorghum halepense* seeds induced by water stress during seed development. *Functional Ecology*. 6, 596-605.
- Benech-Arnold, R.L., Ghera, C., Sánchez, R.A., García Fernández, A., 1988. The role of fluctuating temperatures in the germination and establishment of *Sorghum halepense* (L.) Pers. regulation of germination under leaf canopies. *Functional Ecology*. 2, 311-318.
- Benech-Arnold, R.L.; Ghera, C., Sánchez, R.A., Insausti, P., 1990b. A mathematical model to predict *Sorghum halepense* (L.) Pers. seedling emergence in relation to soil temperature. *Weed Research*. 30, 91-99.
- Benech-Arnold, R.L., Gualano, N., Leymarie, J., Côme, D., Corbineau, F., 2006. Hypoxia interferes with ABA metabolism and increases ABA sensitivity in embryos of dormant barley grains. *Journal of Experimental Botany*. 57, 1423-1430.
- Benech-Arnold, R.L., Sánchez, R.A., 1995. *Handbook of Seed Physiology: Applications to Agriculture*. The Haworth Press, New York.

- Benech-Arnold, R.L., Sánchez, R.A., Forcella, F., Kruk, B.C., Ghersa, C.M., 2000. Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research*. 67, 105-122.
- Benvenuti, S., Macchia, M., 2006. Seedbank reduction after different stale seedbed techniques in organic agriculture systems. *Italian Journal of Agronomy*. 1, 11-21.
- Benvenuti, S., Macchia, M., Miele, S., 2001. Quantitative analysis of emergence of seedlings from buried weed seeds with increasing soil depth. *Weed Science* 49, 528-535.
- Benvenuti, S., Macchia, M., Stefani, A., 1994. Effects of shade on reproduction and some morphological characteristics of *Abutilon theophrasti Medicus*, *Datura stramonium L.* y *Sorghum halepense L. Pers.* *Weed Research*. 34, 283-288.
- Berrie, M.M., Drennan, S.H., 1971. The effect of hydration-dehydration on seed germination. *New Phytologist*. 70, 135-142.
- Bewley, J.D., 1997. Seed germination and dormancy. *Plant Cell*. 9, 1055-1066.
- Bewley, J.D., Black, M., 1994. *Seeds: Physiology of development and germination*. Plenum Press, New York.
- Bhowmik, P.C., Inderjit, 2003. Challenges and opportunities in implementing allelopathy for natural weed management. *Crop Protection*. 22, 661-671.
- Biswas, P.K., Devi, A., Roy, P.K., Paul, K.B., 1978. Enzyme activity in dormant and non-dormant large crabgrass (*Digitaria sanguinalis*) seeds following hydration. *Weed Science*. 26, 90-93.
- Bliss, D., Smith, H., 1985. Penetration of light into the soil and its role in the control of seed germination. *Plant, Cell and Environment*. 8, 475-483.
- Bodrone, M.P., Batlla, D., Arisnabarreta, S., Rodríguez, M.V., 2010. Efecto del ambiente térmico explorado durante la etapa de llenado sobre el nivel de dormición a cosecha en aquenios de girasol. *Actas XXVIII Reunión Argentina de Fisiología Vegetal, La Plata, Argentina*. Pp 69.
- Bradford, K.J., 2002. Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. *Weed Science*. 50, 248-260.
- Bradford, K.J., Nonogaki, H., 2007. *Seed development, dormancy and germination*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Brainard, D.C., Bellinder, R.R., DiTomasso A., 2005. Effects of canopy shade on the morphology, phenology, and seeds characteristics of Powell Amaranth (*Amaranthus powellii*). *Weed Science*. 53, 175-186.
- Bray, R.H, Kurtz, L.T., 1945. Determination of total, organic and available forms of phosphorus in soils. *Soil Science*. 59, 39-45.
- Bristow, K.L., 1988. The role of mulch and its architecture in modifying soil temperature. *Asutralian Journal of Soil Research*. 26, 269-280.
- Bristow, K.L., Campbell, G.S., Papendick, R.I., Elliott, L.F., 1986. Simulation of heat and moisture transfer through a surface residue-soil system. *Agricultural and Forest Meteorologist*. 36, 193-214.
- Buhler, D.D., 1995. The influence of tillage systems on weed populations dynamics and management in corn and soybean in the Central USA. *Crop Science*. 35, 1247-1258.
- Burnside, O.C., Wilson, R.G., Weisberg, S., Hubbard, K.G., 1996. Seed longevity of 41 species buried 17 years in Eastern and Western Nebraska. *Weed Science*. 44, 74-86.

- Bussière, F., Cellier, P., 1994. Modification of the soil temperature and water content regimes by a crop residue mulch: experiment and modelling. *Agricultural and Forest Meteorologist*. 68, 1-28.
- Cámara-Hernández, J.A., 2001. Morfología de la inflorescencia de *Digitaria sanguinalis* (Poaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. 36, 87-95.
- Cardina, J., Herms, C.P., Herms, D.A., 2011. Phenological indicators for emergence of Large and Smooth Crabgrass (*Digitaria sanguinalis* and *D. ischaemun*). *Weed Technology*. 25, 141-150.
- Casal, J.J., Deregibus, V.A., Sanchez, R.A., 1985. Variations in tiller dynamics and morphology in *Lolium multiflorum* Lam vegetative and reproductive plants as affected by differences red/far-red irradiation. *Annal of Botanny*. 56, 553-559.
- Casal, J.J., Sanchez, R.A., Deregibus, V.A., 1987. Tillering responses of *Lolium multiflorum* plants to changes of red/far-red ratios typical of sparse canopies. *Journal of Experimental Botany*. 38, 1432-1439.
- Ceccato, D., Bertero, D., Batlla, D., 2010. Expansión del cultivo de quínoa hacia otras áreas no tradicionales: dormición como fuente de resistencia al brotado pre-cosecha. Caracterización de la dormición y su regulación ambiental en dos accesiones de *Chenopodium quinoa*. *Actas XXVIII Reunión Argentina de Fisiología Vegetal, La Plata, Argentina*. Pp 21.
- Chadoeuf-Hannel, R., Barralis, G., 1983. Evolution de l'aptitud à germer des graines d'*Amaranthus retroflexus* L. récoltées dans différentes conditions, au cours de leur conservation. *Weed Research*. 23, 109-117.
- Chung, I., Miller, D.A., 1995. Natural herbicide potential of alfalfa residue on selected weed species. *Agronomy Journal*. 87, 920-925.
- Clements, F.E., Weaver, J.E., Hanson, H.C., 1929. Plant competition – An analysis of community function. Publ. N° 398. Carnegie Inst. Washington D.C.
- Clements, D.R., Benott, D.L., Murphy, S.D., Swanton, C.J., 1996. Tillage effects on weed seed return and seedbank composition. *Weed Science*. 44, 314-322.
- Connell, J.H., 1990. Apparent versus “real” competition in plants. En: Grace, J.B., Tilman, D. (eds.) *Perspectives on plant competition*. Academic Press, San Diego, California.
- Corbineau, F., Lecat, S., Côme D., 1986. Dormancy of three cultivars of oat seeds (*Avena sativa* L.). *Seed Science and Technology*. 14, 725-735.
- Courtney, A.D., 1968. Seed dormancy and field emergence in *Polygonum aviculare*. *Journal of Applied Ecology*. 5, 675-684.
- Cousens, R., Mortimer, M., 1995. *Dynamics in Weed Populations*. Cambridge University Press, New York.
- Crotser, M.P., Witt, W.W., 2000. Effect of *Glycine max* characteristics, *G. max* interference and weed free period on *Solanum ptycathum* growth. *Crop Science*. 48, 20-26.
- Dahiya, R., Ingwersen, J., Streck, T., 2007. The effect of mulching and tillage on the water and temperature regimes of a loess soil: Experimental findings and modelling. *Soil & Tillage Research*. 96, 52-63.
- Davis, A.S., Renner, K.A., Gross, K.L., 2005. Weed seedbank and community shifts in a long-term cropping systems experiment. *Weed Science*. 53, 296-306.
- Davis, M.H., Simmons, S.R., 1994. Far-red light reflected from neighbouring vegetation promotes shoot elongation and accelerates flowering in spring barley plants. *Plant, Cell and Environment*. 17, 829-836.

