

El control fotobiológico de malas hierbas: revisión de una técnica controvertida

A. Cirujeda*, A. Taberner**

* Unidad de Sanidad Vegetal. CITA. Avda. Montañana 930 50080 Zaragoza, España.
acirujeda@aragon.es

** Servei de Sanitat Vegetal. Unitat de Malherbologia Avda. Alcalde Rovira Roure 191, 25198 Lleida, España.

Resumen

En el presente trabajo se realiza una revisión bibliográfica sobre una técnica preventiva de reducción de la nascencia de las malas hierbas. Esta técnica ha producido resultados controvertidos debido a la abundancia de datos contradictorios en las investigaciones. El control fotobiológico consiste en sembrar y realizar otras labores en oscuridad, o bien tapando los aperos con lonas opacas, evitando que las semillas de las malas hierbas reciban el estímulo de luz necesario para germinar. En el presente trabajo se describen primero algunos aspectos de la teoría de esta técnica. Para ello, se ha revisado la fisiología de la dependencia de luz para germinar en las semillas de malas hierbas, se describe cómo esta necesidad varía según las circunstancias y se revisan las interacciones que existen entre diferentes estímulos ambientales. Respecto a la aplicación de dicha técnica, se revisan, en segundo lugar, trabajos realizados en campo (sobre todo en el norte de Europa) y se detallan las especies de las que se ha obtenido una reducción de la germinación. Finalmente, se llega a unas conclusiones sobre la posible viabilidad de este sistema preventivo, del que se recalca su irregular eficacia difícilmente controlable, ya que está relacionada con la variabilidad de la sensibilidad entre las especies, con la humedad del suelo y con el régimen de temperaturas o aspectos de la propia fisiología de las semillas.

Palabras clave: luz, germinación, prevención

Summary

The photocontrol of weeds: a review on a controversial technique

This work presents a bibliographical review of a preventive technique to avoid weed emergence. This technique has produced contradictory results in different research work and is thus a controversial method. The photocontrol consists in sowing and doing other labour at night or covering the tools with a light-proof cover, avoiding that weed seeds receive the necessary light stimulus for germination. Firstly some theoretical aspects are described about the physiology of light dependence of weed seed germination, which is not a constant need, and the interactions between different environmental stimuli concerning light dependence. The second part is a review on the field work conducted mainly in Northern Europe and describes the weed species, whose emergence was reduced. Finally, some conclusions concerning the possible viability of this preventive technique are expressed. The main problem seems to be the irregular efficacy, which is difficult to control as it is related to the different light sensitivity between weed species influenced by soil moisture, temperature regime and aspects of the own seed physiology.

Key words: light, germination, prevention

Introducción

La sensibilidad por el medio ambiente y la aspiración a emplear técnicas agronómicas más respetuosas con el mismo han ido aumentando en las últimas décadas. En protección de cultivos se aboga por el control integrado, es decir, el uso planificado de métodos físicos, químicos y biológicos para controlar especies o poblaciones determinadas de malas hierbas (Powles y Matthews, 1996; Hatcher y Melander, 2003) siendo el uso de productos químicos sólo una medida más. También en el caso de la producción ecológica es necesario combinar diferentes técnicas preventivas con otras de acción directa sobre las hierbas, siguiendo la teoría de emplear "muchos pequeños martillos", descrita por Liebmann y Gallandt (1997) que propone combinar numerosos métodos de baja eficacia. La técnica que se expone a continuación podría servir como un componente de un programa integrado de control de malas hierbas (Milberg *et al.*, 1996), siempre con la intención de ser utilizado como un método preventivo en combinación con métodos de control culturales, mecánicos o químicos (Gerhards *et al.*, 1997; Juroszek *et al.*, 2002).

Los efectos de la luz en la germinación de las semillas son conocidos desde hace mucho. Sin embargo, su utilización con fines agronómicos ha comenzado a ser investigada desde hace muy poco, siendo el primer trabajo publicado sobre el fotocontrol el realizado por el investigador alemán Hartmann en 1990.

El fundamento del control fotobiológico se concreta en preparar el lecho de siembra y en sembrar en oscuridad, para que aquellas semillas de especies no deseadas que son trasladadas por los aperos a la superficie del suelo, pero que vuelven a quedar enterradas posteriormente, no reciban los instantes suficientes de luz que desencadenan la ger-

minación y no germinen. No obstante, en la siembra nocturna (o diurna, tapando los aperos con lonas que no permitan el paso de la luz) no cabe esperar una inhibición completa de la germinación, ya que por una parte habrá semillas de especies insensibles a la luz que germinarán, y por otra siempre quedarán semillas en capas superiores del suelo que recibirán luz posteriormente y que podrán germinar (Hartmann y Nezadal, 1990). El objetivo es reducir parcialmente la nascencia de las especies fotosensibles, teniendo en cuenta que probablemente será necesario tomar las medidas de control pertinentes en postemergencia.

Desde los años 90 se vienen realizando ensayos en campo para determinar el potencial del control fotobiológico de malas hierbas. Estos ensayos básicamente se han realizado en países del Norte de Europa. El primer trabajo fue publicado por Hartmann y Nezadal (1990), exponiendo sus experiencias de 7 años en Alemania. Siguieron publicaciones de otros equipos en el mismo país (Kühbauch *et al.*, 1992; Klümper *et al.*, 1996; Juroszek *et al.*, 2002); Spiess (1995), Niemann y Biller (1996) y de otros países: Dierauer (1992) en Suiza, Ascard (1993) en Suecia, Adamiak y Adamiak (2003) en Polonia y Scopel *et al.* (1994) en EEUU. Se ampliaron los estudios en campo realizando el último laboreo y la siembra de día, pero cubriendo los aperos con lonas opacas. Ascard (1993 y 1994), Scopel *et al.* (1994), Gerhards *et al.* (1997) y Welsh (1999) observaron reducciones en la densidad de hierbas germinadas en este mismo tipo de ensayos. Estos últimos autores también ensayaron si era posible reforzar el efecto, alumbrando el espacio de trabajo de los aperos de laboreo con luz roja oscura. Estos trabajos han sido complementados por otros que estudian la fotosensibilidad de las diferentes especies en ensayos de laboratorio: Jensen (1995), Milberg *et al.* (1996), Buhler (1997), Hart-

mann *et al.* (1998), Hartmann *et al.* (2003). La mayoría de trabajos que se encuentran en la presente década son de revisión, resumiendo aspectos determinados de los numerosos ensayos realizados en la década anterior (p.ej. Juroszek, 2002 y Juroszek y Gerhards, 2004).

