

LA CLASIFICACION Y ECOLOGIA DE LAS MALEZAS

A. M. Mortimer

LA CLASIFICACION DE LAS MALEZAS

Las malezas constituyen riesgos naturales dentro de los intereses y actividades del hombre (Mortimer 1990). Estas plantas son frecuentemente descritas como dañinas a los sistemas de producción de cultivos y también a los procesos industriales y comerciales. Por ejemplo, en muchos países en desarrollo, las líneas férreas pueden ser objeto de tanta atención, en términos financieros, por parte de los técnicos en malezas como la que se le da a cada unidad de área, donde se cultivan plantas de alto valor nutritivo. Asimismo, las malezas acuáticas pueden seriamente obstruir la corriente del agua y ocasionar inundaciones, que impiden el drenaje y, a través de una sedimentación elevada, deterioran gradualmente los canales. Por lo tanto, malezas son especies vegetales que afectan el potencial productivo de la superficie ocupada o el volumen de agua manejado por el hombre. Este daño puede ser medido como pérdida del rendimiento agrícola por unidad de área cultivable o también reflejando la afectación de la productividad de una empresa comercial. Malezas pueden considerarse todas aquellas plantas que provocan cambios desfavorables de la vegetación y que afectan el aspecto estético de las áreas de interés a preservar.

El mayor conocimiento del daño de las malezas proviene de las evaluaciones de pérdidas de cosechas agrícolas. De manera general, se acepta que las malezas ocasionan una pérdida directa aproximada de 10% de la producción agrícola. En cereales, esta pérdida es del orden de más de 150 millones de toneladas. Sin embargo, tales pérdidas no son iguales en los distintos países, regiones del mundo y cultivos afectados. En la década de 1980, se estimó que las pérdidas de la producción agrícola causada por las malezas ascendían a 7% en Europa y 16% en Africa, mientras que en el cultivo del arroz fueron de 10,6%, 15.1% en caña de azúcar y 5,8% en algodón (Fletcher 1983).

Un medio muy conveniente sería si todas las malezas podrían ser simplemente clasificadas por el daño económico que causan, pero como el Capítulo 12 ilustra, el daño económico relativo no es de vía directa de cálculo, ya que depende mucho de las consideraciones tecnológicas, así como del marco de tiempo para su calculo.

La Tabla 1 reseña 18 especies de malezas consideradas en 1977 como las importantes a nivel mundial, relación basada en su distribución y predominio en los cultivos. La agrupación de las malezas es bastante subjetiva y cualquier otra clasificación está muy lejos de ser absoluta. Su actualidad puede variar debido a que especies anteriormente no destacadas pueden convertirse en importantes, mientras que otras consideradas como tal, pueden declinar en su abundancia y frecuencia en un período corto de tiempo. La lista de especies de malezas reflejadas en la Tabla 1 y también descritas en este libro incluye plantas dicotiledóneas y monocotiledóneas, así como especies anuales y perennes. Típicamente, una comunidad de especies en las áreas cultivables contiene representantes de un número de familias y géneros. Mientras que las malezas, desde un punto de vista antropocéntrico, pueden ser definidas como plantas "fuera de lugar", es frecuentemente difícil clasificarlas sobre una base estrecha de criterios botánicos (p.ej. morfológicos,

fenológicos o taxonómicos). Por consiguiente, las guías de clasificación de las especies indeseables se realizan normalmente en función del habitat o de las áreas afectadas.

Tabla 1. Las malezas más importantes del mundo. De acuerdo a Holm *et al.* 1977.

Rango	Especies	Formas de Crecimiento*	
1	<i>Cyperus rotundus</i> L.	P	M
2	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers	P	M
3	<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P. Beauv.	A	M
4	<i>Echinochloa colona</i> (L.) Link	A	M
5	<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.	A	M
6	<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers	P	M
7	<i>Imperata cylindrica</i> (L.) Raeuschel	P	M
8	<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms	P	M Ac.
9	<i>Portulaca oleraceae</i> L.	A	D
10	<i>Chenopodium album</i> L.	A	D
11	<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	A	M
12	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	P	D
13	<i>Avena fatua</i> L. y especies afines	A	M
14	<i>Amaranthus hybridus</i> L.	A	D
15	<i>Amaranthus spinosus</i> L.	A	D
16	<i>Cyperus esculentus</i> L.	P	M
17	<i>Paspalum conjugatum</i> Berg	P	M
18	<i>Rottboellia cochinchinensis</i> (Lour.) W.D. Clayton	A	M

* A = anual; Ac = acuática; D = dicotiledónea; M = monocotiledónea; P = perenne

Los orígenes de la flora indeseable

El desarrollo de una flora indeseable puede ser provocado por la combinación de procesos ecológicos y de evolución. Es verdaderamente probable que una especie se convierta en maleza debido a cambios del habitat, ya que el proceso de selección es esencialmente una alteración ecológica. Al nivel de escalas ecológicas de tiempo, se puede distinguir la pre-adaptación y la inmigración, procesos ambos dominantes en la

presencia de las malezas en el habitat. La aparición de especies resistentes a los herbicidas y la caracterización de especies dentro del taxón correspondiente es un buen ejemplo de la escala de tiempo evolucionaria.

Procesos ecológicos en el desarrollo de la flora indeseable. Las especies pre-adaptadas a ser malezas son aquéllas presentes en la flora natural de un área no cultivada. Estas pasan a ser componentes de la flora del área cultivada como consecuencia de la selección interespecífica. Los efectos combinados del manejo del terreno por el hombre constituyen el agente promotor de la selección interespecífica. En la agricultura y la horticultura, la preparación del terreno, la selección de la planta cultivable, las prácticas asociadas y los métodos de cosecha son elementos determinantes en la selección que ocurre en un habitat. Las prácticas agrícolas, como la destrucción de la biomasa aérea, seguidas del cultivo del suelo ocasionan la selección de especies que logran sobrevivir las perturbaciones periódicas del habitat, usualmente a través de la adopción de formas de vida subterránea o latentes (p.ej. semillas¹, rizomas). La competencia de la planta cultivable puede también influir como agente de selección de malezas, que son capaces de un establecimiento sincronizado con el cultivo a ritmos rápidos de crecimiento. Las prácticas que eliminan selectivamente la biomasa de malezas al momento de la cosecha pueden igualmente favorecer la aparición de especies individuales que se propagan antes de la propia cosecha. En áreas industriales y comerciales, la destrucción física repetida de la parte aérea de la planta, sobre todo en operaciones habituales de desbroce o desyerbe, tiende a seleccionar especies perennes que poseen estructuras subterráneas regeneradoras. Las especies pre-adaptadas son aquellas que poseen una serie de características bio-históricas que condicionan un crecimiento rápido de la población, bajo sistemas particulares de manejo, impuestos por la acción del hombre. El acontecimiento de este fenómeno dependerá de la fuente de propágulos invasores a diseminarse en espacios determinados del habitat en cuestión y de la velocidad de reproducción de la especie en dicho habitat.

En la agricultura nómada, las operaciones de desmonte y la perturbación del suelo dan señales para la germinación de las semillas de las especies residentes y las malezas presentes pueden ser aquellas plantas conocidas como hábiles para colonizar el terreno desnudo. Los registros arqueológicos de los albores de la agricultura de muchas partes del mundo indican que los granos estaban contaminados con semillas de malezas conocidas hoy en día como colonizadoras. La selección interespecífica de las malezas por la agricultura nómada conduce a una comunidad de malezas, que es inherentemente un reflejo instantáneo de la flora residente latente en el suelo. Con el cultivo continuado la duración de la selección interespecífica aumenta y sobre la superficie del terreno se desarrollará una flora indeseable que característicamente refleja, tanto el tiempo como el tipo de cultivo. Aunque con algunas especies en común, la comunidad de malezas de los cultivos otoñales diferirá de los primaverales en las regiones de clima templado. El tipo de suelo y las condiciones climáticas locales diferencian aún más la flora de malezas (p.ej. Hidalgo *et al.* 1990). En el desarrollo de la agricultura moderna, antes del uso extensivo de los medios químicos de control de malezas, el reconocimiento de la

¹ El término semillas es aquí usado para las unidades zigóticas de dispersión de plantas y no en un sentido estrictamente botánico.

importancia del cultivo como agente de selección interespecífica dio lugar a la introducción de la rotación de cultivos como método de control de malezas (Lockhart *et al.* 1990). En el pasado más reciente, cuando los herbicidas se aplicaron extensamente para el control de malezas dicotiledóneas, las especies gramíneas comenzaron a predominar en abundancia. De esta forma, el control químico también constituye una fuerza selectiva (Fryer 1979).