- de la Fuente, E.B., Suárez, S.A., Ghersa, C.M., 2006. Soybean weed community composition and richness between 1995 and 2003 in the Rolling Pampas (Argentina). *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 115, 229-236.
- de la Fuente, E.B., Suárez, S.A., Ghersa, C.M., León, R.J.C., 1999. Soybean weed communities: relationships with cultural history and crop yield. *Agronomy Journal*. 91, 234-241.
- De Moraes, P.V.D., Agostinetto, D., Panozzo, L.E., Vignolo, G.K., Santos, L.S., De Oliveira, E., 2011. Effects of cover crops with allelopathic potential on *Digitaria spp.* emergence. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias*. 6, 292-299.
- Dekker, J., 2003. The foxtail (*Setaria*) species group. *Weed Science*. 51, 641-656.
- Delouche, J.C., 1956. Dormancy in seeds of *Agropyron smithii*, *Digitaria sanguinalis* and *Poa pratensis*. *Iowa State College Journal of Science*. 30, 348-349.
- Deregibus, V.A., Casal, J.J., Jacobo, E.J., Gibson, D., Kauffman, M., Rodriguez, A.M., 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*. 8, 526-542.
- Echeverría, H.E., García, F.O., 1998. Guía para la fertilización fosfatada de trigo, maíz, girasol y soja. Boletín Técnico No. 149. EEA INTA Balcarce.
- Egley, G.H., Chandler, J.M., 1978. Germination and viability of weed seeds after 2.5 years in a 50-year buried seed study. *Weed Science*. 26, 230-239.
- Egli, D.B., 1997. Cultivar maturity and response of soybean to shade stress during seed filling. *Field Crops Research*. 52, 1-8.
- Einhellig, F. A., Souza, I.F., 1992. Phytotoxicity of sorgoleone found in grain Sorghum root exudates. *Journal of chemical ecology*. 18, 1-11.
- Evans, J.P., Cain, M.L., 1995. A spatially explicit test of foraging behaviour in a clonal plant. *Ecology*. 76, 147-1155.
- Faccini, D., Vitta, J., 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.
- Facelli, J.M., Pickett, S.T.A., 1991b. Plant litter: Light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology*. 72, 1024-1031.
- Fehr, W.R., Caviness, C.E., 1977. Stages of soybean development. Special report 80. Iowa State University of Science and Technology. Ames Iowa.
- Fenner, M., 1980. The inhibition of germination of *Bidens pilosa* seeds by leaf canopy shade in some natural vegetation types. *New Phytologist*. 84, 95-101.
- Fenner, M., 1991. The effects of the parent environment on seed germinability. *Seed Science Research*. 1, 75-84.
- Finch-Savage, W.E., Leubner-Metzger, G., 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*. 171, 501-523.
- Forcella, F., Benech-Arnold, R.L., Sanchez, R., Ghersa, C.M., 2000. Modelling seedling emergence. *Field Crops Research*. 67, 123-139.
- Forcella, F., Durgan, B.R., Buhler, D.D., 1996. Management of weed seedbanks. Proceedings of the Second Internacional Weed Control Congress. International Weed Science Society, Copenhagen. Pp. 21-26.
- Fu, R., Ashley, R.A., 2006. Interference of large crabgrass (*Digitaria sanguinalis*), redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*), and hairy galinsoga (*Galinsoga ciliata*) with bell pepper. *Weed Science*. 54, 364-372.

- Gallagher, R.S., Granger, K.L., Snyder, A.M., Pittmann, D., Fuerts, E.P., 2013. Implications of environmental stress during seed development on reproductive and seed bank persistence traits in Wild oat (*Avena fatua* L.). *Agronomy*. 3, 537-549.
- Gallart, M., Mas, M.T., Verdú A.M.C., 2010. Demography of *Digitaria sanguinalis*: Effect of the emergence time on survival, reproduction, and biomass. *Weed Biology and Management*. 10, 132-140.
- Gallart, M., Verdú, A.M.C., Mas, M.T., 2008. Dormancy breaking in *Digitaria sanguinalis* seeds: the role of the caryopsis covering structures. *Seed Science & Technology*. 36, 259-270.
- Ghersa, C.M., Martínez-Ghersa, M.A., 2000. Ecological correlates of weed seed size and persistence in the soil under different tilling systems: implications for weed management. *Field Crop Research*. 67, 141-148.
- Gianfagna, A.J., Pridham, A.M.S., 1951. Some aspects of dormancy and germination of crabgrass seed, *Digitaria sanguinalis* Scop. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science* 58, 291-297.
- González-Díaz, L., Leguizamón, E., Forcella, F., González-Andújar, J.L., 2007. Integration of emergence and population dynamic models for long term weed management using wild oat (*Avena fatua* L.) as an example. *Spanish Journal of Agricultural Research*. 5, 199-203.
- Green-Tracewicz, E., Page, E.R., Swanton, C.J., 2011. Shade avoidance in soybean reduces branching and increases plant-to-plant variability in biomass and yield per plant. *Weed Science*. 59, 43-49.
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111, 1169-1194.
- Grundy, A.C., 2003. Predicting weed emergence: a review of approaches and future challenges. *Weed Research*. 43, 1-11.
- Guglielmini, A., 2010. Tesis Doctoral. Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina
- Gutterman, Y., 2000. Maternal effects on seeds during development, en Fenner, M., (Ed.), *Seeds, the ecology of regeneration in plant communities*. C.A.B. International, Melksham, pp. 59-86.
- Hall, M.R., Swanton, C.J., Anderson, G.W., 1992. The critical period of weed control in grain corn (*Zea mays*). *Weed Science*. 40, 441-447.
- Hatfield, J.L., Prueger, J.H., 1996. Microclimates effects of crop residues on biological processes. *Theoretical and Applied Climatology*. 54, 47-59.
- Hock, S.M., Knezevic, S.Z., Martin, A.R, Lindquist, J.L., 2005. Influence of soybean row width and velvetleaf emergence time of velvetleaf (*Abutilon theophrasti*). *Weed Science*. 53, 160-165.
- Holm, L.G., Plunknett, D.L., Pancho, J.V., Herberger, J.P., 1991. *The world's worst weeds. Distribution and biology*. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida.
- Holt, J.S., 1995. Plant responses to light: a potential tool for weed management. *Weed Science*. 43, 474-482.
- Horton, R., Bristow, K.L., Kluitenberg, G.J., Sauer, T.J., 1994. Crop residue effect on surface radiation and energy balance - Review. *Theoretical and applied climatology*. 54, 27-37.
- Huarte, H.R., Benech-Arnold, R.L., 2003. Understanding mechanisms of reduced annual weed emergence in alfalfa. *Weed Science*. 51, 876-885.

- International Seed Testing Association (ISTA). 1999. International rules for seed testing. *Seed Science and Technology*. 27, 50–52.
- Izquierdo, J., González-Andújar, J.L., Bastida, F., Lezaún, J.A., Sánchez del Arco, M.J., 2009. A Thermal Time Model to predict Corn Poppy (*Papaver rhoeas*) emergence in cereal fields. *Weed Science*. 57, 660-664.
- Jha, P., Norsworthy, J.K., 2009. Soybean canopy and tillage effects on emergence of palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) from a natural seed bank. *Weed Science*. 57, 644-651.
- Kasperbauer, M.J., 1971. Spectral distribution of light in a tobacco canopy and effects of end-of-day light on growth and development. *Plant Physiology*. 47,775-778.
- Kasperbauer, M.J., 1987. Far-Red light reflection from green leaves and effects on phytochrome-mediated assimilate partitioning under field conditions. *Plant physiology*. 85, 350-354.
- Kasperbauer, M.J., Hunt, P.G., 1992. Root size and shoot root ratio as influenced by light environment of the shoot. *Journal of Plant Nutrition*. 15, 685-697.
- Kaya Altop, M., Mennan, H., 2011. Genetic and morphologic diversity of *Echinochloa crus-galli* populations from different origins. *Phytoparasitica*. 39, 93-102.
- Kigel, J., Ofir, M., Koller, D., 1977. Control of the germination responses of *Amaranthus retroflexus* L. seeds by their parental photothermal environment. *Journal of Experimental Botany*. 28, 1125-1136.
- King, C.A., Oliver, L.R., 1994. A model for predicting large crabgrass (*Digitaria sanguinalis*) emergence as influenced by temperature and water potential. *Weed Science*. 42, 561-567.
- Knezevic, S.Z., Evans, S. P., Mainz, M., 2003. Row spacing influences the critical timing for weed removal in soybean (*Glycine max*). *Weed Technology*. 17, 666-673.
- Kruk, B.C., Benech-Arnold, R.L., 1998. Functional and quantitative analysis of seed thermal responses in prostrated knotweed (*Polygonum aviculare*) and common purslane (*Portulaca oleracea*). *Weed Science*. 46, 83-90.
- Kruk, B.C., Insausti, P., Razul, A., Benech-Arnold, R.L., 2006. Light and thermal environments as modified by a wheat crop: effects on weed seed germination. *Journal of Applied Ecology*. 43, 227-236.
- Légère, A., Schreiber, M.M., 1989. Competition and canopy architecture as affected by soybean (*Glycine max*) row width and density of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*). *Weed Science*. 37, 84-92.
- Lenoir, C., Corbineau, F., Côme, D., 1986. Barley (*Hordeum vulgare*) seed dormancy as related to glumella characteristics. *Physiologia Plantarum*. 68, 301-307.
- Li, X., Wang, G., Blackshaw, R.E., 2005. Allelopathic effects of winter wheat residues on germination and growth of crabgrass (*Digitaria ciliaris*) and corn yield. *Allelopathy Journal*. 15, 41-48.
- Lin, C., 2002. Blue light receptors and signal transduction. *Plant Cell*. 14,207-225.
- Little, T.M., Hills, F.J., 1975. *Statistical methods in agricultural research*. University of California Press, Davis.
- Liu, J.G., Mahoney, K.J., Shikkema, P.H., Swanton, C.J., 2009. The importance of light quality in crop-weed competition. *Weed Research*. 49, 217-224.

