

LA RELACION ENTRE LAS PLANTAS Y EL AMBIENTE: SEÑALES, SENSORES Y RESPUESTAS

por Rodolfo A. Sánchez

IFEVA, Departamento de Ecología, Facultad de Agronomía, UBA. Av. San Martín 4453 (1517) Buenos Aires

El éxito de una población vegetal en un sitio determinado depende del ajuste entre el funcionamiento de las plantas y las condiciones del ambiente en ese lugar.

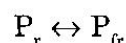
Las condiciones ambientales son variables. Aún en zonas no muy amplias, con el mismo clima general, se encuentran variaciones grandes en los parámetros ambientales según el momento del día y la estación del año. Los factores físicos (temperatura, radiación, HR) varían por lo general con amplitud. A esa variación hay que sumarle la que aportan los factores bióticos.

La mayor o menor abundancia de otras plantas o la presencia o ausencia de herbívoros, por nombrar algunas fuentes naturales de variación, producen ambientes sumamente diferentes. Entre los agentes capaces de provocar las variaciones mayores en lapsos más breves se encuentra el hombre. Sólo pensar en las diferencias que se producen en un sitio después de que una pastura natural es reemplazada por un cultivo anual, labores del suelo mediante, o después de la tala de un área arbolada, nos da una pauta de la magnitud de los cambios que se pueden producir en un lapso breve en casi todos los factores del ambiente importantes para el crecimiento y desarrollo de las plantas. Aún la aproximación más superficial al problema nos dice que para una población

vegetal no puede resultar indiferente que las semillas germinen antes o después de la preparación del suelo para la siembra de un cultivo, que la floración ocurra muy temprano o demasiado cerca del final de la estación de crecimiento o que la morfología y el funcionamiento de las plantas fuera la misma cuando crecen aisladas que cuando lo hacen en un sitio densamente cubierto por otras plantas.

Es claro entonces que el ajuste de una población a un ambiente determinado requiere sistemas eficaces para detectar las condiciones del medio y dirigir el crecimiento y el desarrollo de las plantas en forma compatible con esas condiciones. Esos sistemas incluyen: (a) algunas características del ambiente que proveen información sobre el mismo: *las señales* (e.g. los días cortos son una señal de que se aproxima la época más fría); (b) estructuras en las plantas que pueden recibir las señales y modificarse en forma proporcional a la magnitud de la señal: *los sensores* (e.g. pigmentos que se modifican después de absorber la luz) y (c) procesos celulares, regulados por el estado de los sensores, que modulan la morfogénesis y el desarrollo: *las respuestas* (e.g. el control fotoperiódico de la floración). Parece razonable que las poblaciones que tienen los sensores y respuestas mejor ajustados a las variaciones en las condiciones de un lugar tienen más probabilidades de usar en mayor medida los recursos disponibles y/o de evadir las consecuencias de circunstancias desfavorables. Un ambiente adecuado para

Acto realizado con motivo de la entrega del Premio en Ciencias Biológicas "Arturo E. Burkart", el día 15 de diciembre de 1992.



que se cumpla el ciclo de una planta incluye no solamente la disponibilidad de agua, luz, temperatura y nutrientes en magnitudes adecuadas; debe incluir además las señales adecuadas para la regulación del crecimiento y desarrollo.

A continuación se describen algunos de los resultados de nuestro grupo de trabajo tendientes a identificar las señales, caracterizar los sensores y analizar las respuestas.

La germinación de las semillas de malezas: su relación con las labores agrícolas, la cobertura vegetal y la ubicación en el perfil del suelo