Las especies pre-adaptadas a convertirse en maleza esperan el momento oportuno dentro del sistema de producción vegetal (Mortimer 1990) y la alteración del habitat por los manejos agrícolas suele causar rápidos cambios de la abundancia relativa de estas plantas indeseables. Especies consideradas previamente ruderales o parte de la flora natural se convierten en malezas inminentes.

Un ejemplo lo es *Mikania micrantha* H.B.K., una maleza nociva que se ha diseminado extensamente en las regiones altas del nordeste de la India (Parker 1972). La frecuente perturbación del ecosistema forestal debido a los desmontes y quemas es la responsable de la rápida colonización de muchas malezas incluyendo *Chromolaena odorata* (L.) K.& R., *Imperata cylindrica* (L.) Raeuschel y *M. micrantha* (Saxena y Ramakrishnan 1984). En terrenos no cultivados o no dedicados a la agricultura, *M. micrantha* es un componente menor de la flora. Esta especie disemina sus poblaciones a través de la producción de plántulas y el establecimiento de clones a partir de rosetas que crecen de los estolones. Barbechos cortos, de dos años, entre ciclos de cultivo sucesivos y quema previo a la plantación, crean cambios micro-ambientales en el habitat, que sustancialmente aumenta la probabilidad de la producción de las plántulas y la formación de rosetas (Swamy y Ramakrishnan 1987). Cuando los períodos de barbecho son más prolongados, la probabilidad de producción de plántulas y de regeneración de clones a partir de rosetas decrece y la abundancia de la maleza será proporcional a la frecuencia de quema en los ciclos de desmonte y quema. En ciclos de este tipo, con barbechos de 8 años de duración, la maleza se reduce en abundancia a más de la mitad, en comparación a los barbechos de dos años.

La inmigración de las especies exóticas a habitats hasta entonces desocupados presenta algunos ejemplos espectaculares de aparición de especies de malezas. La importación de productos de origen animal y vegetal puede ser una potente fuente de entrada de propágulos de plantas exóticas en un país. Las encuestas botánicas de la flora en las áreas inmediatas a los puertos regularmente incluyen muchas especies exóticas, donde sólo una fracción de ellas logran establecerse como malezas dañinas. La avena loca (*Avena fatua* L.), originaria probablemente de Asia central y diseminada a través de granos de cultivo contaminados con la semilla de la maleza durante los siglos 18 y 19, es una especie que se ha convertido en un serio problema en las regiones templadas del mundo.

La velocidad con la cual las especies exóticas logran incorporarse a la flora indeseable existente, trae a colación aspectos similares a los ya discutidos en el proceso de pre-adaptación. Una especie puede mantener bajo nivel poblacional al momento de su entrada y sólo ser sujeta a una expansión donde exista un habitat adecuado dentro del alcance de su dispersión. La gramínea *Aegilops cylindrica* Host es actualmente un problema sólo en Turquía y EE.UU., mientras que especies similares son serios problemas en Marruecos, Portugal, Irán, Jordania e Israel. La especie indicada fue

introducida inicialmente en los EE.UU. en cargamentos de semillas de trigo de invierno traídos por pobladores del Mediterráneo oriental a finales del siglo 19 (Donald y Ogg 1991), y se diseminó a muchos estados alrededor de 1920, posiblemente complementada por introducciones múltiples. La especie está ahora plenamente establecida en las grandes llanuras de la parte central de Norteamérica, donde la labranza de conservación es utilizada. Allí, la maleza causa pérdidas importantes de los rendimientos del trigo de invierno (Rydrych 1983). Aunque esta especie posee latencia, las semillas de *A. cylindrica* perduran pobremente si las mismas son incorporadas a profundidades del suelo superiores a 5 cm (durante 2-5 años, en dependencia del lugar). Además, la emergencia de la plántula es rara si las semillas germinan a profundidades del suelo superiores a 10 cm. Esto hace pensar que la labranza profunda, al llevar las semillas a capas profundas del suelo, puede reducir su población, mientras que la labranza actual de conservación (labores reducidas y acolchado) contribuye a su diseminación. De esta forma, la disponibilidad del habitat aumentó debido a la alteración de la práctica de manejo agrícola y la permanencia de la especie fue garantizada por el traslado de las semillas de la maleza a través de los aperos de labranza agrícolas y semillas almacenadas de cosechas previas.

Australasia ha sido receptora de muchas malezas invasoras de origen europeo, que han ocasionado un daño considerable, una de estas es la introducción de la tuna *Opuntia inermis*. Más recientemente el arbusto espinoso *Mimosa pigra* L. ha aumentado su abundancia después de su introducción en los años que median entre 1870 y 1890. Inicialmente la planta tenía una categoría de especie ocasionalmente problemática, pero aún permaneció como maleza de menor importancia durante un siglo (vea Capítulo 5), mientras que ahora la especie amenaza con invadir a una de las áreas más grandes del mundo de terrenos bajos tropicales, ubicadas en el norte de Australia. Ya se prevé que la sustitución completa de la vegetación indígena por poblaciones monoespecíficas de la leguminosa pueda ocurrir en ausencia de los agentes biológicos de control (escarabajos que se alimentan de las semillas y las flores, picudos que dañen su follaje y hongos específicos) que normalmente ocurren en su área de origen natural en Sudáfrica. Aunque daños económicos a corto plazo no son probables, los cambios catastróficos de la estructura vegetal previstos pueden resultar en un impacto significativo sobre los componentes de la fauna de los terrenos bajos, sobre todo de aves y anfibios. Un análisis detallado de los motivos, por los que esta planta ha emergido como temible maleza aparece posteriormente en este volumen.

Procesos evolucionarios en el desarrollo de la flora de malezas

La existencia de resistencia a los herbicidas proporciona una evidencia moderna de la evolución de las malezas y del grado, al cual los programas agrícolas en curso en algunas partes del mundo pueden ser seriamente afectados por los cambios genéticos dentro de las poblaciones de malezas (Powles y Howat 1990). Sin embargo, los procesos evolucionarios que aseguran la persistencia de las especies indeseables como respuesta a la selección que provocan las medidas de control, se pueden apreciar en varios niveles: en la formación de razas, en mimetismo de cultivo y en la diferenciación de nuevas especies.