- Lush, W.M., Kaye, P.E., Groves, R.H., 1984. Germination of *Clematis microphylla* seeds following weathering and other treatments. Australian Journal Agriculture Research. 32, 121-129.
- Lutman, P.J.W., Cussans, G.W., Wright, K.J., Wilson, B.J., McN Wright, G., Lawson, H.M., 2002. The persistence of 16 weed species over six years in two arable fields. Weed Research. 42, 231-241.
- Luzuriaga, A.L., Escudero, A., Pérez-García, F., 2005. Environmental maternal effects on seed morphology and germination in *Sinapis arvensis* (Cruciferae). Weed Research. 46, 163-174.
- Lincoln, R., Boxshall, G., Clark, P., 1998. A dictionary of ecology, evolution and systematics, 2nd ed. Cambridge, UK, Cambridge University Press.
- Mac Donald, A., Bakker, J., Vegelin, K., 1996. Seed bank classification and its importance for the restoration of species-rich flood-meadows. Journal of Vegetation Sciences. 7, 157-164.
- Macek, P., Leps, J., 2003. The effect of environmental heterogeneity on clonal behaviour of *Prunella vulgaris* L. Plant Ecology. 168, 31-43.
- Maddonni, G.A., Otegui, M.E., Andrieu, B., Chelle, M., Casal, J.J., 2002. Maize leaves turn away from neighbors. Plant Physiology. 130, 1181-1189.
- Mahmoodzadeh, H., Mahmoodzadeh, M., 2013. Allelopathic potential of soybean (*Glycine max* L.) on the germination and root growth of weed species. Life Science Journal. 10, 63-69.
- Marzocca, A., 1994. Guía descriptiva de malezas del cono sur. INTA, pp 103-104.
- Masin, R., Zuin, M.C., Archer, D.W., Forcella F., Zanin, G., 2005. WeedTurf: a predictive model to aid control of annual summer weeds in turf. Weed Science. 53, 193-201.
- Masin, R., Zuin, M.C., Otto, S., Zanin, G., 2006. Seed longevity and dormancy of four summer annual grass weeds in turf. Weed Research. 46, 362-370.
- McCullough, J.M., Shropshire, W., 1970. Physiological predetermination of germination responses in *Arabidopsis thaliana* (L.) HEYNH. Plant Cell Physiology. 11, 139-148.
- McCune, B, Mefford, M.J., 1999. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 5.0 MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- Menalled, F.D., Marino, P.C., Renner, K.A., Landis, D.A., 2000. Post-dispersal weed seed predation in Michigan crop fields as a function of agricultural landscape structure. Agriculture, Ecosystems and Environment. 77, 193-202.
- Miao, S.L., Bazzaz, F.A., Primack, R.B., 1991. Persistence of maternal nutrient effects in *Plantago major*: The third generation. Ecology. 72, 1634-1642.
- Mitidieri, A., 1989. El problema de las malezas en soja y su control en Argentina. Actas IV Conferencia Mundial de Investigación en soja. Buenos Aires, Argentina 4, 1657-1664.
- Mohler, C.L., Callaway, M.B., 1995. Effects of tillage and mulch on weed seed production and seed banks in sweet corn. Journal of Applied Ecology. 32, 627-639.
- Monks, D.W., Schulteis, J.R., 1998. Critical weed-free period for large crabgrass (*Digitaria sanguinalis*) in transplanted watermelon (*Citrullus lanatus*). Weed Science. 46, 530-532.
- Mulugueta, D., Boerboom, C.M., 2000. Critical time of weed removal in glyphosate-resistant *Glycine max*. Weed Science. 48, 35-42.

- Myers, M.W., Curran, W.S., VanGessel, M.J., Calvin, D.D., Mortensen, D.A., Majek, B.A., Karsten H.D., Roth, G.W., 2004. Predicting weed emergence for eight annual species in the northeastern united states. *Weed Science*. 52, 913-919.
- Naredo, M.E.B., Juliano, A.B., Lu, B.R., De Guzman, F., Jackson, M.T., 1998. Responses to seed dormancy-breaking treatments in rice species (*Oryza L.*). *Seed Science and Technology*. 26, 675-689.
- Nisensohn, L., Boccanelli, S., Torres, P, Tuesca, D., Puricelli, E., 1997. Efecto del sistema de labranza sobre el banco de propágulos del suelo y la emergencia de plántulas de malezas. XIII Congreso Latinoamericano de Malezas, Buenos Aires, Argentina, pp39.
- Norsworthy, J.K., 2004. Soybean canopy formation effects on pitted morningglory (*Ipomoea lacunosa*), common cocklebur (*Xanthium strumarium*), and sicklepod (*Sennaobtusifolia*) emergence. *Weed Science*. 52, 954-960.
- Norsworthy, J.K., 2008. Effect of tillage intensity and herbicide programs on changes in weed species density and composition in the southeastern coastal plains of the United States. *Crop Protection*. 27, 151-160.
- Norsworthy, J.K., Oliveira, M.J., 2007. Tillage and soybean canopy effects on Common cocklebur (*Xanthium strumarium*) emergence. *Weed Science*. 55, 474-480.
- Nurse, R.E., DiTomasso, A., 2005. Corn competition alters de germinability of velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) seeds. *Weed Science*. 53, 479-488.
- Ogawa, K., Iwabuchi, M., 2001. A mechanism for promoting the germination of *Zinnia elegans* seeds by hydrogen peroxide. *Plant Cell Physiology*. 43, 286-291.
- Oreja, F.H., de la Fuente, E.B., 2005. Dinámica poblacional del Pasto Cuaresma (*Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. ) en cultivos de soja de La Pampa Ondulada. XVII Congreso de la Asociación Latinoamericana de Malezas (ALAM) y I Congreso Iberoamericano de ciencia de las malezas. Varadero, Cuba, pp 767-771.
- Oreja, F.H., González-Andújar, J.L., 2007a. Modelo bioeconómico para *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. en cultivo de soja transgénica de la Pampa Ondulada (Argentina) y simulación de estrategias de control. *Boletín de Sanidad Vegetal y Plagas*. 33, 419-426.
- Oreja, F.H., González-Andújar, J.L., 2007b. Modelling competition between large crabgrass and glyphosate-resistant soybean in the Rolling Pampas of Argentina. *Communications in Biometry and Crop Science*. 2, 62-67.
- Orozco-Segovia, A., Sanchez-Coronado, M.E., Vázquez-Yanes, C., 1993. Effect of Maternal Light Environment on Seed Germination in *Piper auritum*. *Functional Ecology*. 7, 395-402.
- Page, E.R., Tollenar, M., Lee, E.A., Lukens, L., Swanton, C. J., 2009. Does the shade avoidance response contribute to the critical period for weed control in maize (*Zea mays*)? *Weed Research*. 49, 563-571.
- Parenti, R.L., Rice, E.L., 1969. Inhibitional Effects of *Digitaria sanguinalis* and possible role in old-field succession. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 96, 70-78.
- Parrish, J.A.D., Bazzaz, F.A., 1985. Nutrient content of *Abutilon theophrasti* seeds and the competitive ability of the resulting plants. *Oecologia*. 65, 247-251.
- Pons, T.L., 1991. Dormancy, germination and mortality of seeds in a chalk-grassland flora. *Journal of Ecology*. 79, 765-780.