Aparte de la esperada reducción de nascencia de las hierbas no deseadas, otro objetivo en el manejo de la siembra o labores en oscuridad es el de reducir su capacidad competitiva respecto al cultivo (Rasmussen, 2000 y Rasmussen, 2002). Éste podría ser también un objetivo del control fotobiológico, ya que, entre otros, Jensen (1992), Kühbauch *et al.* (1992) y Ascard (1994) encontraron un retraso de la germinación de las malas hierbas en parcelas sembradas de noche, lo cual puede dar una ventaja competitiva a cultivos de rápido desarrollo.

A diferencia de las malas hierbas si el cultivo se siembra en oscuridad, germinará. El control fotobiológico se basa en la distinta fotosensibilidad que tienen las semillas de algunas especies arvenses respecto a la que tienen las semillas de plantas cultivadas. Esto se debe a que la mayoría de cultivos han sido seleccionados y mejorados para tener una latencia menos evidente y la mayoría de ellos germinan independientemente de la luz (Gerhards *et al.*, 1997).

Otra posible aplicación del conocimiento de la necesidad de luz para germinar en determinadas especies podría ser la de estimular la nascencia de malas hierbas en las labores previas, desarrollándolas a plena luz. Sólo la última labor y la siembra se realizarían de noche (Hartmann y Nezadal, 1990). Otros autores proponen estimular la emergencia añadiendo luz adicional y controlando las plantas germinadas (Scopel *et al.*, 1994).

La luz y la germinación

A los citados ensayos de campo cabe añadir toda una serie de publicaciones complementarias a los ensayos de campo que describen el efecto de la luz sobre la germinación de determinadas especies de plantas, siendo *Lactuca sativa* y *Arabidopsis thaliana* L. Heynh. las especies más estudiadas. Destacan, entre otros numerosos grupos, las aportaciones realizadas por el mismo equipo pionero alemán de la Universidad de Erlangen-Nürnberg (Hartmann, Mollwo, Tebbe y otros), las realizadas por el equipo de la Universidad de Buenos Aires (Argentina) compuesto por Casal, Sánchez, Ballaré, Botto y otros; el equipo de la Universidad de Wageningen (Holanda) compuesto por Derkx, Karssen, Vleeshouwers, Bowmeester y otros; y el equipo del Laboratorio de Fotopercepción y Transducción de Señales en Wako City (Japón) compuesto por Shinomura, Nagatani y otros.

Muchos autores describen la fotodependencia en numerosas especies denominadas fotoblásticas (por ejemplo Jensen, 1992; Ascard, 1994). No obstante, pronto se descubrió que esta necesidad de luz para germinar varía entre especies. Deonder *et al.* (1978) observaron como, de un total de 250 especies analizadas, el 40% mostraba una dependencia absoluta de la luz para germinar, un 24% tenía una dependencia parcial y el 36% reaccionaba indiferente frente a la presencia de la luz.

Los aspectos que pueden causar estas diferencias entre especies pueden ser múltiples. Por un lado, Ascard (1994) y Taiz y Zeiger (1994) encontraron una tendencia a mayor sensibilidad a la luz en semillas pequeñas frente a mayores, confirmada también por Milberg *et al.*, 2000, a pesar de que alguna especie de semilla pequeña, como *Matricaria perforata*, no siguió el mismo patrón (Ascard, 1994) y de que no se encontraron

diferencias en otros trabajos de los mismos autores analizando hasta 44 especies de semillas distintas (Milberg *et al.*, 1996).

La complejidad de la dependencia de la luz queda reflejada también en el hecho que puede variar entre poblaciones de una misma especie (Milberg *et al.*, 1996) e incluso entre distintas semillas de una misma población, como lo describieron para *Matricaria inodora* L. Hartmann *et al.* (1997). También hay unanimidad en las publicaciones acerca de la variación estacional de la sensibilidad a la luz. Así, Baskin *et al.* (2002) describen como *Papaver rhoeas* L. sólo responde a la presencia de luz si las semillas previamente embebidas han pasado por un período de altas temperaturas que haya roto la latencia fisiológica.

El sistema del fitocromo en las semillas

Se considera que la mayoría de respuestas a la luz en semillas se desarrollan a través del sistema del fitocromo (Ballaré *et al.*, 1992). Los fitocromos son una familia de proteínas necesarias para el desarrollo vegetal que son sensibles a la luz roja y al rojo lejano (Furuya, 1989, citado por Reed *et al.*, 1994). La existencia de al menos cinco genes diferentes codificando para el fitocromo en *Arabidopsis thaliana*, especie muy utilizada para estudios en este tema, lleva a suponer que los miembros de la familia juegan diferentes papeles en la fotoregulación de la germinación de semillas (Shinomura, 1997). Estos cinco tipos de fitocromo son denominados A, B, C, D y E. No obstante, no se conocen los detalles de comportamiento de todos ellos y el fitocromo A es el miembro mejor caracterizado de entre la familia de fitocromos en angiospermas (Casal *et al.*, 1997).

El fitocromo es un fotoreceptor con dos formas foto-interconvertibles: la forma con un

máximo de absorción en el rojo (Pr) y la forma con el máximo en el rojo lejano (Pfr):

↖ Luz roja (654 nm)

Pr ↔ Pfr

↗ Luz en el rojo lejano (730 nm)

La irradiación con luz de día convierte Pr en Pfr (Vleeshouers *et al.*, 1995). La fotoconversión de Pr hacia Pfr promueve diversos procesos fisiológicos en la planta, entre ellos la germinación. Al revés, la germinación es anulada frecuentemente tras una exposición a la luz en el rojo lejano (Botto *et al.*, 1996). Los espectros de absorción de ambas formas, no obstante, se solapan en ambas franjas. Esto provoca que tras una irradiación con luz roja sólo se encuentre hasta un 85% de la forma normalmente considerada activa Pfr y no más (Salisbury y Ross, 1992; Taiz y Zeiger, 1994). Tras una irradiación con luz roja lejana el fitocromo se revierte a la forma Pr y se puede encontrar hasta 97% de Pr (Taiz y Zeiger, 1994).