La selección que ocurre dentro de poblaciones genéticamente diversas de las especies de malezas, condicionadas por las prácticas de control y que provocan la formación de

razas ha sido bien estudiada en un número de casos. Mientras que la resistencia a los herbicidas es, quizás, el ejemplo más obvio de formación de razas, las malezas gramíneas asociadas a las plantas cultivables con frecuencia muestran una diferenciación ecotípica. Los ecotipos de malezas del sorgo de grano exponen una diferenciación poblacional considerable, particularmente en su relación al desprendimiento de la semilla de la panícula (Harlan 1982) y a los procedimientos de cosecha, que suelen seleccionar especies de sorgo indeseables (malezas) que dispersan sus semillas antes de la misma. El pastoreo intensivo puede también resultar en la evolución de razas de gramíneas indígenas con formas de crecimiento postrado. En las asociaciones planta cultivable-maleza que han persistido en las escalas de tiempo evolucionarias, el mimetismo de cultivo puede también ser observado. En tales circunstancias, la evolución ocurre en las especies de malezas, por medio de la cual la selección causa que el fenotipo de la maleza (la forma mimética) funcionalmente modele al cultivo (el modelo), de forma que el agente de selección (el operador, el hombre) sea incapaz de discriminar efectivamente entre el modelo y la forma mimética. Para que el mimetismo sea probado debe haber una evidencia real que demuestre la evolución ocurrida en las especies de malezas hacia formas similares de la planta cultivable. El mijo perla se cruza libremente con sus progenitores silvestres *Pennisetum violaceum* (Lam.) L. Rich. y *P. fallax* (Fig. 2 De Not.) Stapf & C.E. Hubbard produciendo híbridos fértiles de malezas llamados "shibra". Estas malezas con formas miméticas escapan del desyerbe durante las operaciones de control, debido a su gran similitud con la planta cultivable, lo que le permite persistir después de la cosecha y "así extender la modificación del genoma del cereal" (de Wet 1987). Al momento de la cosecha, las panículas de shibra desprenden sus semillas que regresan al suelo. Harlan (1982) ha sugerido la posibilidad que el desyerbe manual sea el causante de selección del mimetismo vegetativo de *Echinochloa crus-galli* var. *oryzicola* (Vasig.) Ohwi en el arroz.

Asociaciones íntimas entre la planta cultivable y la maleza al momento de la cosecha en su ciclo de vida han provocado también la evolución del mimetismo de las semillas de cultivo. Las técnicas tradicionales para la cosecha y la limpieza de semillas de lino en Asia central incluyen el trillado y la separación, donde las semillas de la especie indeseable se separan con ayuda de un conducto con ventilador. En un análisis destacado de la diferenciación ecotípica ocurrida en la primera mitad de este siglo, Sinskaia y Beztuzheva (1930) comunicaron que la población de *Camelina sativa* L., especie anual de maleza del lino, adoptó formas de mimetismo de cultivares de lino asociados en términos de tamaño y forma de sus semillas. El proceso de ventilación de la mezcla de semillas, antes de ser utilizadas para siembra, resultó en la selección de semillas de *Camelina* que poseen propiedades aéro-dinámicas similares a aquellas del lino. La co-evolución del cultivo y la maleza fue confirmada cuando se demostró experimentalmente que los rasgos que subrayaban las características del proceso de ventilación (el área de la superficie de la semilla y su peso) eran hereditarias y respondían a la selección. Una especialización similar ha sido comunicada por Sinskaia (1930) en estudios de *Brassica campestris* L. y la maleza mostaza (híbridos de *B. campestris* y *B. nigra*). Es algo inconcebible que otros ejemplos de co-evolución permanezcan hasta hoy sin descubrir en los sistemas agrícolas existentes.

Un ejemplo clásico de diferenciación de especies - o sea cambio genético en un taxón y la evolución de una especie, favoreciendo su crecimiento en habitats perturbados - lo es *Ageratum conyzoides* L. Esta Asteraceae es una especie anual que ha escapado del

Neotrópico y se ha convertido en una maleza muy común de las zonas cálidas del mundo. Los estudios indican que *A. conyzoides* es un producto de la evolución, a través de la poliploidía, de otra especie estrechamente relacionada, *A. microcarpum* (Baker 1974). La Tabla 2 compara algunas características de la vida histórica de ambas especies. El hábito anual/efímero de *A. conyzoides* está asociado con su considerable plasticidad de su forma de crecimiento y rapidez en alcanzar la floración. Por consiguiente, plantas individuales pueden lograr la madurez reproductiva rápidamente en una amplia variedad de habitats perturbados, con producciones de semillas variables con la calidad del habitat. A pesar que la pasada selección normalmente condujo a la evolución de una especie predispuesta a convertirse en maleza en un medio perturbado, no existe evidencia que *A. conyzoides* haya evolucionado como una consecuencia de la presión de selección específica originada por la agricultura.

Tabla 2. Comparación de las características de dos especies de *Ageratum* estrechamente relacionadas. (Según Baker 1965).

Carácter	<i>Ageratum microcarpum</i>	<i>Ageratum conyzoides</i>
Ciclo de vida	Perenne	Efímera/anual
Forma de crecimiento	Poca plasticidad	Extrema plasticidad
Condiciones de floración	Floración lenta	Floración rápida
	Baja temperatura nocturna	
Genoma	Diploide	Ninguna
Categoría	No es maleza	Tetraploide
		Maleza

LA ECOLOGIA DE LAS MALEZAS

La discusión anterior ha hecho considerable énfasis en un enfoque funcional para la clasificación de las malezas. Desde un punto de vista ecológico, cualquier análisis de una especie de maleza debe evaluar el papel relativo de las características de su vida histórica individual en la biología de la especie que permite el aumento en tamaño de las poblaciones de malezas. La Figura 1 muestra un marco de trabajo conceptual para el análisis del efecto del cultivo continuado de un área sobre una especie de maleza anual imaginaria que se reproduce exclusivamente por sus semillas. El tamaño de la población de malezas puede ser evaluado en puntos consecutivos del ciclo de vida, abarcando una generación sencilla de crecimiento. Para desarrollar este ejemplo, se tomaría el conteo del total de semillas producidas, después de la cosecha, por unidad de volumen del suelo. El cociente del tamaño de la población de malezas al tiempo $t+1$ en el tiempo t mide la proporción de cada generación de cambio del tamaño de la población neta. Contribuciones a la proporción de cambio suelen derivarse de la persistencia de las semillas latentes en el suelo y de la reproducción de las plantas maduras. Durante una generación de crecimiento de malezas, las prácticas agrícolas imponen perturbaciones sobre el habitat que variadamente puede promover o inhibir los cambios en el tamaño de la población de malezas. Así, la prolongación del período de barbecho puede determinar la extensión de las pérdidas debidas a causas naturales entre

cultivos sucesivos; los aspectos de manejo agrícola (p.ej. fertilizantes) pueden aumentar la sobrevivencia de plántulas de malezas, mientras que las prácticas de control de malezas están destinadas a obtener el máximo de mortalidad de las mismas. Si el objetivo del manejo de malezas es la erradicación, será necesario asegurar que la proporción de cambio en el tamaño de la población de malezas sea menor que la unidad en sucesivas generaciones. Desde una perspectiva fitocéntrica, las consecuencias de estas perturbaciones pueden ser medidas mediante evaluaciones de la probabilidad de que un individuo (semilla/planta) sobrevivirá de una fase fenológica a la otra por su ciclo de vida y por la fecundidad de las plantas sobrevivientes hasta la madurez. Estas transiciones pueden ser representadas en diagramas del ciclo de vida, tal y como se ilustran en la Figura 2 para una maleza anual como *Avena fatua*. Los diagramas de ciclos de vida pueden ser contruidos de forma similar para especies perennes que se reproducen por rizomas o tubérculos y son inherentemente más complejos. Estos estadios de transición proporcionan una estructura conveniente para considerar el papel de características individuales en la biología de las malezas.

Persistencia en el suelo

Las especies de malezas terrestres persisten en el suelo en virtud de sus estructuras latentes, sean semillas u órganos vegetativos de propagación como rizomas, tubérculos y estolones. En infestaciones densas, los bancos de semillas o meristemos subterráneos, de los cuales las nuevas plantas se incorporan en las poblaciones adultas, pueden ser excepcionalmente grandes. Rao (1968) estimó que poblaciones de tubérculos de *Cyperus rotundus* L. del orden de 10,000,000 por hectárea eran posibles, mientras que Soerjani (1970) calculó que *Imperata cylindrica* puede anualmente producir seis toneladas de rizomas por hectárea. Típicamente los bancos de semillas de las malezas anuales en suelos cultivados contienen hasta 1000 - 10,000 semillas por m², mientras que en pastizales el límite superior de éste puede alcanzar hasta no menos de 1,000,000 por m².