- Pons, T.L., 2000. Seed responses to light, en: Fenner, M. (2da Ed.), Seeds, the ecology of regeneration in plant communities. C.A.B. International, Melksham, pp 259 - 284.
- Popova, L.P., Ridley, K.A., 1996. Development and accumulation of ABA in fluridone-treated and drought-stressed *Vicia faba* plants under different light conditions. *Physiologia Plantarum*. 98, 791-797.
- Probert, R.J., 1992. The role of temperature in germination ecophysiology, en Fenner, M., (2da Ed.), Seeds, the ecology of regeneration in plant communities. C.A.B. International, Melksham, pp 285- 325.
- Puricelli, E., Tuesca, D., 2005. Weed density and diversity under glyphosate-resistant crop sequences. *Crop Protection*. 24, 533-542.
- Quatrano, R.S., Bartels, D., Ho, T.D., Pages, M., 1997. New insight into ABA-mediated processes. *Plant Cell*. 9, 470-475.
- Radosevich, S., Holt, J., Ghersa, C.M., 1997. Weed ecology. Implications for management. Wiley, New York, USA.
- Radosevich, S., Holt, J., Ghersa, C.M., 2007. Ecology of weeds and invasive plants. Wiley, New York, USA.
- Rahman, A., James, T.K., Grbavac, N., 2001. Potential of weed seedbanks for managing weeds: a review of recent New Zealand research. *Weed Biology and Management*. 1, 89-95.
- Regnier, E.E., Stoller, E.W., 1989. The effects of soybean (*Glycine max*) interference on the canopy architecture of common cocklebur (*Xanthium strumarium*), jimsonweed (*Datura stramonium*) and velvetleaf (*Abutilon theophrasti*). *Weed Science*. 37, 187-195.
- Ren, J., Tao, L., 2003. Effect of hydration dehydration cycles on germination of seven *Calligonum* species. *Journal of Arid Environments*. 55, 111-122.
- Rice, E.L., 1984. Allelopathy. New York: Academic Press.
- Roach, D.A., 1986. Timing of seed production and dispersal *Geranium carolinianum*: Effects on fitness. *Ecology*. 67, 572-576.
- Roach, D.A., Wulf, R.D., 1987. Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18, 209-235.
- Rùgolo de Agrasar, Z.E., 1974. Las especies del género *Digitaria* (*Gramineae*) de la Argentina. *Darwiniana*. 19, 65-166.
- Sampaio, M.C., Araújo, T.F., Scarano, R., Stuefer, J.F., 2004. Directional growth of a clonal bromeliad species in response to spatial habitat heterogeneity. *Evolution Ecology*. 18, 429-442.
- Sánchez, R.A., Eyherabide, G., de Miguel, L., 1981. The influence of irradiance and water deficit during fruit development on seed dormancy in *Datura ferox* L. *Weed Research*. 21, 127-132.
- Sánchez, S.A., Sttudert, G.A., Echeverría, H.E., 1996. Descomposición de residuos de cosecha en un Argiudol típico. *Ciencia del Suelo*. 14, 63-68.
- Satorre, E., Benech-Arnold, R.L., Slafer, G., de la Fuente, E.B., Miralles, D., Otegui, M.E., Savín, R., 2003. Producción de cultivos de granos. Bases funcionales para su manejo. Editorial Facultad de Agronomía, Argentina.
- Sauer, T.J., Hatfield, J.L., Prueger, J.H., Norman, J.M., 1998. Surface energy balance of a corn-residue field. *Agricultural and Forest Meteorology*. 89, 155-168.
- Sawhney, R., Quick, W.A., Hsiao, A.I., 1985. The effect of temperature during parental vegetative growth on seed germination on wild oats (*Avena fatua* L.). *Annals of Botany*. 55: 25-28.

- Schmitt, J., Stinchcombe, J.R., Heschel, M.S., Huber, H., 2003. The adaptive evolution of plasticity: phytochrome-mediated shade avoidance responses. *Integrated Comparative Biology*. 43, 459-469.
- Scursoni, J., Gastaldi, E., 1997. Demografía de Pasto Cuaresma (*Digitaria sanguinalis*) en cultivos de soja de segunda, sembrados en sistema de siembra directa. XIII Congreso Latinoamericano de Malezas, Buenos Aires, Argentina, pp 161.
- Scursoni, J.A., Satorre, E.H., 2010. Glyphosate management strategies, weed diversity and soybean yield in Argentina. *Crop Protection*. 29, 957-962.
- Sester, M., Dürr, C., Darmency, H., Colbach, N., 2007. Modelling the effects of cropping systems on the seed bank dynamics and the emergence of weet beet. *Ecological Modelling*. 204, 47-58.
- Sexsmith, J.J., 1969. Dormancy of wild oat seed produced under various temperature and moisture conditions. *Weed Science*. 17, 405-407.
- Simpson, G. M., 1990. Seed dormancy in grasses. Cambridge University Press, Cambridge, New York.
- Smith, H., 1995. Physiological and ecological function within the phytochrome family. *Annual Review of Plant Physiology*. 46, 289-315.
- Steckel, L. E., Sprague, C. L., Hager, A.G., Simmons, F.W., Bollero, G.A., 2003. Effects of shading on common waterhemp (*Amaranthus rudis*) growth and development. *Weed Science*. 51, 898-903.
- Stoller, E.W., Myers, R.A., 1989. Effects of shading and soybean *Glycine max* (L.) interference on *Solanum ptycanthum* (Dun.) (eastern black nightshade) growth and development. *Weed Research*. 29, 307-316.
- Suárez, S.A., de la Fuente, E.B., Ghersa, C.M., León, R.J.C., 2001. Weed community as an indicator of summer crop yield and site quality. *Agronomy Journal*. 93, 524-530.
- Sultan, S.E., 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*. 12, 537-542.
- Sutherland, S., 2004. What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia*. 141, 24-39.
- Swanton, C.J., Weaver, S., Cowan, P., Van Acker, R., Deen, W., Shreshta, A., 1999. Weed thresholds: theory and applicability. *Journal of Crop Production*. 2, 9-29.
- Taylorson, R.B., 1970. Changes in dormancy and viability of weed seeds in soils. *Weed Science*. 18, 265-269.
- Taylorson, R.B., Borthwick, H.A., 1969. Light filtration by canopies: significance for light-controlled weed seed germination. *Weed Science*. 17, 48-51.
- Teasdale, J.R., Mohler, C.L., 1993. Light transmittance, soil temperature, and soil moisture under residue of hairy vetch and rye. *Agronomy Journal*. 85, 673-680.
- Thompson, K., Bakker, J.P., Bakker, R.M., 1997. Soil Seed Bank of NW Europe: Methodology, Density and Longevity. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Tilman, D., 1982. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist*. 125, 827-852.
- Toole, E.H., Toole, V.K., 1941. Progress of germination of seed of *Digitaria* as influenced by germination temperature and other factors. *Journal of agricultural research*. 63, 65-90.

- Tuesca, D., Puricelli, E., Papa, J.C., 2001. A long-term study of weed flora shifts in different tillage systems. *Weed Research*. 41, 369-382.
- Van Acker, R.C., Swanton, C.J., Weise, S.F., 1993. The Critical Period of Weed Control in Soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]. *Weed Science*. 41, 194-200.
- Vegis, A., 1964. Dormancy in higher plants. *Annual Review Plant Physiology*. 115, 185-224.
- Van Hinsberg, A., 1998. Maternal and ambient environmental effects of light on germination in *Plantago lanceolata*: Correlated responses to selection on leaf length. *Functional Ecology*. 12, 825-833.
- Vincent, E.M., Cavers, P.B., 1978. The effects of wetting and drying on the subsequent germination of *Rumex crispus*. *Canadian Journal of Botany*. 56, 2207-2217.
- 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.
- Vleeshouwers, L.M., Bouwmeester, H.J., Karssen, C.M., 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology*. 83, 1031-1037.
- Weiner, J., 1985. Size hierarchies in experimental population of annual plants. *Ecology*. 66, 743-752.
- Weiner, J., 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology. Evolution and Systematics*. 6, 207-215.
- Weinig, C., 2000. Differing selection in alternative competitive environments: Shade-avoidance responses and germination timing. *Evolution*. 54, 124-136.
- Widderick, M. J., Walker, S.R., Sindel, B.M., Bell, K.L., 2010. Germination, emergence, and persistence of *Sonchus oleraceus*, a major crop weed in subtropical Australia. *Weed Biology and Management*. 10, 102-112.
- Yamazaki, H., Nishijima, T., Yamato, Y., Koshioka, M., Miura, M., 1999. Involvement of abscisic acid (ABA) in bulb dormancy of *Allium wakegi* Araki I. Endogenous levels of ABA in relation to bulb dormancy and effects of exogenous ABA and fluridone. *Plant Growth Regulation*. 29, 129-194.
- Yanovsky, M.J., Casal, J.J., Whitelam, G.C., 1995. Phytochrome A, phytochrome B and HY4 are involved in hypocotyl growth responses to natural radiation in *Arabidopsis*: weak de-etiolation of the phyA mutant under dense canopies. *Plan, Cell & Environment*. 18, 788-794.
- Young, H.M., Sheeja, G., Narváez, D.F., Srivastava, P., Shuerger, A.C., Wright, D.L., Marois, J.J., 2012. Effect of solar radiation on severity of soybean rust. *Phytopatology*. 102, 794-803.
- Zanin, G., Otto, S., Riello, L., Borin, M., 1997. Ecological interpretation of weed flora dynamics under different tillage systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 66, 177-188.
- Zhang, H., Irving, L.J., Tian, Y., Zhou, D., 2012. Influence of salinity and temperature on seed germination rate and the hydrotimic model parameters for the halophyte, *Chloris virgata*, and the glycophyte, *Digitaria sanguinalis*. *South African Journal of Botany*. 78, 203-210.
- Zimdahl, R.L., 2004. *Weed crop competition: a review*. Blackwell Publishing, Iowa, USA.

## APÉNDICE

### Tablas de análisis estadísticos. Capítulo 2

**Cuadro Apéndice 2.1** Resumen del análisis de varianza (ANOVA) de la germinación de semillas de *Digitaria sanguinalis* a diferentes temperaturas de almacenaje (TEA), tiempo de almacenaje (TIA), temperaturas alternadas (TALT) y con luz u oscuridad (L).