La germinación y otros procesos en la planta muestran tres modos diferentes de respuesta regulados por el fitocromo: (a) la respuesta a flujo muy bajo (very-low-fluence response o VLFR) caracterizada por su saturación a flujos y concentraciones de Pfr extremadamente bajas. En este caso no es posible la reversión mediante luz roja lejana, ya que ésta por sí sola establece suficiente Pfr para inducir una proporción elevada de las respuestas VLFR. (b) La respuesta a flujo bajo (low-fluence-response o LFR) es la considerada clásica. Este tipo de respuesta se satura con flujos medios de luz roja y es reversible por luz en el rojo lejano aplicada inmediatamente tras el pulso de luz roja. Finalmente (c) las reacciones a irradiación alta (high-irradiance reaction o HIR) que no siguen la ley de reciprocidad, requieren irradiaciones prolongadas e inhiben la germinación (Botto *et al.*, 1995).

El sistema del fitocromo se basa en la proporción de las dos formas en equilibrio en las que se puede encontrar dicho pigmento. Una VLFR típica ocurre con una relación Pfr/Pr menor que 0,1% y la LFR a partir de Pfr/Pr = 1% (a menudo 30%-85%) (Botto *et al.*, 1995).

Investigaciones con mutantes de *A. thaliana* carentes de fitocromo A y/o B han permitido realizar comparaciones con biotipos normales. En esta especie se ha encontrado que el fitocromo A induce la germinación tras una irradiación con luz de extremado bajo flujo y en un rango de longitudes amplio (desde ultravioleta, visible hasta rojo lejano, entre 300 y 780 nm) sin posibilidad de reversión correspondiendo a una VLFR. El fitocromo B, en cambio, actúa en la reacción foto-reversible clásica respondiendo a luz roja y roja lejana con niveles de flujo (LFR) cuatro veces superior al anterior (Shinomura *et al.*, 1996 y Shinomura, 1997).

Botto *et al.* (1995 y 1996) concluyeron que las VLFR son respuestas inductivas de las que se encarga el fitocromo A. En campo, este fitocromo sería, pues, capaz de detectar pulsos de luz muy cortos como los que ocurren al realizar un laboreo. Además, permitiría la germinación posterior de especies arvenses en oscuridad siempre y cuando las condiciones hídricas sean favorables y el cultivo ha sido retirado y por tanto ya no les sombreo (Casal *et al.*, 1997; Casal y Sánchez, 1998).

El fitocromo B parece hacer una mayor aportación a la LFR que a la VLFR, aunque no sea el único fitocromo que interviene en la LFR (Botto *et al.*, 1995). Al ser capaz de detectar tanto luz roja no filtrada por las hojas como luz que ha sido filtrada por ellas sombreando el suelo, el fitocromo B probablemente se encargaría de detectar huecos de luz en la cubierta vegetal, estimulando la

germinación en estas situaciones (Casal *et al.*, 1997).

Shinomura *et al.* (1994) citado por Botto *et al.* (1995) dedujeron que la inducción de la germinación en *A. thaliana* está regulada principalmente por el fitocromo B y secundariamente por el fitocromo A. Los autores añaden que se puede tratar del fitocromo B o de otro(s) fitocromo(s) dependiendo de las condiciones. Poppe y Schäfer (1997) encontraron, utilizando mutantes de *A. thaliana* carentes de fitocromo A y B, que otro fitocromo de tipo LFR interviene en la germinación de las semillas aunque no pudieron determinar de qué otro fitocromo se trataba (C, D o E). El papel de cada uno de los fitocromos puede variar entre especies. Los resultados de Dixit y Amritphale (1996) con *Celosia argentea* L. apoyan su hipótesis que el fitocromo A es el principal fitocromo implicado en la fotoregulación de la germinación en esta especie.

Es más, estos resultados y los de otros autores (Milberg *et al.*, 1996; Bai *et al.*, 1996) indican que el tipo de respuestas a la luz puede ser LFR o VLFR en función de la especie. Casal *et al.* (1997) afirman que semillas de numerosas especies muestran una respuesta bifásica, es decir, que reaccionan positivamente con una VLFR y LFR. Ballaré *et al.* (1992) modificaron que varias especies pasan de tener respuestas de tipo LFR a VLFR tras un enterrado en el suelo de forma natural. También afirman que las VLFR son probablemente frecuentes en semillas que han estado durante cierto tiempo en el suelo.

Según las observaciones de Hartmann *et al.* (1998), la luz de la luna y la de las estrellas fotoestimulan al fitocromo A como una VLFR, siempre y cuando el fitocromo se encuentre en estado sensible.

La necesidad de luz, no obstante, puede ser sustituida por aportes exteriores de gibere-

lina u otras hormonas en determinadas especies (Salisbury y Ross, 1992; Hou y Simpson, 1993; Plummer *et al.*, 1995). Según el modelo fisiológico de la germinación de Hilhorst (1993) descrito por Vleeshouwers *et al.* (1995), el complejo fitocromo-receptor genera una señal que conduce a la síntesis de giberelinas, que es el último paso para estimular la germinación en condiciones naturales.

Variación estacional de la sensibilidad hacia la luz e interacción con otros factores ambientales

La aplicación del laboreo y siembra en oscuridad para una reducción de la germinación de las especies no deseadas se enfrenta con una gran complejidad en la fotosensibilidad de las semillas. Incluso impulsos tan sutiles como las duraciones relativas de día y noche durante la maduración de las semillas influyen en la fotolatenia de algunas especies, siendo inducida normalmente por días largos (Salisbury y Ross, 1992). En *Avena fatua*, Hou y Simpson (1993) la humedad ambiental tras la cosecha de las semillas maduras de *Avena fatua* condiciona la respuesta al estímulo de luz roja. También la edad de las semillas altera su estado de latencia (Bai *et al.*, 1996).