Pérdidas en el banco de semillas pueden resultar de la germinación, pérdida de viabilidad *in situ* y depredación o ataque fungoso. Mientras que la longevidad de las semillas de algunas especies de malezas en el suelo se estima que es considerable (p.ej. al menos 20 años en *Striga*), muchos estudios han mostrado que hay un riesgo constante de mortalidad de las semillas enterradas en el suelo, por lo que la sobrevivencia de las semillas viables enterradas puede ser convenientemente descrita como la vida media (el tiempo tomado para la declinación de la población a la mitad, es semejante a la decadencia radioactiva). Una investigación meticulosa (Roberts y Dawkins 1967; Roberts y Feast 1973), que abarcó el efecto el entierro y desentierro de las semillas, mostró que la vida media, en muchas especies, es específica y variable con la profundidad de la incorporación al suelo, con tendencia a aumentar con la profundidad de incorporación y a disminuir con el aumento de la frecuencia de las labores de cultivo en el suelo. De un examen de quince especies de malezas comunes en campos de cultivo de Nigeria, Marks y Nwachuku (1986) concluyeron que las semillas de especies de malezas tropicales pueden tener mucha menor longevidad que las de clima templado. La información y datos al respecto es aún escasa. Once de las quince especies exhibieron vidas medias inferiores a 8 meses y la mayoría de las poblaciones de semillas en el banco de suelo fueron severamente reducidas después de dos años. El examen del destino de las semillas enterradas sugirió que las pérdidas eran debidas principalmente a muerte *in situ* de las

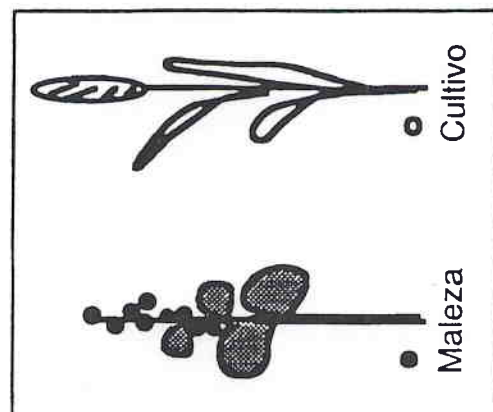
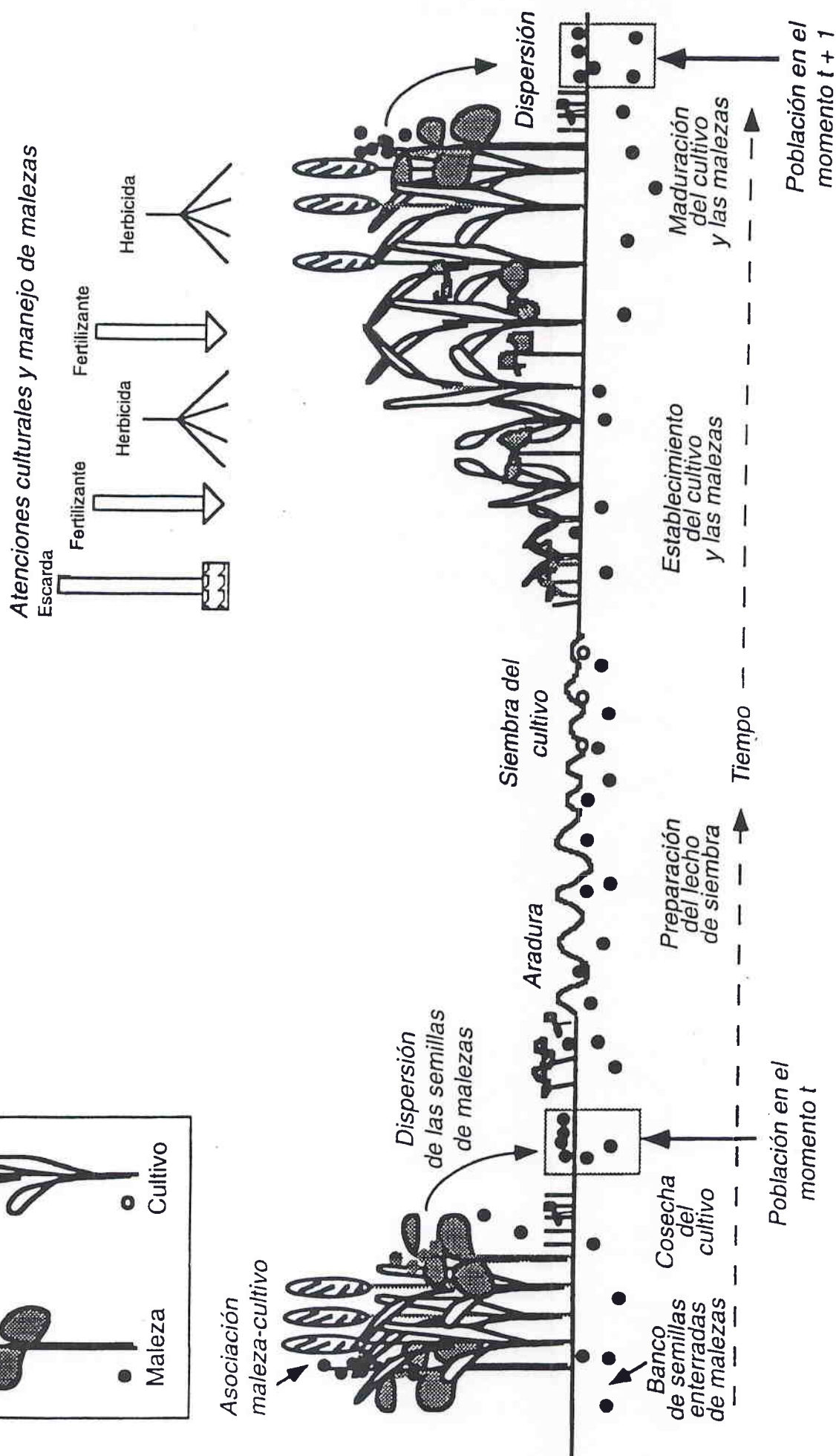


Figura 1. Un ciclo de vida idealizado en una asociación maleza-cultivo (según Cousens y Mortimer, 1993). Vea el texto por detalles.