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor <i>p</i> )
Temperatura almacenaje (TEA)	2	17,179	<0,001
Tiempo almacenaje (TIA)	2	3,431	0,034
Temperatura alternada (TALT)	2	375,935	<0,001
Luz (L)	1	104,906	<0,001
TEA x TIA	4	4,196	0,003
TEA x TALT	4	25,58	<0,001
TIA x TALT	4	1,466	0,214
TEA x L	2	4,259	0,015
TIA x L	2	3,096	0,047
TALT x L	2	30,334	<0,001
TEA x TIA x TALT	8	1,519	0,152
TEA x TIA x L	4	0,316	0,867
TEA x TALT x L	4	4,376	0,002
TIA x TALT x L	4	1,769	0,136
TEA x TIA x TALT x L	8	1,419	0,190

**Cuadro Apéndice 2.2** Resumen del análisis de varianza (ANOVA) de la germinación de semillas de *Digitaria sanguinalis* a diferentes temperaturas de almacenaje (TEA), tiempo de almacenaje (TIA) y temperaturas alternadas (TALT).

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor <i>p</i> )
Temperatura almacenaje (TEA)	1	79,707	<0,001
Tiempo almacenaje (TIA)	2	11,894	<0,001
Temperatura alternada (TALT)	2	30,217	<0,001
TEA x TIA	2	1,961	0,148
TEA x TALT	2	10,264	<0,001
TIA x TALT	4	12,017	<0,001
TEA x TIA x TALT	4	4,348	<0,001

**Cuadro Apéndice 2.3** Resumen del análisis de varianza (ANOVA) de la germinación de semillas de *Digitaria sanguinalis* a diferentes tiempos de almacenaje (TIA) y tratamientos de luz (LUZ).

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor <i>p</i> )
Tiempo de Almacenaje (TIA)	2	1178,935	<0,001
Tratamiento de Luz (LUZ)	3	14,812	<0,001
TIAxLUZ	6	9,038	<0,001

**Cuadro Apéndice 2.4** Resumen del análisis de varianza (ANOVA) de la germinación de semillas de *Digitaria sanguinalis* a diferentes concentraciones de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (CONC) y tiempos de inmersión (T).

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor <i>p</i> )
Concentración de H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> (CONC)	4	57,265	<0,001
Tiempo de inmersión (T)	2	7,936	0,002
CONC x T	8	2,777	0,020

### Tablas de análisis estadísticos. Capítulo 3

**Cuadro Apéndice 3.1** Resumen del análisis de varianza (ANOVA) de la biomasa aérea de *Digitaria sanguinalis* en dos campañas (CAMP) y con o sin cultivo (CULT). (b) Análisis de la interacción (Factor CAMP dentro de cada nivel de CULT), CAMP1: Campaña 2008-09, CAMP2: Campaña 2010-11. (c) Análisis de la interacción (Factor CULT dentro de cada nivel de CAMP), CULT1: Grupo Madurez III, CULT2: Grupo Madurez IV y CULT3: Sin Cultivo.

a)			
Fuente de variación	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor <i>p</i> )
Campaña agrícola (CAMP)	1	22,679	<0,001
Cultivo (CULT)	2	84,016	<0,001
CAMP*CULT	2	3,611	<0,001

b)			
Fuente de variación	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor <i>p</i> )
CULT dentro de CAMP1	2	23,612	<0,001
CULT dentro de CAMP2	2	77,657	<0,001

c)			
Fuente de variación	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor <i>p</i> )
CAMP dentro de CULT1	1	6,315	<0,001
CAMP dentro de CULT2	1	31,306	<0,001
CAMP dentro de CULT3	1	0,858	0,365

**Cuadro Apéndice 3.2** Resumen del análisis de varianza (ANOVA) de la biomasa aérea de *Digitaria sanguinalis* en dos campañas agrícolas (CAMP), diferentes grupo de madurez de las plantas vecinas de soja (GM) y distinta distancia entre surcos (DES) de dichas plantas.

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor $p$ )
Campaña Agrícola (CAMP)	1	276,357	<0,001
Grupo de madurez (GM)	1	1,840	0,181
Distancia entre surcos (DES)	1	0,955	0,333
CAMP*GM	1	2,430	0,125
CAMP*DES	1	0,001	0,976
GM*DES	1	1,204	0,278
CAMP*GM*DES	1	0,275	0,602

**Cuadro Apéndice 3.3** Resumen del análisis de varianza (ANOVA) de los vástagos totales por planta de *Digitaria sanguinalis* en dos campañas agrícolas (CAMP) y con o sin cultivo (CULT).

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor $p$ )
CAMP	1	80,363	<0,001
CULT	2	55,393	<0,001
CAMP*CULT	2	0,019	0,981

**Cuadro Apéndice 3.4** Resumen del análisis de varianza (ANOVA) de los vástagos totales por planta de *Digitaria sanguinalis* en dos campañas agrícolas (CAMP), diferentes grupo de madurez de las plantas vecinas de soja (GM) y distinta distancia entre surcos (DES) de dichas plantas.

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor $p$ )
CAMP	1	70,087	<0,001
GM	1	0,430	0,515
DES	1	0,758	0,389
CAMP*GM	1	0,702	0,406
CAMP*DES	1	0,001	0,972
GM*DES	1	1,401	0,243
CAMP*GM*DES	1	0,075	0,785

**Cuadro Apéndice 3.5** Resumen del análisis de varianza (ANOVA) de la relación entre los vástagos totales por planta y los vástagos reproductivos por planta de *Digitaria sanguinalis* en dos campañas agrícolas (CAMP) y con o sin cultivo (CULT).

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor $p$ )
CAMP	1	3,941	0,054
CULT	2	20,686	<0,001
CAMP*CULT	2	0,045	0,956

**Cuadro Apéndice 3.6** Resumen de los análisis de varianza (ANOVA) de la relación entre (a) la biomasa aérea y (b) vástagos por planta de *Digitaria sanguinalis* en dos campañas agrícolas (CAMP), con o sin cultivo (CULT) y fertilidad (FERT).

a)

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor $p$ )
Campaña (CAMP)	1	5,433	0,028
Cultivo (CULT)	1	11,778	0,002
Fertilidad (FERT)	2	26,798	<0,001
CAMP*CULT	1	0,005	0,945
CAMP*FERT	2	0,267	0,768
CULT*FERT	2	0,583	0,566
CAMP*CULT*FERT	2	0,290	0,751

b)

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor $p$ )
Campaña (CAMP)	1	77,246	<0,001
Cultivo (CULT)	1	24,595	<0,001
Fertilidad (FERT)	2	22,985	<0,001
CAMP*CULT	1	1,374	0,253
CAMP*FERT	2	2,618	0,094
CULT*FERT	2	2,161	0,137
CAMP*CULT*FERT	2	1,845	0,180

**Cuadro Apéndice 3.7** Resumen de los análisis de varianza (ANOVA) de la fecundidad de las plantas de *Digitaria sanguinalis*, medida como producción de semillas por planta, en dos campañas agrícolas (CAMP) y (a) con o sin cultivo (CULT) y (b) con alta, baja fertilidad o con separación subterránea de las raíces (FERT).

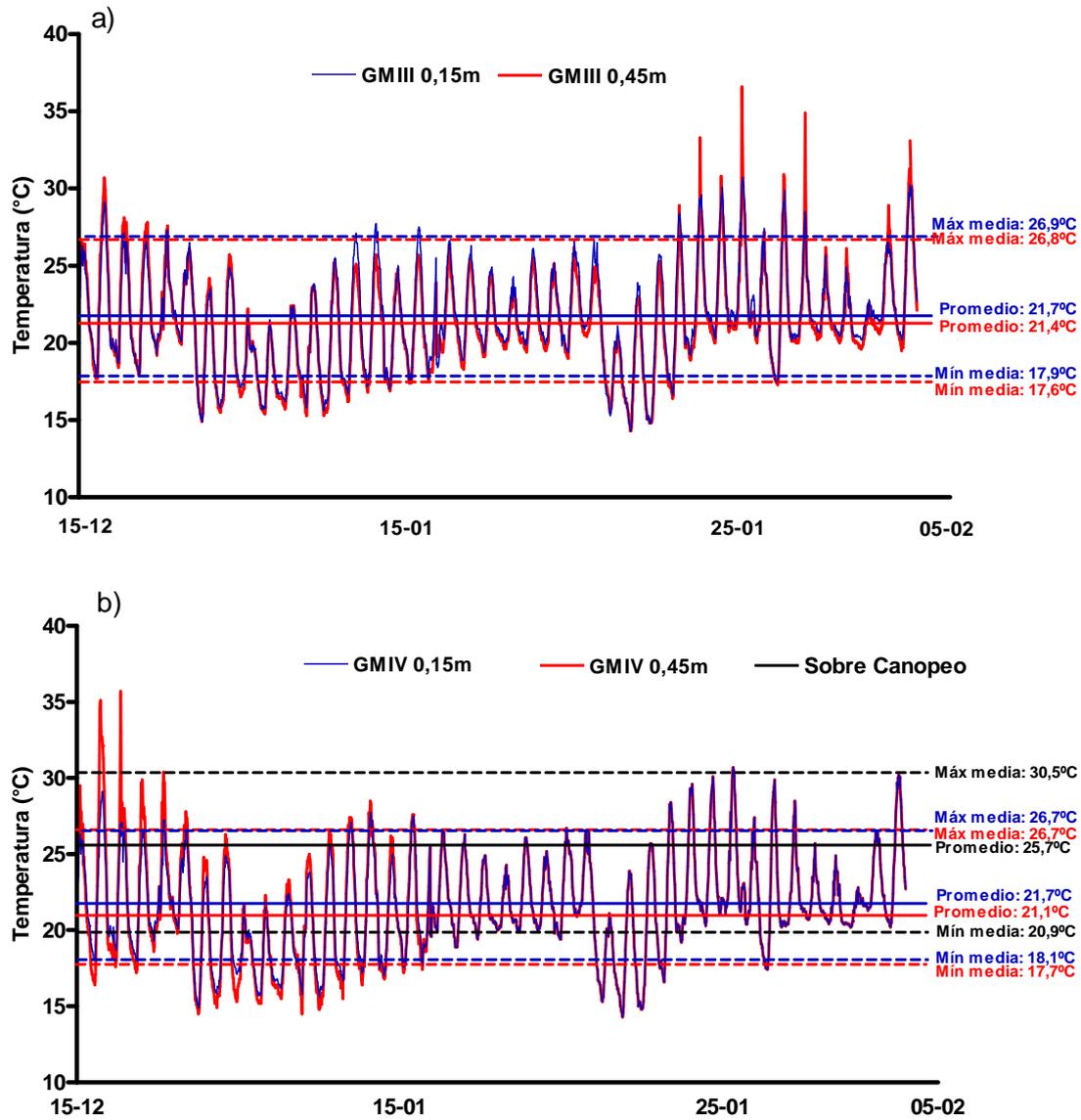
a)