Así, la fotosensibilidad no sólo difiere entre especies sino que las semillas también pueden modificarla según las condiciones ambientales, como, por ejemplo, tras breves períodos de calor o frío (Hartmann y Mollwo, 2002). Esto es debido a que las semillas ajustan continuamente sus niveles de latencia a las condiciones ambientales estacionales (Vleeshouwers *et al.*, 1995). Derkx y Karsen (1994) encontraron variabilidad en la sensibilidad frente a la luz en *A. thaliana*, y también Ballaré *et al.* (1992) piensan que las necesidades de luz para germinar fluctúan estacionalmente durante el enterrado en el

suelo. Incluso la magnitud de la LFR y de la VLFR varía estacionalmente, estando también influenciadas por la profundidad en el perfil y por la cubierta del suelo (Derkx y Karsen, 1993, citados por Botto *et al.*, 1995).

Entre los diferentes factores que influyen en las variaciones de la sensibilidad hacia la luz se encuentran la temperatura, humedad y presencia de nitratos, entre otros. Vincent y Roberts (1977) estudiaron las fluctuaciones de temperatura y en la presencia de iones de nitrato en relación con la presencia o ausencia de luz y concluyeron que la acción de estos factores es muy compleja y raras veces uno de ellos llega a estimular la germinación independientemente de los demás. Vleeshouwers *et al.* (1995) citan los estudios de Derkx y Karsen (1993) que describen como la sensibilidad de las semillas de *Sisymbrium officinale* a la luz y los nitratos aumentaba cuando la latencia era interrumpida, pero era menor cuando ésta era inducida. En este caso los cambios en latencia ocurrieron aún en condiciones de absoluta oscuridad y sin correlación con cambios en el contenido endógeno de nitratos (Vleeshouwers *et al.*, 1995, citan a Derkx y Karsen, 1993).

Por otro lado, Derkx y Karsen (1994) no encontraron una influencia de los nitratos en la germinación de *A. thaliana*. Juroszek *et al.* (2002) relacionaron los niveles de temperatura, humedad, nivel de nitratos en el suelo y pluviometría antes y después de realizar la siembra de 23 ensayos en los que se compararon la densidad de malas hierbas en siembra realizada en oscuridad con la siembra realizada de día. A pesar de detectar reducciones notables de germinación, no se encontraron relaciones entre los factores ambientales y el grado de reducción de la germinación de las malas hierbas. Queda, pues, manifiesta la complejidad de las interacciones entre la necesidad de luz y otros factores ambientales.

Algunos de los factores ambientales parecen poder sustituir la necesidad de luz para inducir la germinación. Por ejemplo, una temperatura invernal baja puede disminuir la intensidad de luz necesaria para la germinación de *Sisymbrium officinale* (Vleeshouers et al., 1995, citan a Derkx y Karssen, 1993). Esta observación coincide con la de Kristie y Fielding (1994) que describieron cuantitativamente en *Lactuca sativa* cv. 'Grand Rapids' como el nivel de Pfr necesario para germinar aumentaba conforme la temperatura subía. También Salisbury y Ross (1992) explican como la alternancia de temperaturas entre 15 °C y 25 °C en *Poa pratensis* sustituyeron la fotodependencia. Hartmann y Mollwo (2000) pudieron insensibilizar y sensibilizar semillas de *L. sativa* a la luz con diversos tratamientos de exposición a nitratos y agua a temperaturas elevadas o bajas, respectivamente, y demostraron que los cambios de sensibilidad pueden ser muy rápidos.

Referente a la presencia de agua, numerosos autores afirman que la posibilidad de conversión de la forma Pr a la Pfr depende de la hidratación del fitocromo (Bai et al., 1996; Gallagher y Cardina, 1997) así que es necesaria la imbibición de la semilla para poder reaccionar frente al estímulo de la luz. Además, Dixit y Amritphale (1996) sugieren que la síntesis de fitocromo se realiza durante el período de imbibición en oscuridad. La duración de la imbibición depende de la especie, siendo necesarias en *Artemisia frigida* por lo menos ocho horas (Bai et al., 1996). Para *Amaranthus retroflexus* L., en cambio, las semillas embibidas más de 12 horas no aumentan su capacidad germinativa con luz roja y sí lo hacen cuando son irradiadas menos tiempo, especialmente entre 4 y 5 horas con la misma luz (Pita y Durán, 1986).

Gallagher y Cardina (1997) también afirman que la fotoinducción de la germinación en semillas de *Amaranthus retroflexus*

L. está afectada por el potencial hídrico del suelo. Encontraron tasas de germinación más elevadas bajo mayores potenciales hídricos. No obstante, no se encontró una inhibición de la germinación completa en esta especie en el tratamiento de sequía previo a la exposición a la luz. En otros experimentos descritos por los mismos autores encontraron que la fotoinducción de la germinación en estas semillas fue menos sensible al estrés hídrico que en semillas frescas embibidas. Es decir, las semillas frescas necesitan antes agua que luz. Ascard (1994) cita a Bouwmeester y Karssen (1989), los cuales afirman que la desecación de semillas embibidas en oscuridad induce una independencia a la luz. Ascard (1994) también comenta que el cultivo y siembra en oscuridad realizados sobre suelos secos apenas han llevado a reducciones de nascencia de malas hierbas.

Todas estas interacciones pueden tener importantes efectos en la práctica. Así, Hartmann et al. (2003) encontraron que el suelo guarda el fotoestímulo en su "memoria" durante diferentes períodos de tiempo según la temperatura, siendo probablemente el efecto más persistente al realizar el laboreo o siembra nocturna en invierno que si se realiza en verano. Otra implicación práctica es que un suelo seco existen menos posibilidades de que el fotocontrol sea efectivo, como han demostrado Juroszek y Gerhards (2004) en varios trabajos.