Es común que los flujos mayores de producción de plántulas de las malezas estén ajustados al ciclo de los cultivos que invaden. Por ejemplo en el caso del chamico, (*Datura ferox* L.) una maleza de nuestros cultivos de verano, se produce un flujo muy importante de emergencia de plántulas en los 15-20 días siguientes a la siembra de la soja y con posterioridad no se observan mas que uno o dos pulsos de emergencia de mucho menor magnitud hasta el final del ciclo (Ballaré *et al.*, 1987). Entre los factores que tienen mas importancia para determinar ese comportamiento se encuentran las labores mecánicas relacionadas con la siembra de la soja. Cuando el suelo se mantiene sin operaciones de cultivo la producción de plántulas es insignificante, mientras que la realización de una o dos aradas estimula significativamente la emergencia (Ballaré *et al.*, 1988). Son varios los factores ambientales que pueden determinar ese comportamiento. Entre los que pueden estimular la germinación de las semillas de esta especie se encuentra la luz. Desde hace tiempo sabíamos (Soriano *et al.*, 1965) que cuando se incuban semillas almacenadas en el laboratorio en un régimen de temperaturas alternadas, una irradiación muy breve (20 minutos) con luz de una irradiancia muy baja ($40 \mu\text{mol. m}^2\text{s}^{-1}$; 2% de la irradiancia de la luz solar al mediodía) se induce la germinación de un porcentaje alto de la población. Esta respuesta se debe a la acción del fitocromo, una cromoproteína que tiene dos formas interconvertibles: P_r y P_{fr} .

La forma P_{fr} es la que estimula la germinación y el espectro de actividad para la transformación de P_r en P_{fr} tiene su máximo en 660 nm, mientras que para la reacción hacia la izquierda se encuentra en los 730 nm. En realidad hoy sabemos que debemos referirnos a los fitocromos ya que se trata de una familia de fotorreceptores. Como recién se comienza a entender que papel juega cada uno de los fitocromos, en este trabajo no me ocuparé de este aspecto del problema. La reversibilidad de la reacción implica que el efecto de un pulso de luz roja (R, 600700 nm) puede ser anulado por uno posterior de luz rojo lejano (RL, 700-800 nm), TABLA 1. Esto es así siempre y cuando no se demore demasiado entre el R y el RL o que la respuesta sea sensible a niveles muy bajos de P_{fr} (Scopel *et al.*, 1991).

Una pregunta pertinente es: en que medida las semillas en el suelo dependen para su germinación de la luz? La bibliografía referente a la respuesta de las semillas a la luz es muy abundante en lo que se refiere a semillas que después de la cosecha se almacenan en el laboratorio (ver: Taylorson, 1970), en cambio son sumamente escasos los experimentos con semillas que están en su ambiente natural antes y después de los tratamientos experimentales. Para contestar esa pregunta se realizó el experimento descrito en la FIG. 3. Las semillas se incorporaron al suelo en la época en que eso normalmente ocurre después de un cultivo de soja. Se las enterró adosadas a una plancha de acrílico que tenía la cara opuesta cubierta por una lámina de papel de aluminio y los 10 cm superiores de la plancha de acrílico emergía sobre la superficie del suelo y se cubrió con plástico negro para impedir la incidencia de la luz hasta el momento elegido. Cuando las temperaturas fueron adecuadas (en el mes de octubre) se destaparon las planchas de acrílico correspondientes, por distintos tiempos según los tratamientos y una semana después se evaluó la germinación. Solamente se produjo germinación en aquellos casos en que se condujo luz mediante las planchas de acrílico desde la superficie hasta las semillas. Los

controles (las planchas no se destaparon) no germinaron, (Scopel *et al.*, 1991). Estos resultados demuestran que en la primera primavera después de su incorporación al suelo una buena parte de las semillas de chamico sólo requieren luz para germinar. Al mismo tiempo se encontró que durante la permanencia en el suelo la sensibilidad de las semillas de chamico a la luz cambia notablemente (FIG.5). Aunque todavía no tenemos un panorama completo acerca de estos cambios es claro que en algunos momentos las semillas adquieren en el suelo una hipersensibilidad a la luz. Esto implica que se puede observar además de la típica respuesta a bajas fluencias (LFR), cuya particularidad más notoria es la reversibilidad de los efectos del R por el RL, en una parte importante de la población se puede estimular la germinación a través de la respuesta a muy bajas fluencias (VLFR). Esta respuesta se satura con niveles bajísimos de P_{fr} de tal manera que se necesita solo la absorción de una pequeña cantidad de fotones. Cuando las semillas están tan sensibles a la luz que pueden ser estimuladas por la VLFR es suficiente una exposición a la luz solar de fracciones de segundo (FIG.5). En esos casos el tiempo que las semillas están expuestas al sol durante el movimiento del suelo que produce el arado a las velocidades que normalmente se desplazan los tractores es más que suficiente para formar el P_{fr} que se requiere para inducir la germinación.