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor $p$ )
CAMP	1	16,710	0,001
CULT	1	8,293	0,009
CAMP*CULT	1	1,842	0,19

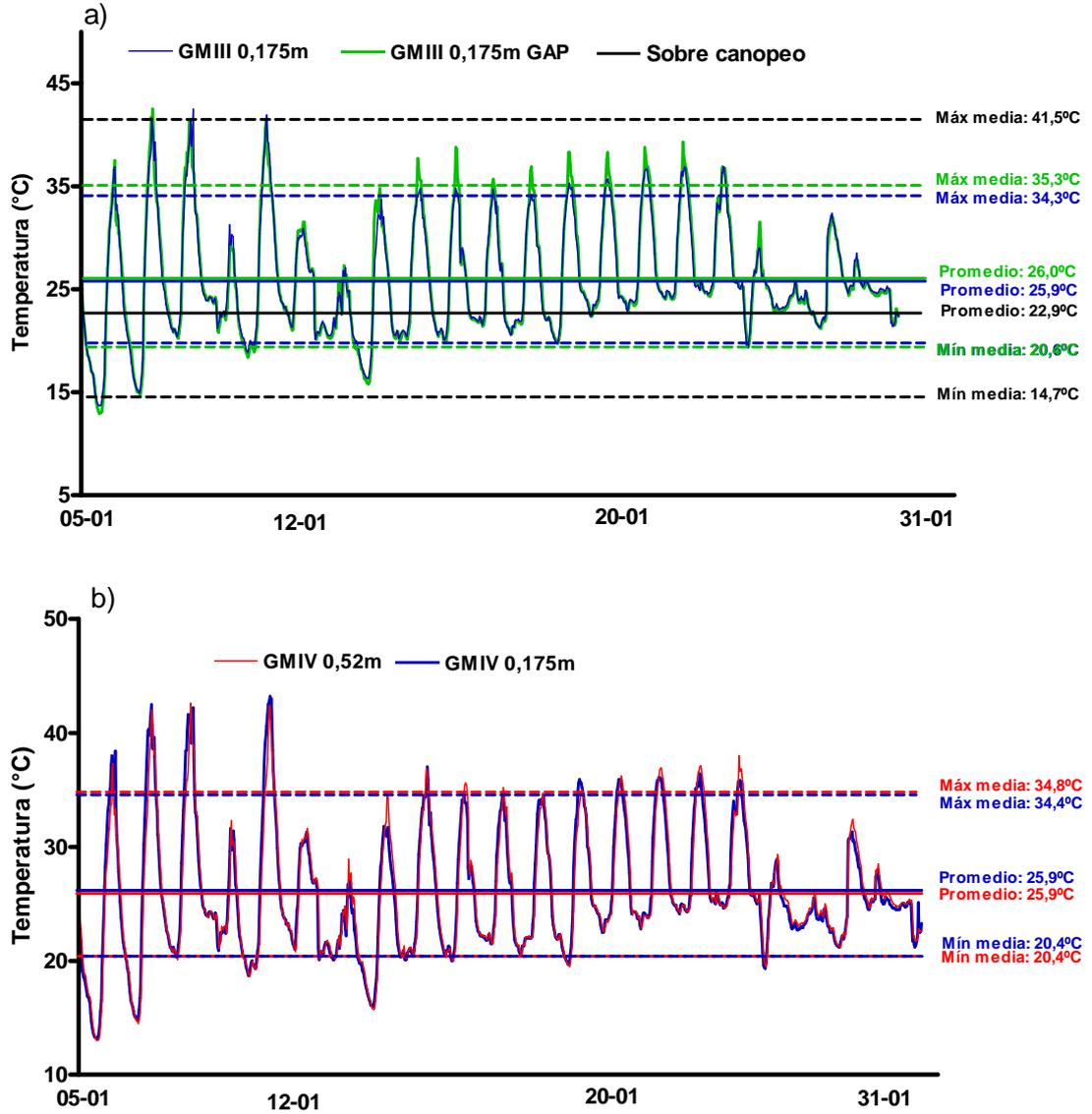
b)

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor $p$ )
CAMP	1	19,519	0,001
FERT	2	8,488	0,005
CAMP*FERT	2	0,717	0,51