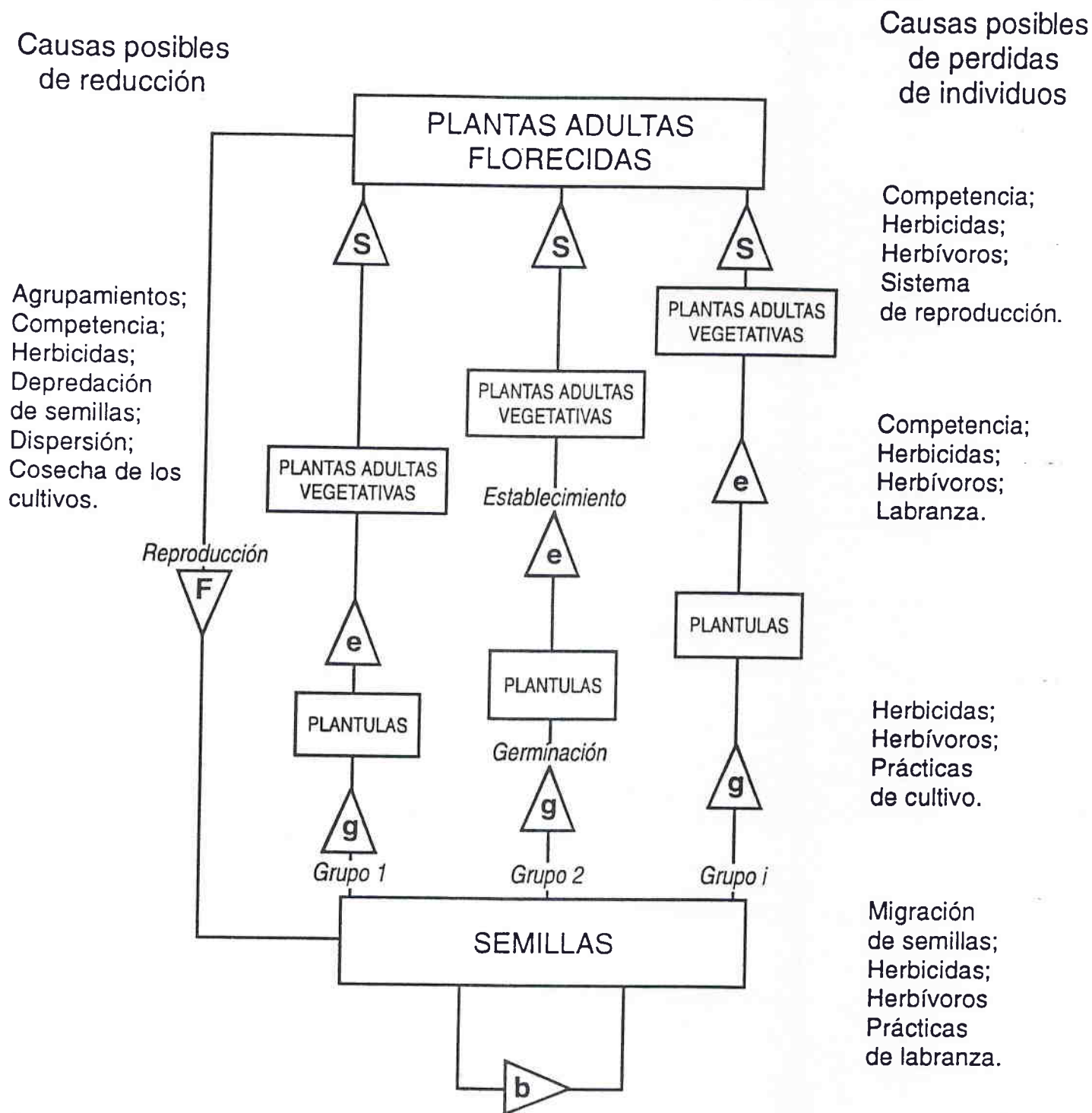


Figura 2. Diagrama del ciclo de vida de una especie teórica de maleza, reproduciéndose por semillas desde un banco persistente de semillas. Las probabilidades de transición **b**, **g**, **e** y **s** son las fracciones (rango 0 - 1) de individuos que pasan de un estadio a otro o permanecen en el banco de semillas. **F** es la producción de semillas de una planta adulta individual. Arbitrariamente, los grupos (1...i) de plantas están representadas surgiendo del banco de semillas, pero se asume que todas las plantas florecen simultáneamente. Se indican algunos posibles factores que afectan la mortalidad y la fecundidad.

semillas latentes. Tan alta proporción de reducción claramente indica los méritos de los períodos de barbecho como técnica de control de malezas en la agricultura.

Por el contrario de las poblaciones de semillas enterradas, la longevidad de los bancos de meristemos de órganos subterráneos de las malezas (tubérculos, rizomas, estolones) puede ser considerable, particularmente donde la dominancia apical suele suprimir el desarrollo de las yemas laterales o adventíceas. La persistencia de las yemas latentes es muy dependiente del destino de los órganos aéreos de la propia planta. Labores regulares de cultivo, que fraccionan las plantas perennes, pueden hacer liberar yemas de su latencia interna y luego servir para agotar los bancos de yemas.

Los tubérculos de *Cyperus esculentus* se inician cuando los rizomas comienzan a engrosarse, pudiendo portar, según el ecotipo, de 3 a 7 yemas latentes por tubérculo. La longevidad de los tubérculos libres es dependiente del destino de las yemas, mientras que la eliminación continua de los tallos (yemas en brotación) puede romper sucesivamente la latencia de todas las yemas en una secuencia acropétala a lo largo del tubérculo (Bendixen 1973). Stoller y Wax (1973) mantuvieron estéril la superficie del suelo, en parcelas experimentales, a través de la escarda de todos los tallos emergentes de *C. esculentus* y establecieron que los tubérculos enterrados a 100 mm de profundidad tenían una vida media de 4.4 meses y una longevidad aumentada (vida media de 5.8 meses) a 200 mm de profundidad. En suelo deliberadamente mantenido seco, Lapham (1985) determinó una vida media de aproximadamente 22 meses, sugiriendo que el 10% de la población permanecería viable por 6 años.

Germinación de las semillas y ruptura de yemas

La habilidad de desplegar una germinación discontinua es una característica bien conocida de muchas (pero no de todas) especies de malezas. Emergencias de plántulas de forma episódica de un banco persistente de propágulos es una característica de la historia de vida que puede conferir una ventaja reproductiva en habitats impredecibles para así maximizar la posibilidad de fructificar de plantas adultas.

La posesión de los mecanismos de latencia por las semillas confiere dos oportunidades ecológicas importantes a las especies de malezas. La primera es la habilidad de resistir períodos de condiciones adversas y la segunda es la sincronización de estadios resistentes y no-resistentes con apropiadas condiciones ambientales para maximizar la probabilidad de establecimiento de las plántulas. Estratégicamente, la latencia puede ser predictiva o respondida. La latencia predictiva de las semillas en las malezas está generalmente referida a la latencia innata (Harper 1959) y refleja la adaptación a ambientes estacionales esperados, o sea semillas que entran adelantadamente en latencia en condiciones adversas. Por el contrario, la latencia respondida de las semillas (forzada o inducida) refleja una respuesta a las condiciones adversas e inevitablemente propicia bancos de semillas persistentes, opuestos a los transitorios (Grime 1989).

De estar presente, la latencia innata es la condición de la semilla al momento de su dispersión a partir de la planta madre. Los mecanismos que confieren latencia innata en las especies de malezas son extremadamente variables: ellos pueden ser mecánicos (coberturas duras de las semillas), química (liberación de inhibidores de la germinación) o que involucren procesos bioquímicos internos. En climas estacionarios, el cambio de la temperatura puede actuar como indicación del término de la latencia en los lotes de

semillas frescas. Las especies que germinan en otoño pueden reaccionar a las altas temperaturas del verano, mientras que en las especies que germinan en primavera, la latencia se rompe por la gradual elevación de las temperaturas del suelo en primavera. Los requisitos de "post-maduración" son comunes en muchas malezas y muchas veces abarcan regímenes térmicos precisos en el orden cualitativo y cuantitativo que se deben experimentar antes de la germinación. En *Sorghum halepense* (L.) Pers., Benech Arnold *et al.* (1990) han eficientemente mostrado que la latencia de las semillas recientemente esparcidas puede ser interrumpida por ciclos fluctuantes de temperatura. Ciclos repetidos fueron aditivos en sus efectos, y cada ciclo propició una nueva proporción de semillas en germinación. En estas especies, el tiempo cumulativo térmico es un control importante de la ruptura gradual de la latencia innata, lo que propicia liberaciones sucesivas de grupos de plántulas.

Las semillas que se hallan en latencia forzada son aquéllas que no germinan por la ausencia de condiciones ambientales apropiadas. Este estado de latencia difiere de aquél de la latencia inducida, en la cual la consecuencia de exposición a los estímulos induce latencia que puede sólo romperse por la recepción de un segundo grupo de estímulos. Está más allá de este Capítulo discutir los varios mecanismos involucrados (ver reseñas de Taylorson y Hendricks 1977; Karssen 1980/81; Baskin y Baskin 1989), pero es notable que las poblaciones de semillas de malezas exhiban un flujo entre los estados de la latencia forzada y la inducida, controladas por interacciones de los factores abióticos del ambiente del suelo. Por ejemplo, los cambios de la temperatura del suelo y la humedad, el fotoperíodo y los rayos rojos/infrarrojos han sido implicados en el control del flujo de la latencia.