Ecología de la fotodependencia

Los mecanismos de fotodependencia de la germinación y sus complejas interacciones tienen, sin duda, una utilidad para las semillas. Según Vleeshouers et al. (1995) la latencia innata previene la germinación en períodos con condiciones favorables para la germinación, pero en una época del año en la que se puede esperar que la planta origi-

nada de la semilla no sobreviva o no produzca descendencia. Bajo condiciones desfavorables faltarán los factores estimulantes de la germinación y la semilla no germinará, independientemente de su estado de latencia.

La existencia de al menos dos sistemas diferentes para captar la luz en un amplio espectro de longitudes de onda parece redundante. No obstante, es crucial para el desarrollo y reproducción vegetal asegurar que el período de germinación y crecimiento sean los óptimos. Parece ser, pues, que el sistema de los dos tipos de fitocromos aumenta la supervivencia en ambientes fluctuantes (Shinomura, 1997).

Según Casal *et al.* (1997) el fitocromo A extrae la siguiente información de las señales de luz: a) una exposición breve a luz solar indica que ha habido laboreo del suelo y probablemente no queden plantas en la proximidad, b) cualquier exposición a la luz (el fitocromo A reacciona en un espectro de longitudes de onda muy amplio) da información respecto a la posición de la semilla en el suelo, probablemente cerca de la superficie.

También Vleeshouers *et al.* (1995) afirman que la calidad y cantidad de luz contribuyen a que las semillas detecten su profundidad de enterrado y la ausencia de competidores en su proximidad. Estos autores añaden que otros factores principales que permiten esta sensibilidad son temperaturas alternantes y nitratos, siendo todos ellos factores estimulantes de la germinación.

Por otro lado, las semillas expuestas a irradiaciones prolongadas (HIR) expresan una reacción inversa a las LFR y VLFR (Botto *et al.*, 1995). Así, las semillas que queden en la superficie tras el laboreo probablemente no germinarán, protegiéndolas de un posible desecado debido al exceso de radiación y calor.

Se trata, pues, de un sistema complejo, en el que las semillas de las hierbas son capaces de reconocer estímulos externos para protegerse de condiciones adversas y para aprovechar las que le sean favorables.

Resultados de la siembra en oscuridad realizados en campo

La variabilidad de los resultados descritos en la literatura son un reflejo de las complejas interacciones entre distintos factores ambientales que condicionan la fotosensibilidad. También demuestran los diferentes niveles de sensibilidad que existen entre especies y, por tanto, los resultados de ensayos en los que dominan semillas de especies más fotosensibles son más favorables. Cuando se realizaron ensayos desglosando el efecto del fotocontrol para cada especie, se encontraron resultados a veces coincidentes pero, también a menudo, opuestos. Las eficacias de control son desde sorprendentemente favorables, con reducciones hasta 100% (Scopel *et al.*, 1994; Gerhards *et al.*, 1997; Hartmann y Nežadal, 1990; Juroszek *et al.*, 2002), hasta ensayos en los que incluso había mayor germinación en las parcelas labradas y sembradas en oscuridad (Juroszek *et al.*, 2002).

No obstante, hay especies cuya nascencia ha sido muy frecuentemente reducida por el laboreo y siembra en oscuridad en los ensayos publicados como *Chenopodium album*, *Stellaria media*, *Matricaria* spp., *Lamium amplexicaule* y/o *L. purpureum*, *Sonchus* spp. y *Veronica arvensis* o *V. persicaria* o *V. hederifolia* (tabla 1).

También se han observado reducciones en la germinación debido a la realización de tareas de laboreo del suelo y siembra nocturna en otras especies, pero con menor frecuencia que las anteriores, como lo son: *Sinapis arvensis* (Jensen, 1992), *Myosotis*

Tabla 1. Resumen de las especies que han mostrado una reducción en su nascencia en la mayoría de los ensayos realizados. N.d.: no se presentan valores numéricos en la comunicación
 Table 1. Summary of the species, which have shown a reduced emergence in most of the trials. N.d.: no numeric data are presented in that communication

Especie	Autor	Reducción (%)
<i>Chenopodium album</i>	Jensen, 1992	24
	Ascard, 1994;	22
	Niemann, 1996	52
	Gerhards <i>et al.</i> , 1997	n.d.
	Welsh <i>et al.</i> , 1999	70
	Juroszek <i>et al.</i> , 2002	8
<i>Stellaria media</i>	Jensen, 1992	27
	Ascard, 1994	77
	Scopel <i>et al.</i> , 1994	60**
	Spiess, 1995	51
	Welsh <i>et al.</i> , 1999	n.d.
Juroszek <i>et al.</i> , 2002	80	
<i>Matricaria</i> spp.	Hartmann y Nezadal, 1990	100
	Ascard, 1994	16
	Niemann, 1996	15
	Juroszek <i>et al.</i> , 2002	31
	Adamiak y Adamiak, 2003),	77
<i>Lamium amplexicaule</i> y/o <i>L. purpureum</i>	Hartmann y Nezadal, 1990	100
	Scopel <i>et al.</i> , 1994	60*
	Ascard, 1994	14**
<i>Sonchus</i> spp.	Niemann, 1996	86
	Scopel <i>et al.</i> , 1994	60*
	Gerhards <i>et al.</i> , 1997	40
<i>Veronica arvensis</i> o <i>V. persicaria</i> o <i>V. hederifolia</i>	Hartmann y Nezadal, 1990	97
	Jensen, 1992	30
	Ascard, 1994	14**
	Scopel <i>et al.</i> , 1994	60*
	Niemann, 1996	88
Juroszek <i>et al.</i> , 2002	29	

*: la reducción refiere al total de una población mixta de *L. purpureum*, *Sonchus* spp., *Cerastium vulgatum*, *Veronica* spp., *S. media* y *P. annua* y fue de 60%.

** la reducción se refiere al total de una población mixta de *V. hederifolia*, *Thlaspi arvense* y *L. purpureum* y fue del 14%.

arvensis (Jensen, 1992; Niemann, 1996), *Fumaria officinalis* (Gerhards *et al.*, 1997), *Papaver rhoeas* (Niemann, 1996) *Amaranthus retroflexus*, *Solanum* spp. y *Alopecurus myosuroides* (Niemann, 1996; Welsh *et al.*, 1999; Juroszek *et al.*, 2002).