Estos datos nos dicen que la luz puede ser una señal del laboreo del suelo. Esta señal es percibida por el fitocromo que pone en marcha una serie de transformaciones que culminan con una respuesta, la germinación. La luz no es la única señal de perturbación del suelo y estamos lejos todavía de conocerlas a todas y de entender como interactúan. Lo que con alguna certidumbre podemos presumir es que debería ser común que en condiciones naturales la germinación estuviera controlada por la interacción de varias señales antes que disparada por la acción de una sola.

Para una plántula joven, de poca altura y escasa aérea foliar, un factor de suma importancia para su supervivencia es la presencia cercana de plantas mayores que pueden sombrearla interfiriendo con sus posi-

bilidades de interceptar la luz indispensable para la fotosíntesis y de competir por otros recursos esenciales. Por esta razón la germinación en un sitio con una cobertura densa pone a las plántulas en una situación desfavorable y entonces un mecanismo que favorezca la germinación en lugares abiertos ofrece ventajas. La cobertura vegetal cambia significativamente dos factores ambientales de la mayor importancia: la luz y la temperatura. Al pasar a través del canopy la luz es alterada por absorción y reflexión de tal manera que disminuye la irradiancia y cambia la composición espectral. Este cambio se debe a que la clorofila absorbe mucho más en la banda del rojo (R, 600-700 nm) que en la del rojo lejano (RL, 700-800 nm). En consecuencia, la relación R:RL de la luz disminuye cuando es interceptada por las hojas. La disminución en la relación R:RL es percibida por el fitocromo (disminuye la relación P_{fr}/P_l) lo que inhibe la germinación de muchas especies, en este caso a través de la respuesta a bajas fluencias (LFR). La calidad de la luz es entonces una señal de la cobertura y otra vez el fitocromo es un sensor apto para vincular una etapa del ciclo con circunstancias ambientales especiales. También la temperatura cambia con la cobertura, la presencia del canopy disminuye la temperatura promedio y reduce la amplitud de la variación diaria. Este último factor es sumamente importante ya que las semillas de muchas especies requieren para germinar que durante un número variable de días se produzca una alternancia de temperaturas con amplitudes mínimas de 5 a 10 grados (Benech Arnold *et al.*, 1988).

La amplitud de la diferencia entre la temperatura máxima y la mínima es entonces otra señal del grado de cobertura. Muchas semillas tienen ambos requerimientos para germinar: un nivel relativamente alto de P_{fr} Y temperaturas alternadas. Un ejemplo de este último caso lo encontramos en *Ambrosia tenuifolia*, una especie indeseable en las pasturas naturales de la depresión del Río Salado. La germinación de las semillas de *A. tenuifolia* se produce en forma muy abundante cuando la cobertura es reducida por el pastoreo, labores mecánicas o por las grandes inundaciones que frecuentemente

ocurren en esa zona (Insausti y Soriano, 1989). Después de una inundación la germinación está fuertemente correlacionada con los sitios donde el suelo ha quedado descubierto (FIG.6) y esa relación puede explicarse por los requerimientos en P_{fr} y temperaturas alternadas de estas semillas (Tablas 2 y 3). Una evidencia directa de la participación del fitocromo en la detección de la cobertura vegetal por estas semillas la proporcionan los resultados de filtrar la luz solar impidiendo la llegada del rojo lejano a una parcela del pastizal con la vegetación intacta. Al eliminarse el RL el filtrado por las hojas no disminuye la relación R:RL como sucede cuando se trata de la luz solar sin modificar y por lo tanto las relaciones P_{fr}/P_t son suficientes para inducir la germinación, TABLA 4. Los requerimientos combinados de: exposición prolongada a las bajas temperaturas para disminuir suficientemente la dormición primaria y luego de luz y temperaturas alternadas para germinar determinan que las semillas de *Ambrosia tenuifolia*: (a) no germinen inmediatamente después de incorporarse al suelo en el otoño (por lo que disminuye el riesgo de muerte de plántulas por heladas) y (b) germinen abundantemente en primavera aunque principalmente en los lugares que han quedado sin cobertura vegetal por inundación, pastoreo o alguna otra forma de perturbación (Insausti, Soriano y Sánchez 1992).