La variabilidad en los requisitos de la germinación son evidentes también en lotes de semillas de una planta individual y son claramente adaptables a condiciones impredecibles del ambiente. Los polimorfismos somáticos en el comportamiento de la semilla al nivel fisiológico pueden ser también observados morfológicamente (causas de diferencias del tamaño y color de la semilla en *Chenopodium album* L.). El estado de latencia diferencial puede igualmente estar asociado con la ubicación de la semilla en la infrutescencia (Harper *et al.* 1970).

Aunque poco estudiado, hay evidencia que el grado y patrón de la dominancia apical de la yema en los rizomas y estolones de las malezas perennes pueden variar como respuesta a las condiciones del ambiente. En *Paspalum distichum* L., una gramínea perenne de tierras bajas, la dominancia de la yema y la regeneración aérea está afectada por el grado de separación o liberación de miembros individuales de un clon o planta madre, el destino ulterior de las yemas apicales y su exposición a bajas temperaturas. La regeneración de la parte aérea es promovida tanto por las temperaturas bajas como por su fraccionamiento, lo que es dependiente del tamaño de la parte fraccionada o liberada (Hsiao y Huang 1989). Estas observaciones sugieren que mecanismos de carácter interno moderan la magnitud de la respuesta a las condiciones de invernización en términos de ruptura primaveral de la yema y en relación al número de yemas en la planta madre.

Sobrevivencia de plántulas y crecimiento

Los patrones de germinación pueden resultar en generaciones discretas de emergencia de plántulas o, como sucede frecuentemente en el caso de la emergencia de plántulas,

semillas frescas. Las especies que germinan en otoño pueden reaccionar a las altas temperaturas del verano, mientras que en las especies que germinan en primavera, la latencia se rompe por la gradual elevación de las temperaturas del suelo en primavera. Los requisitos de "post-maduración" son comunes en muchas malezas y muchas veces abarcan regímenes térmicos precisos en el orden cualitativo y cuantitativo que se deben experimentar antes de la germinación. En *Sorghum halepense* (L.) Pers., Benech Arnold *et al.* (1990) han eficientemente mostrado que la latencia de las semillas recientemente esparcidas puede ser interrumpida por ciclos fluctuantes de temperatura. Ciclos repetidos fueron aditivos en sus efectos, y cada ciclo propició una nueva proporción de semillas en germinación. En estas especies, el tiempo acumulativo térmico es un control importante de la ruptura gradual de la latencia innata, lo que propicia liberaciones sucesivas de grupos de plántulas.

Las semillas que se hallan en latencia forzada son aquéllas que no germinan por la ausencia de condiciones ambientales apropiadas. Este estado de latencia difiere de aquél de la latencia inducida, en la cual la consecuencia de exposición a los estímulos induce latencia que puede sólo romperse por la recepción de un segundo grupo de estímulos. Está más allá de este Capítulo discutir los varios mecanismos involucrados (ver reseñas de Taylorson y Hendricks 1977; Karssen 1980/81; Baskin y Baskin 1989), pero es notable que las poblaciones de semillas de malezas exhiban un flujo entre los estados de la latencia forzada y la inducida, controladas por interacciones de los factores abióticos del ambiente del suelo. Por ejemplo, los cambios de la temperatura del suelo y la humedad, el fotoperíodo y los rayos rojos/infrarrojos han sido implicados en el control del flujo de la latencia.

La variabilidad en los requisitos de la germinación son evidentes también en lotes de semillas de una planta individual y son claramente adaptables a condiciones impredecibles del ambiente. Los polimorfismos somáticos en el comportamiento de la semilla al nivel fisiológico pueden ser también observados morfológicamente (causas de diferencias del tamaño y color de la semilla en *Chenopodium album* L.). El estado de latencia diferencial puede igualmente estar asociado con la ubicación de la semilla en la infrutescencia (Harper *et al.* 1970).

Aunque poco estudiado, hay evidencia que el grado y patrón de la dominancia apical de la yema en los rizomas y estolones de las malezas perennes pueden variar como respuesta a las condiciones del ambiente. En *Paspalum distichum* L., una gramínea perenne de tierras bajas, la dominancia de la yema y la regeneración aérea está afectada por el grado de separación o liberación de miembros individuales de un clon o planta madre, el destino ulterior de las yemas apicales y su exposición a bajas temperaturas. La regeneración de la parte aérea es promovida tanto por las temperaturas bajas como por su fraccionamiento, lo que es dependiente del tamaño de la parte fraccionada o liberada (Hsiao y Huang 1989). Estas observaciones sugieren que mecanismos de carácter interno moderan la magnitud de la respuesta a las condiciones de invernización en términos de ruptura primaveral de la yema y en relación al número de yemas en la planta madre.

Sobrevivencia de plántulas y crecimiento

Los patrones de germinación pueden resultar en generaciones discretas de emergencia de plántulas o, como sucede frecuentemente en el caso de la emergencia de plántulas,

en grupos en un período extenso de tiempo. Las oportunidades de sobrevivencia hasta la floración puede estar relacionada con el momento de emergencia en respuesta al clima, así como a las prácticas de manejo de malezas. *Avena fatua* tiene más alto riesgo de mortalidad natural de sus plántulas emergidas en otoño, debido a las condiciones de invernización, que las que emergen en primavera. Los análisis críticos comparativos de los grados de crecimiento relativo de las malezas y los cultivos son relativamente pocos, muchas veces difíciles de interpretar debido a variaciones en las condiciones experimentales. Aunque un crecimiento rápido en el estadio vegetativo es de esperar en las especies de malezas, no se debe suponer que las malezas puedan uniformemente acumular la biomasa o el área foliar a ritmos más rápidos que los cultivos a los que se asocian. Por ejemplo, Cousens *et al.* (1991) han mostrado que el grado de crecimiento de la parte aérea del trigo y la cebada es muy superior al de *A. fatua*, aunque esta dominancia se revierte en estadios posteriores de desarrollo.

El tiempo requerido para alcanzar la madurez reproductiva en las malezas varia considerablemente y puede ser similar al tiempo del cultivo acompañante o ser considerablemente más corto. En los trópicos, los ciclos de vida de las malezas pueden ser extremadamente cortos. *Echinochloa colona* (L.) Link, *Setaria verticillata* (L.) P. Beauv. y *Dactyloctenium aegyptium* (L.) Willd. pueden llegar a la floración en 30 - 45 días, mientras que *Rottboellia cochinchinensis* puede producir semillas maduras a los 50 días de iniciado su ciclo (Fisher *et al.* 1985). Ciclos de vida similares, de corta duración, pueden observarse en malezas de latitudes templadas (p.ej. *Capsella bursa-pastoris* L.), pero las malezas de gran daño económico tienden a tener un extenso período de crecimiento, alcanzando no menos de 6 meses.

Producción de semillas

Una característica de muchas plantas, pero especialmente de las especies indeseables, es la capacidad para el ajuste fenotípico en los caracteres morfológicos y las respuestas fisiológicas bajo diferentes condiciones del medio. La consecuencia de esta plasticidad es notablemente evidente en la producción de semillas. La Tabla 3 ilustra el rango superior de producción de semillas de algunas especies indeseables sobre la base de producción por planta en condiciones casi ideales. Si bien estos datos destacan el potencial de una prodigiosa fertilidad de las malezas, no menos importante es el hecho que la producción de semillas es alométricamente relacionado al tamaño de la planta, aparte que plantas con una biomasa muy reducida pueden reproducirse exitosamente. De esta forma, las plantas, que se desarrollan en condiciones adversas o emergen dentro de coberturas de follaje densos de plantas cultivables competitivas, pueden dar lugar a progenies de futuras poblaciones. Especies individuales de malezas son reseñadas posteriormente en este volumen. Aunque el rango y extensión de la plasticidad son menos conocidos, observaciones similares pueden tener lugar en el contexto de las estructuras asexuales que sirven para la perpetuación de las especies perennes.

Tabla 3. Rangos máximos productivos en malezas gramíneas (según Mailett, 1991).