De algunas especies, que estaban presentes en menos ensayos, se dispone de resultados contradictorios, con respuesta a la luz en algunos ensayos pero no en otros: *Poa annua* (Scopel *et al.*, 1994; Niemann, 1996; Adamiak y Adamiak, 2003), *Thlaspi arvense*

(Hartmann y Nezadal, 1990; Ascard, 1994; Spiess, 1995) y *Viola arvensis* (Ascard, 1994; Niemann, 1996; Adamiak y Adamiak, 2003).

Especies de las que parece que sea poco probable esperar reducciones en su nascencia son: *Polygonum convolvulus* (Jensen, 1992; Gerhards et al., 1997; Juroszek et al., 2002), *Galium aparine*, Strunk et al. (1995), a pesar de que en algunos ensayos haya reducido parcialmente su germinación (Juroszek et al., 2002), las gramíneas anuales como *Setaria viridis*, *S. faberii* y *S. pumila* así como *Echinochloa crus-galli* (Buhler, 1997) y especies de multiplicación vegetativa como *Cirsium arvense* (Gerhards et al., 1997).

Buhler (1997) y Scopel et al. (1994), en Estados Unidos, incluyeron en sus ensayos especies que normalmente germinan en primavera y verano. Así, Buhler (1997) encontró reducciones en la germinación de *C. album*, *Solanum ptycanthum*, *Polygonum pennsylvanicum* y en *Amaranthus* spp. debido al laboreo nocturno. También Scopel et al. (1994) encontraron reducciones de hasta cinco veces sobre la germinación de *Amaranthus retroflexus* y *Solanum* spp. Otras especies de tamaño de semilla mayor (*Xanthium strumarium*, *Abutilon theophrasti*), en cambio, no mostraron reducciones en la germinación. No obstante, no se dispone de más datos sobre estas especies, por lo que la eficacia del control fotobiológico debe seguir siendo estudiada.

En cuanto a la cuantía de reducción, en ocasiones fue suficiente para mantener la densidad de malas hierbas a un nivel inferior al umbral de tolerancia (Gerhards et al., 1997). Según la revisión realizada por Juroszek y Gerhards (2004) la reducción debido al laboreo o siembra nocturnas, si ocurre, suele situarse en cerca de un 30%, por lo que cabe tener en cuenta que se trata de un método preventivo que debe ser combinado con otras técnicas de manejo o control.

Aparte de realizar la siembra en oscuridad se deben tener en cuenta otros aspectos agronómicos que afectarán la eficacia del método, como la capacidad competitiva del cultivo, la época de siembra, las labores realizadas, etc. Por ejemplo, Gerhards et al. (1997) contabilizaron reducciones de 18% hasta 80% según el campo y la época de siembra, siendo los cereales de primavera los más favorecidos por la técnica. Esto es debido a que su rápido crecimiento los hace más competitivos, de manera que en estos casos no fue necesaria ninguna otra técnica de control. También encontraron que germinaron menos semillas tras un laboreo profundo que tras uno superficial. En el caso de Hartmann y Nezadal (1990), que realizaron ensayos durante 7 años consecutivos sobre una superficie en barbecho, no fue necesario utilizar herbicidas durante este período.

La penetración de la luz en el suelo

Niemann (1996) cree que las discrepancias entre especies en los diferentes ensayos pueden ser debidas a la profundidad desde la que germinan las diferentes semillas. Observaron que una especie de semilla mediana (*Veronica hederifolia*) germinaba desde capas superiores del suelo cuando éste había sido movido de noche. En los suelos que fueron labrados de día, en cambio, las plantas germinaron también desde capas inferiores. Probablemente, en el tratamiento de laboreo en oscuridad, las semillas sólo germinaron desde aquellas capas que recibieron luz aunque serían capaces de hacerlos desde capas inferiores si hubiesen recibido el estímulo necesario.

Para poder contar con una reducción de la germinación de las especies arvenses debido al laboreo y a la siembra en oscuridad es necesario, por un lado, que las semillas se encuentren en un estadio de fotodepen-

dencia para germinar. Por otra parte, es necesario que la luz no llegue a penetrar hasta la posición en la que han quedado las semillas aunque hayan sido subidas a la superficie por los aperos pero queden enterradas de nuevo. Según Wooley y Stoller (1978) es posible, por lo general, que la luz desencadene una germinación hasta los 2 mm de profundidad. Sin embargo, esto dependerá de las especies. Hartmann y Nezadal (1990) dedujeron que la mayoría de las semillas de malas hierbas en un campo de cultivo no son fotoestimuladas por la luz que penetre menos de 1 cm en el suelo. Parece que la causa principal de la germinación está en las exposiciones cortas y repetidas que ocurren durante el laboreo de día. No obstante, esto no significa que las semillas enterradas a más de 1 cm de profundidad ya no germinen, ya que existen necesidades de Pfr en la última fase de la germinación que pueden ser satisfechas por VLFR si las semillas están suficientemente cerca de la superficie del suelo.

El laboreo y siembra en oscuridad afectarán, pues, a aquellas semillas que muestren fotodependencia a la luz en ese momento y que después de la siembra hayan quedado a mayor profundidad de 1 cm, impidiendo su germinación. Las semillas que queden en superficie tras el laboreo probablemente no germinarán, ya que expresan una reacción inversa a las LFR y VLFR (Botto *et al.*, 1995).

Conclusiones: viabilidad del control fotobiológico

Según los resultados de los ensayos de numerosos investigadores existe una gran variabilidad en la fotosensibilidad entre especies, localidades y años. El primer factor a considerar, por lo tanto, es la composición del banco de semillas del campo a controlar. En función de las especies cabrá esperar, de

entrada, una cierta reacción al tratamiento o no. El segundo aspecto a considerar es que la necesidad de luz para germinar varía mucho debido a factores internos de las semillas (según su origen, su edad, etc.) y debido a factores externos como son las fluctuaciones de temperatura, humedad, presencia de nitratos, etc. de difícil control por parte del agricultor.