Un factor de la mayor importancia para el éxito de la germinación es la profundidad en el perfil del suelo donde se encuentran ubicadas las semillas. La germinación desde profundidades excesivas implica desventajas para la plántula por el consumo de recursos y por el riesgo de encontrar algún problema de tipo mecánico o biótico. También en este caso la respuesta a las temperaturas alternadas pueden constituir una señal útil ya que la amplitud térmica disminuye en el suelo con la profundidad y por lo tanto las semillas con este requerimiento no van a germinar por debajo de determinada profundidad. Un ejemplo de ello lo encontramos en el sorgo de Alepo (*Sorghum halepense*), otra maleza importante de los cultivos de verano. Un porcentaje elevado (en general más del 70%) de las semillas de

esta especie se encuentran dormidas en el momento de incorporarse al suelo; con el transcurso del tiempo van perdiendo la dormición y adquieren la capacidad de ser estimuladas por las temperaturas alternadas TABLA 5 (Benech Arnold *et al.*, 1988). Un régimen adecuado es el de 9 horas/día a 30°C y 15 horas/día a 20°C. En esa condición sólo germinan a partir de la primavera y en los sitios donde el suelo no está cubierto por vegetación las semillas que se encuentran en los 5-7 cm superficiales del suelo FIG.7. Cuando se extraen cilindros de suelo conservando su estructura intacta y se los expone en condiciones controladas a un régimen de temperaturas alternadas (15 h 20°C/9 h 30°C) la germinación es uniforme en todo el perfil hasta los 25 cm de profundidad, mientras que cuando se los mantiene a 25°C constantes la germinación es mucho menor en general y además hay una diferencia significativa en el porcentaje de germinación entre los primeros 7 cm y profundidades mayores, FIG.7. Estos resultados demuestran, por una parte que cuando las semillas del sorgo de Alepo se encuentran a temperaturas alternadas son indiferentes a la profundidad y por lo tanto que la germinación reducida a >7cm de profundidad en el campo muy probablemente se debe al régimen térmico inadecuado y por otra que cuando la pérdida de la dormición es muy avanzada una parte de la población puede germinar a 25°C constantes pero que en esas condiciones se pone de manifiesto otro mecanismo de detección de la profundidad. Sobre este otro mecanismo no tenemos aún información suficiente.

Mecanismos fisiológicos de inducción de la germinación por la luz y las temperaturas alternadas en semillas con dormición impuesta por las cubiertas

La dormición de muchas de las semillas que responden a la luz y/o las temperaturas alternadas es impuesta por las cubiertas. En esos casos se considera que la inducción de la germinación depende de que se altere, en favor del crecimiento del embrión, el balance entre su fuerza expansiva y la resistencia mecánica que le oponen los tejidos que

lo rodean. Ese resultado se puede conseguir aumentando el potencial de crecimiento del embrión, disminuyendo la resistencia de las cubiertas o por ambas vías a la vez. En las especies más estudiadas el tejido que opone la resistencia más importante es el endosperma. Tal es el caso de *Datura ferox* y *D. stramonium* (Sánchez and de Miguel, 1985; Sánchez *et al.*, 1986) Sánchez *et al.*, 1990) así como el de otras especies. En *D. ferox* la formación de P_{fr} induce tanto el aumento del potencial de crecimiento del embrión como un ablandamiento del endosperma (Sánchez and de Miguel, 1985). Los procesos que determinan los cambios en el embrión en esta especie no se conocen. En cambio hemos avanzado en la investigación de los cambios en el endosperma. Las paredes celulares del endosperma tienen un contenido elevado de un polímero de manosa. Las uniones entre las unidades de manosa son β , 1-4 y es probable que algunas de ellas estén substituidas en la posición 6 con galactosa. Este tipo de manano, similar al que se almacena en las paredes del endosperma de las semillas de los dátiles confiere una dureza considerable a los tejidos. Tanto en las semillas de *D. ferox* como en las de *D. stramonium* hemos detectado una disminución substancial en el contenido de manano en las horas previas a la extrusión de la radícula (FIG.8), esa disminución es coherente con el aumento en la actividad de dos enzimas esenciales para la degradación de los mananos: β -mananasa y β -manohidrolasa (FIG.9).