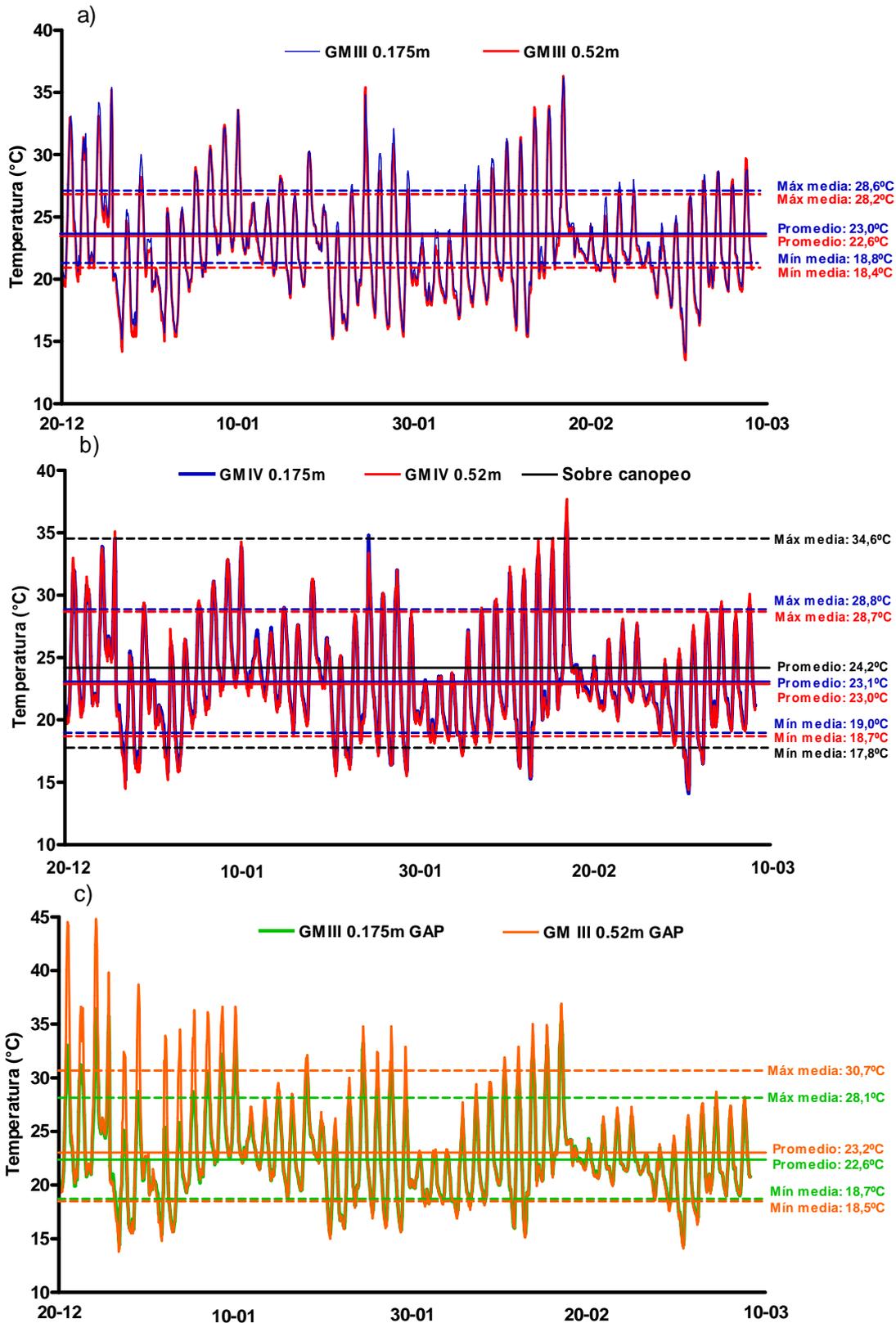
## Figuras Apéndice. Capítulo 3



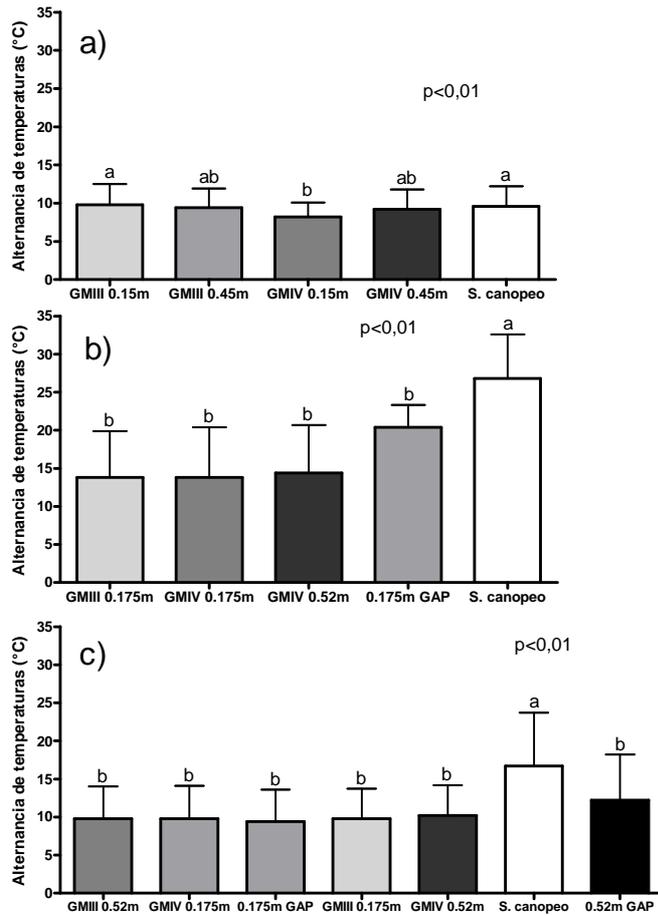
**Figura Apéndice 3.1** Marcha de la temperatura medida durante la campaña 2008-09 y valores de temperatura media, máxima media y mínima sobre y bajo el canopeo en los tratamientos a) GMIII a 0,15m y a 0,45m, b) GMIV a 0,15m y 0,45m.



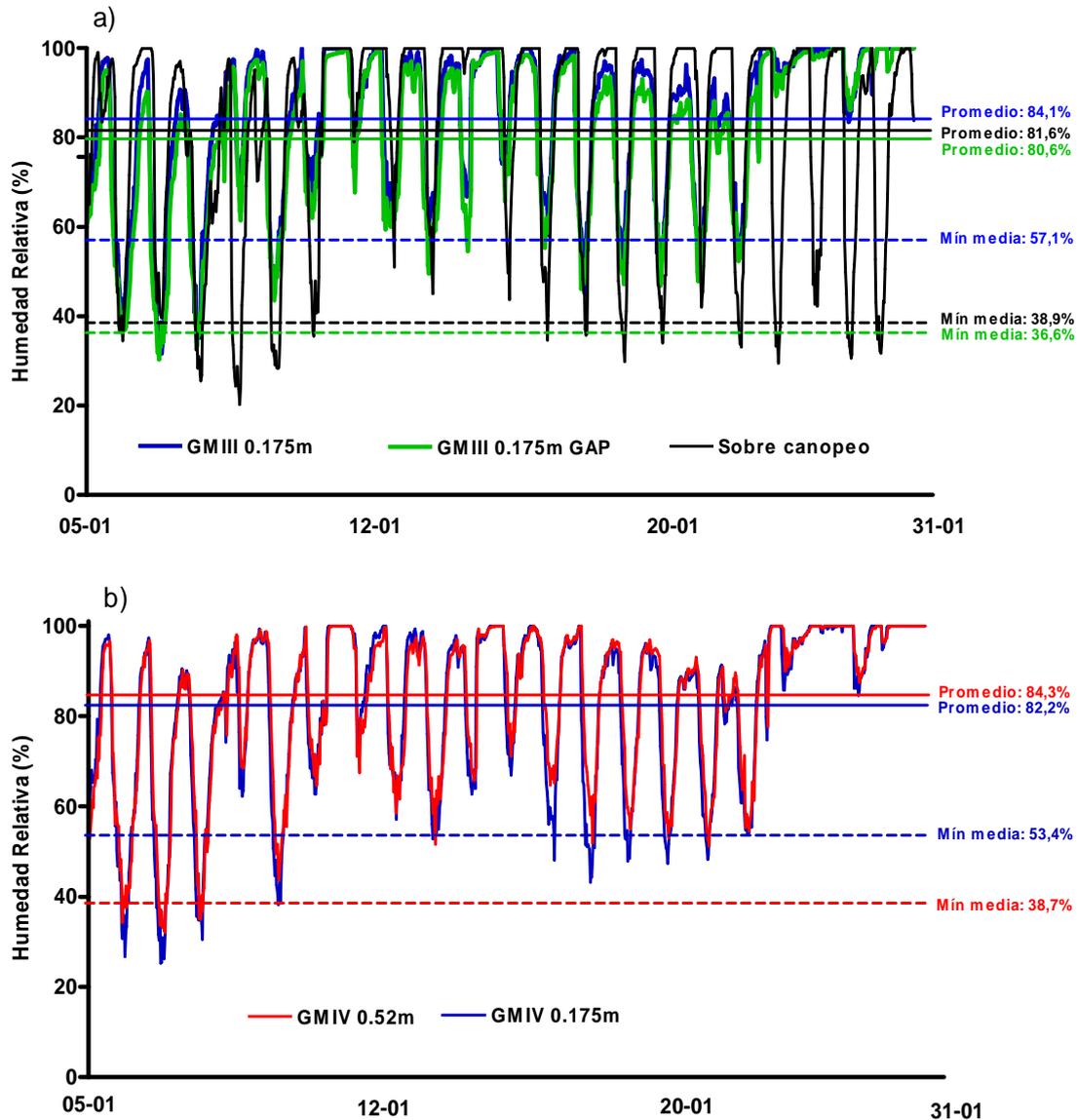
**Figura Apéndice 3.2** Marcha de la temperatura durante la campaña 2009-10 y valores de temperatura media, máxima media y mínima medida sobre y bajo del canopeo en los tratamientos a) GMIII a 0,175m, GMIII a 0,175m con gap y 0,52m con gap, b) GMIV a 0,175m y 0,52m.