Por ello, la siembra o laboreo realizados en oscuridad pueden comportar reducciones de germinación desde insignificantes hasta muy importantes, según el estado de fotosensibilidad en el que se encuentren las semillas. Se trata, pues, de un método de control de malas hierbas con efectos muy dependientes de las condiciones ambientales y, de momento, poco previsible.

Basándonos en la literatura consultada los mejores resultados se pueden obtener en suelos húmedos con un contenido en nitratos bajo y una alta proporción de especies de semilla pequeña (Ascard *et al.*, 1994; Juroszek y Gerhards, 2004). Parece ser que en condiciones de sequía, por ejemplo, será poco probable que la ausencia de luz sea clave para inhibir la germinación.

Otro aspecto a tener en cuenta es que incluso si se obtuvieran grandes reducciones en la germinación, el banco de semillas no se reduciría, ya que las semillas no germinadas siguen en el suelo. La ventaja del fotocontrol radicaría en que el banco no aumenta con nuevas semillas descendientes de éstas. Como comentan diversos autores, el control fotobiológico, igual que cualquier otra estrategia de control se debe combinar y/o alternar con otras técnicas con el fin de no provocar una selección en el banco de semillas.

El coste de sembrar o realizar las labores en oscuridad recubriendo los aperos con lonas es muy reducido y se han obtenido resultados equivalentes a realizar estas operaciones en oscuridad. Por ello, puede ser recomen-

dable utilizar esta técnica en agricultura ecológica, ya que se deben utilizar todas las posibilidades existentes para sumar un efecto de control aceptable sobre las malas hierbas. La posibilidad de que germinen más malas hierbas por el momento no tiene base científica por lo que cabe esperar que realizando esta técnica germinen un número igual o inferior de plantas.

Agradecimientos

Los autores agraden la amable colaboración del Dr. Peter Juroszek y al Prof. Dr. Karl Hartmann por proporcionar la bibliografía editada en revistas de divulgación nacional.

Bibliografía

- Adamiak E, Adamiak J, 2003. Photobiologische Verunkrautungsregulierung im Winterweizen. Mitt. Ges. Pflanzenbauwiss. 15, 294-295.
- Ascard J, 1993. Soil cultivation in daylight with a light-proof cover on the harrow reduced weed emergence. Proceedings of the 4th International IFOAM Conference. Non-chemical weed control, Dijon, France, 211-214.
- Ascard J, 1994. Soil cultivation in darkness reduced weed emergence. Acta Horticulturae 372, 167-177.
- Bai Y, Romo JT, Hou J, 1996. Phytochrome action in seed germination of fringed sage (*Artemisia frigida*). Weed Science 44, 109-113.
- Ballaré CL, Scopel A, Sánchez RA, Radosevich S.R., 1992. Photomorphogenetic processes in the agricultural environment. Photochemistry and Photobiology, 56 (5), 777-788.
- Baskin CC, Milberg P, Andersson L, Baskin JM, 2002. Non-deep simple morphological dormancy in seeds of the weedy facultative winter annual *Papaver rhoeas*. Weed Research 42, 194-202.
- Botto JF, Sánchez A, Casal JJ, 1995. Role of phytochrome B in the induction of seed germination by light in *Arabidopsis thaliana*. Plant Physiol., 146, 307-312.
- Botto JF, Sánchez RA, Whitelam GC, Casal JJ, 1996. Phytochrome A mediates the promotion of seed germination by very low fluences of light and canopy shade light on *Arabidopsis*. Plant Physiol., 110, 439-444.
- Buhler, 1997. Effects of tillage and light environment on emergence of 13 annual weeds. Weed Technology 11, 496-501.
- Casal JJ, Sánchez RA, Yanovsky MJ, 1997. The function of phytochrome A. Plant, Cell and Environment, 20, 813-819.
- Casal JJ, Sánchez RA, 1998. Phytochromes and seed germination. Seed Sci. Res. 8, 317-329.
- Derx MPM, Karssen CM, 1994. Are seasonal dormancy patterns in *Arabidopsis thaliana* regulated by changes in seed sensitivity to light, nitrate and gibberelin? Annals of Botany, 73 (2), 129-136.
- Dixit S, Amritphale D., 1996. Very low fluence and low fluence response in the induction and inhibition of seed germination in *Celosia argentea*. Seed Science Research, 6 (2), 43-48.
- Gallagher RS, Cardina J, 1997. Soil water thresholds for photoinduction of redroot pigweed. Weed Science, 45, 414-418.
- Gerhards R, Kühbauch W, Juroszek P, 1997. Tiefengrubber, Scheibenegge und zwei Krümelwalzen. Lichtlose Bodenbearbeitung reduziert Unkrautwuchs. Mitteilungen der Deutschen Forschungsgemeinschaft, 4, 14-16.
- Hartmann KM, Goetz S, Market R, Kaufmann T, Schneider K, 2003. Photocontrol of weed germination: Lightless tillage and variable memory of the seedbank. Aspects of Applied Biology 69, 237-246.
- Hartmann KM, Mollwo A, 2002. The action spectrum for maximal photosensitivity of germination and significance for lightless tillage. 5th EWRS Workshop on Physical Weed Control, Pisa, Italy, 70-78.