Especie	Producción de semillas por planta
<i>Avena fatua</i>	1000 - 3000
<i>Dactyloctenium</i> <i>aegyptium</i>	hasta 66,000
<i>Echinochloa colona</i>	3000 - 6000
<i>Eleusine indica</i>	hasta 4000
<i>Rottboellia</i> <i>cochinchinensis</i>	hasta 2000

ECOLOGIA POBLACIONAL Y MANEJO DE MALEZAS

La Figura 2 ilustra el enfoque que los ecologistas de poblaciones han tomado para el análisis de los efectos de las prácticas de manejo de malezas sobre la abundancia de éstas. El objetivo de este enfoque es investigar la magnitud relativa de los factores reguladores del tamaño de la población de malezas. El conocimiento de como estos factores interaccionan, sean **naturales o manejados por el hombre**, ayuda a evaluar las prácticas alternativas de control de malezas a largo y corto plazos, y a también definir el papel particular de los rasgos biológicos de especies individuales de malezas. Para la mayoría de las especies de malezas es insuficiente la investigación realizada en materia de dinámicas del ciclo completo de las miasmas, bajo la influencia de un rango variado de regímenes de manejo. Lo más común ha sido que los esfuerzos de investigación se hayan dirigido sobre estadios particulares del ciclo de una maleza en función de la influencia de tecnologías de control dentro del manejo agrícola o en función de un enfoque ya aceptado. Si el objetivo es lograr el manejo integrado de malezas, incluyendo el control biológico, todas las fases del ciclo de vida de una especie de maleza deben ser consideradas.

Como las malezas, que se establecen rápidamente con el cultivo, son regularmente fuertes competidoras y reducen el rendimiento de éste, los agrónomos han siempre favorecido las prácticas profilácticas de control de las mismas consistentes en la preparación de un terreno cultivable limpio. Las prácticas de labranza sirven para destruir las malezas existentes y ubicar sus semillas a profundidades del suelo que eviten su emergencia posterior. La fracción de las semillas que logra germinar del banco de semillas de malezas existente en el suelo y que establece sus plántulas exitosamente es por lo general una pequeña parte (1 -10%) del total de especies disponible en dicho banco incorporado de semillas. En algunas especies como *Bromus* spp. y *Agrostemma githago* L. sucede todo lo contrario y las poblaciones anualmente se renuevan dentro del banco transitorio de semillas. En el caso de estas especies, la inversión del suelo con la labranza profunda puede ubicar las semillas a profundidades del mismo que imposibilitan la emergencia, lo que reduce rápidamente sus poblaciones. Por consiguiente, las prácticas de labranza pueden ocasionar una considerable mortalidad de

la población de semillas y la flora de malezas puede rápidamente responder a estos cambios de prácticas de labranza (Forcella y Lindstrom 1988).

La probabilidad de sobrevivencia hasta la madurez y la producción de semillas de las malezas es dependiente de la habilidad competitiva de la planta cultivable y de la eficacia de las prácticas de control de malezas. La mortalidad de las malezas establecidas puede ser sustancial ($> 80\%$) dependiendo de la planta cultivable que las acompaña (Lotz *et al.* 1991). Los herbicidas selectivos pueden provocar altos niveles de mortalidad, pero con frecuencia las dosis a utilizar y el momento de aplicación requieren atención precisa, particularmente cuando se aplican tratamientos de post-emergencia. La variación en la edad/estadio de crecimiento dentro de plantas individuales de las poblaciones de malezas y el clima pueden ser factores que hagan impredecible el resultado del control químico. Por la poca evidencia existente, es probable que la competencia de la planta cultivable y los herbicidas frecuentemente actúen de forma sinérgica, al causar la mortalidad de las malezas y reducir el número de plantas sobrevivientes.

La producción de semillas y yemas constituye la fase multiplicativa en el ciclo de vida de las plantas. La regulación de esta generación reproductiva es producto natural de la competencia intra e interespecífica dentro de la comunidad de malezas en el cultivo, y de las pérdidas que ocurren durante y después de la cosecha. Los estudios de la competencia malezas-planta cultivable sugieren que la producción de semillas por planta de muchas malezas de terrenos cultivados puede ser dependiente de la densidad sobre un rango de 1 - 100 plantas adultas por metro cuadrado. Las pérdidas de semillas, al momento de la cosecha, pueden derivarse de la eliminación de las malezas mediante la cosecha del cultivo con cosechadoras combinadas combinadas, lo que resulta en disminuciones significativas de semillas (hasta 40 % de la producción de semillas, Howard *et al.* 1991) en especies que no se diseminan antes de la cosecha.

En algunas malezas importantes, se han utilizado modelos para estimar las tasas de su crecimiento a partir de infestaciones de una sola especie en los cultivos (p.ej. Lapham *et al.* 1985) y para simular las consecuencias de los cambios de probabilidades de transición que podrían derivarse de la práctica alternativa de métodos de control. Además, estos modelos han sido ubicados en un contexto económico para intentar predecir las estrategias económicamente efectivas de control a largo plazo (Lapham 1987; Cousens *et al.* 1986). Este enfoque ha tenido el mérito de estar dirigido a niveles de umbrales de control más seguros a largo plazo, los que son necesarios para detener las infestaciones de malezas. Sin embargo, estos estudios aún están en su infancia, debido a la ausencia de conocimientos de las variaciones probables que puedan ocurrir en las dinámicas y la regulación de las poblaciones de malezas (Cousens 1987).

Lo planteado induce a suponer que las especies de malezas posean características morfológicas que facilitan la dispersión de sus semillas a distancias considerables. Los estudios ecológicos de la dispersión de las malezas sugiere todo lo contrario, ya que la mayoría de las semillas de éstas se ubican en espacios muy próximos a la planta progenitora. Esto no niega que las características morfológicas (aristas, tricomas, etc.) no contribuyan a la dispersión de los propágulos por otros vectores, tales como aves y la maquinaria agrícola. El mayor vector en la reciente diseminación de mijo silvestre *Panicum miliaceum* L. en las haciendas agrícolas de Canadá se entiende que es la cosechadora combinada (Cavers y Bough 1985). La dispersión de las malezas es, sin

embargo, el fenómeno menos comprendido y probablemente el más atractivo para comentarios o anécdotas.

CONCLUSION

Esta introducción a la biología de las malezas debe ser considerada como no convencional en el sentido que la misma lleva un enfoque predominantemente ecológico. Las generalizaciones con respecto a las malezas son notoriamente difíciles, ya que mientras las comparaciones autecológicas de los rasgos de las especies le confieren la categoría de malezas en primera instancia, la demostración de cualquier afirmación puede sólo llegar con los resultados de los estudios de la ecología poblacional de las especies en su totalidad. Los grupos de especies de malezas persistentes representan los estadios secundarios de sucesión en el desarrollo de la vegetación, conducidos por la acción del hombre. Como tal, ellos son inestables y dinámicos. En la actualidad, las necesidades apremiantes de aumentar rápidamente la producción de alimentos a nivel mundial exige la comprensión de las dinámicas de las malezas al nivel de especie y de comunidad, para así lograr la habilidad de pronosticar las infestaciones de malezas. Cuando esto se logre, el manejo integrado de malezas será una realidad (Mortimer 1984).