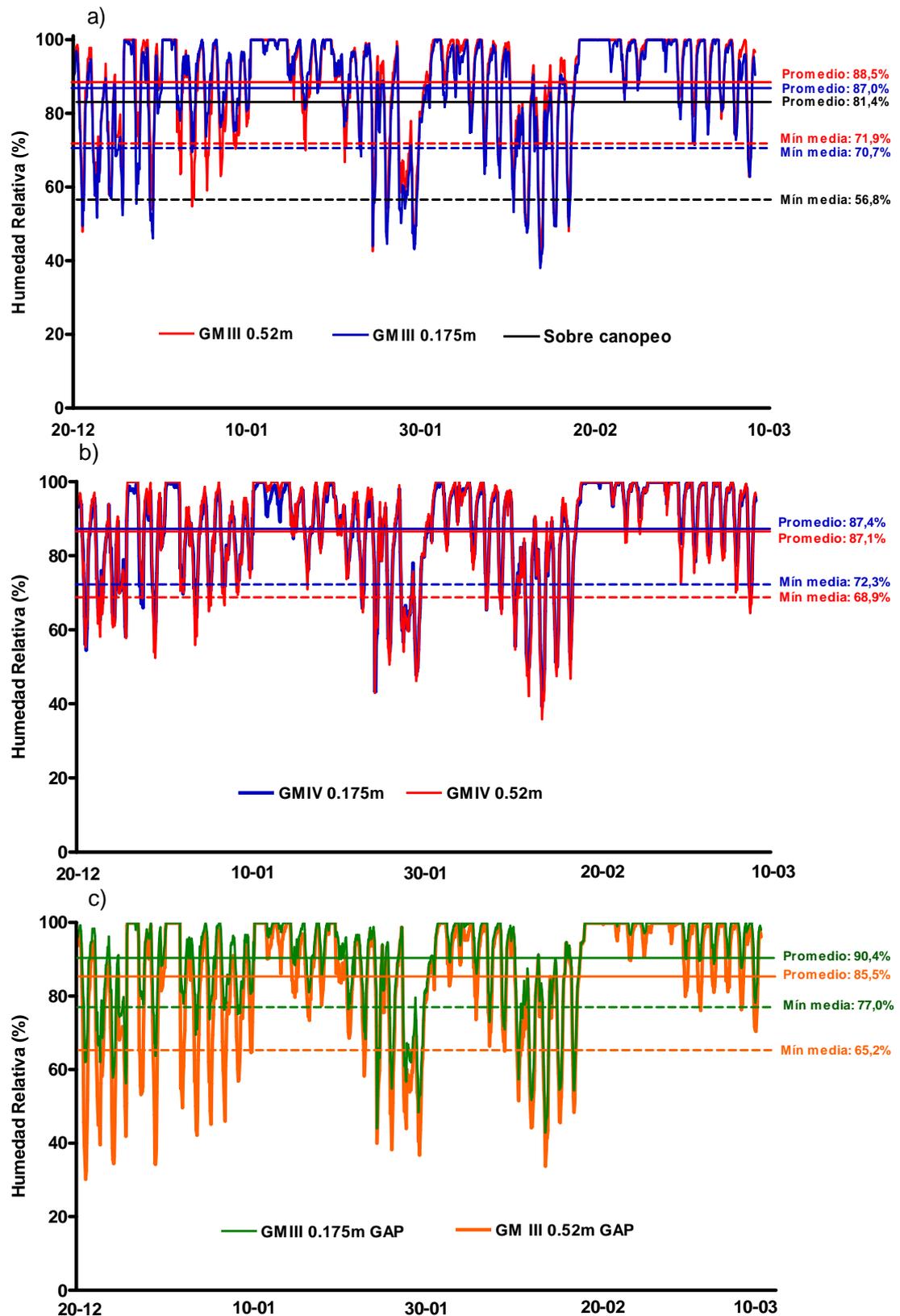
**Figura Apéndice 3.3** Marcha de la temperatura medida durante la campaña 2010-11 y valores de la temperatura media, máxima media y mínima sobre el canopeo y bajo el canopeo en los tratamientos a) GMIII a 0,175m y a 0,52m, b) GMIV a 0,175m y 0,52m y c) GMIII a 0,175m y a 0,52m con gaps.



**Figura Apéndice 3.4** Alternancia de temperaturas medidas en los distintos tratamientos en las campañas (a) 2008-09, (b) 2009-10 y (c) 2010-11. Los valores son las medias y las líneas verticales el error estándar de la media. Columnas con la misma letra significa que no hay diferencias significativas, de acuerdo al test de comparación de medias de Tukey, con un nivel de significancia de  $p < 0,05$ .



**Figura Apéndice 3.5** Marcha de la humedad relativa medida durante la campaña 2009-10 y valores de la humedad promedio y mínima sobre y bajo el canopeo en los tratamientos a) GMIII a 0,175m, GMIII a 0,175m con gap y 0,52m con gap, b) GMIV a 0,175m y 0,52m.



**Figura Apéndice 3.6** Marcha de la humedad relativa medida durante la campaña 2010-11 y valores de la humedad promedio y mínima sobre y bajo el canopeo en los tratamientos a) GMIII a 0,175m, a 0,52m y sobre el canopeo, b) GMIV a 0,175m y 0,52m y c) GMIII a 0,175m y a 0,52m con gaps.

## Tablas de análisis estadísticos. Capítulo 4

**Cuadro Apéndice 4.1** Resumen del (a) análisis de varianza (ANOVA) de la cantidad de semillas dormidas de *D. sanguinalis* bajo distintos tipos de coberturas (COB) y tiempo de permanencia en el suelo (Ti) para el año 2009. (b) Análisis de la interacción (Factor Ti dentro de cada nivel de COB), Ti1: 1 mes, Ti2: 5 meses y Ti3: 9 meses. (c) Análisis de la interacción (Factor COB dentro de cada nivel de Ti), COB1: Rastrojo de maíz, COB2: Rastrojo de soja y COB3: Sin rastrojo.

a)

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor $p$ )
Cobertura (COB)	2	615,686	<0,001
TIEMPO (Ti)	2	38,455	<0,001
COB x Ti	4	22,246	<0,001

b)

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor $p$ )
COB dentro de Ti1	2	32,912	<0,001
COB dentro de Ti2	2	8,905	<0,01

c)

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor $p$ )
Ti dentro de COB1	2	532,796	<0,001
Ti dentro de COB2	2	3260,314	<0,001
Ti dentro de COB3	2	136,394	<0,001

**Cuadro Apéndice 4.2** Resumen del (a) análisis de varianza (ANOVA) de la cantidad de semillas despiertas de *D. sanguinalis* bajo distintos tipos de coberturas (COB) y tiempo de permanencia en el suelo (Ti) para el año 2009. (b) Análisis de la interacción (Factor Ti dentro de cada nivel de COB), Ti1: 1 mes y Ti2: 5 meses. (c) Análisis de la interacción (Factor COB dentro de cada nivel de Ti), COB1: Rastrojo de maíz, COB2: Rastrojo de soja y COB3: Sin rastrojo.

a)

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor $p$ )
Cobertura (COB)	2	480,066	<0,001
TIEMPO (Ti)	2	23,890	<0,001
COB x Ti	4	28,773	<0,001

b)

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor $p$ )
COB dentro de Ti1	2	2,385	0,15
COB dentro de Ti2	2	29,532	0,04

c)

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor $p$ )
Ti dentro de COB1	2	1563,435	<0,001
Ti dentro de COB2	2	9319,000	<0,001
Ti dentro de COB3	2	20,168	<0,001

**Cuadro Apéndice 4.3** Resumen del (a) análisis de varianza (ANOVA) de la cantidad de semillas germinadas o muertas de *D. sanguinalis* bajo distintos tipos de coberturas (COB) y tiempo de permanencia en el suelo (Ti) para el año 2009. (b) Análisis de la interacción (Factor Ti dentro de cada nivel de COB), Ti1: 5 meses y Ti2: 9 meses. (c) Análisis de la interacción (Factor COB dentro de cada nivel de Ti), COB1: Rastrojo de maíz, COB2: Rastrojo de soja y COB3: Sin rastrojo.

a)

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor <i>p</i> )
Cobertura (COB)	2	615,686	<0,001
TIEMPO (Ti)	2	38,455	<0,001
COB x Ti	4	22,246	<0,001

b)

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor <i>p</i> )
COB dentro de Ti1	2	2,385	0,15
COB dentro de Ti2	2	4,500	0,04
COB dentro de Ti3	2	8,905	<0,01

c)

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor <i>p</i> )
Ti dentro de COB1	2	638,648	<0,001
Ti dentro de COB2	2	3586,742	<0,001
Ti dentro de COB3	2	3013,457	<0,001

**Cuadro Apéndice 4.4** Resumen del (a) análisis de varianza (ANOVA) de la cantidad de semillas de *D. sanguinalis* (a) germinadas o muertas, (b) dormidas y (c) despiertas, en el año 2010, bajo distintos tipos de coberturas (COB) y tiempo de permanencia en el suelo (Ti) para el año 2010.

a)

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor <i>p</i> )
Cobertura (COB)	4	142,560	<0,001
TIEMPO (Ti)	2	1,906	0,16
COB x Ti	8	0,899	0,52

b)

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor <i>p</i> )
Cobertura (COB)	4	172,867	<0,001
TIEMPO (Ti)	2	4,387	0,02
COB x Ti	8	0,471	0,87

c)

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor <i>p</i> )
Cobertura (COB)	4	140,855	<0,001
TIEMPO (Ti)	2	0,349	0,71
COB x Ti	8	1,000	0,45

**Cuadro Apéndice 4.5** Resumen del análisis de varianza (ANOVA) del porcentaje de plántulas de *Digitaria sanguinalis* emergidas, bajo distintos tipos de coberturas (COB) y con la presencia o no de un cultivo de soja en la superficie (CULT) para (a) la campaña 2009-10 y (b) la campaña 2010-11. (c) Análisis de la interacción (Factor CULT dentro de cada nivel de COB), COB1: Rastrojo de maíz, COB2: Rastrojo de soja, COB3: Media sombra y COB4: Sin rastrojo. (d) Análisis de la interacción (Factor COB dentro de cada nivel de CULT), CULT1: Con cultivo, CULT2: Sin cultivo.

a)

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor $p$ )
Cultivo (CULT)	1	12,507	<0,01
Cobertura (COB)	3	14,822	<0,01
CULT x COB	3	0,524	0,67

b)

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor $p$ )
Cultivo (CULT)	1	5,061	<0,01
Cobertura (COB)	3	14,060	<0,01
CULT x COB	3	12,552	<0,01

c)

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor $p$ )
CULT dentro de COB1	1	19,633	<0,01
CULT dentro de COB2	1	4,885	0,058
CULT dentro de COB3	1	0,070	0,798
CULT dentro de COB4	1	12,259	<0,01

d)

Factor o Interacción	Grados de libertad	F	Probabilidad (valor $p$ )
COB dentro de CULT1	3	30,663	<0,01
COB dentro de CULT2	3	2,412	0,105