- Hartmann KM, Mollwo A, 2000. Photocontrol of germination: sensitivity shift over eight decades within one week. Z. PflKrankh. PflSchutz, Sonderh. XVII, 125-131.
- Hartmann KM, Mollwo A, Tebbe A, 1998. Photocontrol of germination by moon- and starlight. Z. PflKrankh. PflSchutz, Sonderh. XVI 119-127.
- Hartmann KM, Krooss C, Mollwo A, 1997. Phytochrome-mediated photocontrol of the germination of the scentless mayweed, *Matricaria inodora* L. and its sensibilization by nitrate and temperature. J. Photochem. Photobiol. 40, 240-252.
- Hartmann KM, Nezadal W, 1990. Photocontrol of weeds without herbicides. Naturwissenschaften, 77, 158-163.
- Hatcher PE, Melander B, 2003. Combining physical, cultural and biological methods: prospects for integrated non-chemical weed management strategies. Weed Research 43, 303-322.
- Hou JQ, Simpson GM, 1993. Germination response to phytochrome depends on specific dormancy states in wild oat (*Avena fatua*). Can. J. Bot., 71, 1528-1532.
- Jensen PK, 1992. First Danish experiences with photocontrol of weeds. Z. PflKrankh. PflSchutz, Sonderh. XIII, 631-636.
- Jensen PK, 1995. Effect of light environment during soil disturbance on germination and emergence pattern of weeds. Ann. appl. Biol. 127, 561-571.
- Juroszek P, Gerhards R, Kühbauch W, 2002. Photobiologische Unkrautregulierung annualer Ackerunkräuter. J. Agronomy & Crop Science 188, 389-397.
- Juroszek P, Gerhards R, 2004. Photocontrol of weeds. J. Agronomy & Crop Science 190 (6), 402-415.
- Klümper H, Gerhards R, Kühbauch W, 1996. Einfluss des Lichtes auf die Keimung von Unkrautsamen. Z. PflKrankh. PflSchutz, Sonderh. X, 1-7.
- Kristie DN, Fielding A, 1994. Influence of temperature on the Pfr level required for germination in lettuce cv. Grand Rapids. Seed Science Research, 4 (1), 19-25.
- Kühbauch W, Gerhards R, Klümper H, 1992. Unkräuter durch nächtliche Bodenbearbeitung bekämpfen? Pflanzenschutz-Praxis 1, 13-15.
- Liebman M, Gallandt ER, 1997. Many little hammers: ecological management of crop-weed interactions. En: Ecology in Agriculture. L.E. Jackson (Ed.), 291-343. Academic Press, San Diego, CA, USA.
- Milberg P, Andersson L, Noronha A, 1996. Seed germination after short-duration light exposure: implications for the photo-control of weeds. J. of Applied Ecology, 33, 1469-1478.
- Milberg P., Andersson L., Thomson K., 2000. Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. Seed Sci. Res. 10, 99-104.
- Niemann P, 1996. Unkrautbekämpfung durch Lichtausschluss während der Bodenbearbeitung. Z. PflKrankh. PflSchutz, Sonderh. XV, 315-324.
- Niemann P, Biller RH, 1996. Eine geeignete Technik zur Umsetzung der photobiologischen Bekämpfung annualer Unkräuter. Nachrichtenblatt Deut. Pflanzenschutzd. 48 (11), 229-233.
- Pita JM, Durán JM, 1986. Germinación en el género *Amaranthus* L.: II. Papel del fitocromo en *A. retroflexus* L. ITEA 63, 61-69.
- Plummer JA, McChesney CJ, Bell DT, 1997. Germination in photosensitive seeds: does phytochrome stimulate metabolism of GA₁₉ and GA₂₀ to GA₁? Aust. J. Plant Physiol., 24, 389-394.
- Poppe C, Schäfer E, 1997. Seed germination of *Arabidopsis thaliana* phyA/phyB double mutants is under phytochrome control. Plant Physiol. 114, 1487-1492.
- Powles SB, Matthews JM, 1996. Integrated weed management for the control of herbicide resistant annual ryegrass (*Lolium rigidum*). Proceedings of the Second International

- Weed Control Congress, Copenhagen, Denmark, 1-7.
- Rasmussen K, 2002. Influence of liquid manure application method on weed control in spring cereals. *Weed Research* 42, 287-298.
- Rasmussen K, 2000. Can slurry injection improve the selectivity of weed harrowing in cereals? Proceedings of the 4th reunión del Grupo de Trabajo EWRS sobre Control de Malas Hierbas con Métodos Físicos y Culturales, Elspeet, Países Bajos, 33-34.
- Reed JW, Nagatani A, Elich TD, Fagan M, Chory J, 1994. Phytochrome A and phytochrome B have overlapping but distinct functions in *Arabidopsis* development. *Plant Physiol.*, 104, 1139-1149.
- Salisbury FB, Ross CW, 1992. Photomorphogenesis, pp. 438-463. En: *Plant Physiology*. N.G. Philip (Ed.), 540 pp. Wadsworth Publishing Company, Belmont, California (EEUU).
- Scopel AL, Ballaré CL, Radosevich SR, 1994. Photostimulation of seed germination during soil tillage. *New Phytologist*, 126 (1), 145-152.
- Shinomura T, 1997. Phytochrome regulation of seed germination. *Journal of Plant Research*, 110 (1097), 151-161.
- Shinomura T, Nagatani A, Hanzawa H, Kubota M, Watanabe M, Furuya M, 1996. Action spectra for phytochrome A- and B-specific photoinduction of seed germination in *Arabidopsis thaliana*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 93 (15), 8129-8133.
- Spiess H, 1995. Zur Praxisrelevanz der photobiologischen Unkrautregulierung. Beitr. 3. Wiss.-Tagung Ökol. Landbau, Kiel, 73-76.
- Strunk H-B, Schliephake U, Trautz D, 1995. Photobiologische Beikrantregulierung in Mais-Beitr. 3 Wiss.-Tagung Ökol.-Landbau, Kiel, Alemania, 289-292.
- Taiz L, Zeiger E, 1994. Phytochrome and Photomorphogenesis. En: *Plant Physiology*, 690 pp. Benjamin/Cummings Publishing Company Inc., Redwood City, California, EEUU.
- Vincent EM, Roberts EH, 1977. The interaction of light, nitrate and alternating temperature in promoting the germination of dormant seeds of common weed species. *Seed Science and Technology* 5, 659-670.
- Vleeshouers LM, Bowmeester HJ, Karssen CM, 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology*, 83, 1031-1037.
- Welsh JP, Phillips L, Bulson HAJ, Wolfe M, 1999. Weed control strategies for organic cereal crops. The 1999 Brighton Conference – Weeds, 945-950.
- Wesson G, Wareing PF, 1969. The role of light in the germination of naturally occurring populations of buried weed seeds. *J. Exp. Bot*, 2, 402-413.
- Wooley & Stoller, 1978. Light penetration and light-induced seed germination in soil. *Plant Physiology* 61, 597-600.

(Aceptado para publicación el 6 de junio de 2005).