REFERENCIAS

- Baker H.G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. In H.G. Baker and G.L. Stebbins (Eds.). *The Genetics of Colonising Species*. Academic Press, Nueva York, pp 147-172.
- Baker H.G. 1974. The evolution of weeds. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 51:1-24.
- Baskin J.M. y C.C. Baskin 1989. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. En M.A. Leck, V.T. Parker y R.L. Simpson (Eds.) *Ecology of Soil Seed Banks* pp 53-66. Academic Press.
- Bendixen L.E. 1973. Anatomy and sprouting of yellow nutsedge tubers. *Weed Science* 21:501-503.
- Benech Arnold R.L., C.M. Ghersa, R.A. Sanchez y P. Iusaushi 1990. Temperature effects on dormancy release and germination rate in *Sorghum halepense* (L.) Pers. seeds: a quantitative analysis. *Weed Research* 30:81-9.
- Cavers P.B. y M.A. Bough 1985. Proso millet (*Panicum miliaceum* L.) : a crop and a weed. In: J. White. *Studies on plant demography: Festschrift for John L. Harper*. Academic Press, pp 143-155.
- Cousens R. D. 1987. Theory and reality of weed control thresholds. *Plant Protection Quarterly* 2:13-20.
- Cousens R.D., C.J. Doyle, B.J. Wilson y G.W. Cussans 1986. Modelling the economics of controlling *Avena fatua* in winter wheat. *Pesticide Science* 17:1-12.
- Cousens R.D. y A.M. Mortimer 1993. *Weed population dynamics*. Chapman and Hall, en imprenta.
- Cousens R.D., S.E. Weaver, T.D. Martin, A.M. Blair y B.J. Wilson 1991. Dynamics of competition between wild oats (*Avena fatua* L.) and winter cereals. *Weed Research* 31:203-210.
- De Wet J.M.J. 1987. Pearl millet (*Pennisetum glaucum*) in Africa and in India.

- Proceedings of the International Pearl Millet Workshop*. pp 3-4. ICRISAT, Patancheru, India.
- Donald W.W. y A.G. Ogg 1991. Biology and control of jointed goatgrass (*Aegilops cylindrica*), a review. *Weed Technology* 5:3-17.
- Fletcher W.W. 1983. Introduction. In: W.W. Fletcher (ed.) *Recent Advances in Weed Research* pp 1-2. Commonwealth Agricultural Bureaux, Slough. R.U.
- Fisher H.H., F. Lopez, L. Margate, P. Elliott y L. Burrill 1985. Problems in control of *Rottboellia exaltata* in maize in Bukidnon province, Mindanao, Filipinas. *Weed Research* 25:93-102.
- Forcella F. y M.J. Lindstrom 1988. Weed seed populations in ridge and conventional tillage. *Weed Science* 36:500-503.
- Fryer J. D. 1979. Key factors affecting important weed problems and their control. *European Weed Research Society Symposium The influence of different factors on the development and control of weeds* 1:13-24.
- Grime J.P. 1989. Seed banks in ecological perspective. En: M.A. Leck, V.T. Parker and R.L. Simpson (Eds.) *Ecology of Soil Seed Banks* pp xv-xxii. Academic Press.
- Harlan J.R. 1982. Relationships between weed and crops. In: W. Holzner and N. Numata (Eds.), *Biology and Ecology of Weeds*. pp 91-96. Dr. W. Junk Publishers, La Haya.
- Harper J.L. 1959. The ecological significance of dormancy and its importance in weed control. *Proceedings, 4th International Conference Crop Protection* pp 415-520.
- Harper J.L., P.H. Lovell y K.G. Moore 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 1:327-356.
- Hidalgo B., M. Saavedra y L. Garcia-Torres 1990. Weed flora of dryland crops in the Cordoba region (Spain). *Weed Research* 30:309-318.
- Holm L.G., D.L. Plucknett, J.V. Pancho y J.P. Herberger 1977. *The World's Worst Weeds, distribution and biology*. 609 pp The University Press of Hawaii, Honolulu.
- Howard C.L., A.M. Mortimer, P.D. Putwain, R.D. Cousens y G.W. Cussans 1991. The dispersal of weeds - seed movement in arable agriculture. *Brighton Crop Protection Conference - Weeds* 2:821-828.
- Hsiao A.I. y W.Z. Huang 1989. Apical dominance in the shoot and its possible role in the survival of *Paspalum distichum* L. *Weed Research* 29:327-334.
- Karssen C.M. 1980/81. Environmental conditions and endogenous mechanisms involved in secondary dormancy of seeds. *Israel Journal of Botany* 29:45-64.
- Lapham J. 1985. *The population dynamics of the weed Cyperus esculentus* L.. Ph. D. thesis, University of Reading. 264 pp.
- Lapham J. 1987. Population dynamics and competitive effects of *Cyperus esculentus* (yellow nutsedge) - prediction of cost-effective control strategies. *British Crop Protection Conference - Weeds* 3:1043-1050.
- Lapham J., D.S.H. Drennan y L. Francis 1985. Population dynamics of *Cyperus esculentus* L. (yellow nutsedge) in Zimbabwe. *British Crop Protection Conference - Weeds* 1:395-402.
- Lockhart J.A.R., A. Samuel y M.P. Greaves 1990. The evolution of weed control in British agriculture. In: R.J. Hance y K. Holly (Eds.), *Weed Control Handbook : Principles*, pp 43-74. 8th edn. Blackwell Scientific Publications.
- Lotz L.A.P., R.M.W. Groenvelde, B. Habekott y H. van Oene 1991. Reduction of growth and reproduction of *Cyperus esculentus* by specific crops. *Weed Research* 31:153-160.
- Maillet J. 1991. Control of grassy weeds in tropical cereals. In: F.W.G. Baker and P.J. Terry (Eds.) *Tropical Grassy Weeds*, pp 112-143. C.A.B. International, Wallingford R.U.

- Marks M.K. y A.C. Nwachuku 1986. Seed bank characteristics in a group of tropical weeds. *Weed Research* 26:151-157.
- Mortimer A.M. 1984. Population ecology and weed science. En: R. Dirzo y J. Sarukhan (Eds.) *Perspectives on Plant Population Ecology*, pp 363-388. Sinauer Mass.
- Mortimer A. M. 1990. The biology of weeds. En: R.J. Hance y K. Holly (Eds.), *Weed control handbook: Principles*, pp 1-42, 8va edn. Blackwell Scientific Publications.
- Parker C. 1972. The *Mikania* problem. *Pest Articles and News Summaries* 18:312-315.
- Powles S. y P. Howat 1990. Herbicide-resistant weeds in Australia. *Weed Technology* 4:178-185.
- Rao J. 1968. Studies on the development of tubers in nutgrass and their starch content at different soil depths. *Madras Agricultural Journal* 55:19-23.
- Roberts H.A. y P.A. Dawkins 1967. Effect of cultivation on the numbers of viable weed seeds in the soil. *Weed Research* 7: 290- 301.
- Roberts H.A. y P.M. Feast 1973. Changes in the numbers of viable weed seeds in soil under different regimes. *Weed Research* 13:298-303.
- Rydrych D.J. 1983. Jointed goatgrass - a new weed invader. *Columbia Basin Agriculture Research Centre Special Report* 680:18-19.
- Saxena K.G y P.S. Ramakrishnan 1984. Herbaceous vegetation development and weed potential in slash and burn agriculture (jhum) in N.E. India. *Weed Research* 24:135 - 142.
- Sinskaia, E.N. 1930. The study of species in their dynamics and interrelation with different types of vegetation. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding* (Russian) 25:51-97.
- Sinskaia, E.N. y A.A. Beztuzheva 1930 The forms of *Camelina sativa* in connection with climate, flax and man. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding* (Ruso) 25:98-200.
- Soerjani M. 1970. Alang-alang, *Imperata cylindrica* (L.) Beauv., pattern of growth as related to its problem of control. *BIOTROP Bulletin* 1, Regional Centre for Tropical Biology, P.O. Box 17, Bogor, Indonesia.
- Stoller E.W. y L.M. Wax 1973. Yellow nutsedge shoot emergence and tuber longevity. *Weed Science* 21:76-81.
- Taylorson R.B. y S.B. Hendricks 1977. Dormancy in seeds. *Annual Reviews of Plant Physiology* 28:331-354.
- Swamy P.S. y P.S. Ramakrishnan 1987. Effect of fire on population dynamics of *Mikania micrantha* H.B.K. during early succession after slash and burn agriculture (jhum) in northeastern India. *Weed Research* 27:397-403.