La degradación de los mananos y el ablandamiento no se producen en todo el endosperma sino casi exclusivamente en la zona micropilar. Es decir en aquella parte del endosperma que rodea al ápice de la radícula. Esta es una pequeña parte del endosperma (menos de 1/60 del total) que comprende unas 800 a 1000 células. También en ese grupo de células es donde se produce con mayor intensidad el estímulo por el P_{fr} de la actividad de β -mananasa y β -manohidrolasa, FIG.10. El estímulo de la mananasa se produce casi exclusivamente en ese grupo de células. Es decir que los cambios mayores se dan sólo en las células que se oponen al crecimiento de la radícula. De alguna manera durante la ontogenia de las semillas se establecen las con-

diciones para que esas pocas células en una posición estratégica tengan un comportamiento diferenciado. Ese comportamiento diferenciado no se restringe a la degradación de los mananos; se producen cambios estructurales y funcionales muy profundos: se degradan y vacuolizan los cuerpos proteicos, se reducen los liposomas y aumentan las endomembranas, FIG.11 (Mella *et al.*, 1993). Se transforman células de reserva en células metabólicamente activas. Hasta que punto todas esas transformaciones están solamente relacionadas con el ablandamiento del endosperma o si además cumplen alguna otra función es incierto. En el embrión solamente hemos detectado cambios ultraestructurales en un pequeño grupo de células de la caliptra.

En el caso de la germinación de las semillas de *D. ferox* hemos visto que en el campo sufren un número de cambios que se traducen en modificaciones de sus respuestas a la luz. Cuando la sensibilidad a la luz, el régimen de temperaturas y la disponibilidad de agua lo permiten una perturbación del suelo que permite la llegada de una cantidad, aunque sea reducida, de fotones desencadena en un grupo aparentemente limitado de células los cambios a nivel molecular y fisiológico que producen la germinación. Tenemos una descripción muy superficial de estos procesos pero aún frente a esta imagen tan limitada es difícil no experimentar una sensación de asombro ante la complejidad y sofisticación de esos mecanismos y del ajuste con el ambiente que resulta de ellos.

La respuesta a la luz no es necesariamente la única que puede determinar la germinación del chamico en el campo ya que si pierden suficientemente la dormición primaria pueden germinar en oscuridad pero tenemos muy poca información acerca de las condiciones que se requieren para que ello ocurra. No habría por que esperar una complejidad menor que en el caso de la respuesta a la luz.

Reacciones de las plantas frente a la presencia de vecinas: el alargamiento de los tallos

La presencia de individuos vecinos afecta la fisiología y la morfología de las plantas de muchas maneras. Las respuestas a la

densidad incluyen cambios en procesos vegetativos y reproductivos (Sánchez *et al.*, 1993) (TABLA 3), uno de los cambios más característicos y fáciles de observar es el del crecimiento en altura. Al aumentar la proximidad de las plantas se incrementa la tasa de alargamiento de los tallos y los individuos son más altos que en el caso de crecer aislados. Durante mucho tiempo se pensó que esa respuesta era el resultado del sombreado por las hojas de las plantas vecinas (Smith, 1982). Como hemos visto al pasar la luz por las hojas disminuye la relación R/RL y por ende P_f/P_t . Modificando experimentalmente el estado del fitocromo se producen resultados coherentes con este esquema (Downs *et al.*, 1957; Smith, 1982). Si las respuestas a la densidad se produjeran solamente de esa manera el aumento en altura de una planta se produciría siempre *después* de que otros individuos estuvieran disminuyendo sus posibilidades de captar la luz y probablemente otros recursos. Nuestro grupo de trabajo encontró que las plantas pueden responder a la densidad *antes* de que las vecinas sombreen sus hojas (Ballaré *et al.*, 1987; 1988; 1989; 1990; Casal *et al.*, 1986). Esta percepción temprana de la presencia de vecinas se produce por los cambios en la relación R/RL de la luz reflejada en las hojas y que se manifiesta antes en la luz que se propaga horizontalmente. La geometría de los entrenudos favorece la absorción de esa luz y por lo tanto en las dicotiledóneas los cambios en los tallos se producen antes que en las hojas, FIG. 12. Las señales tempranas de la presencia de plantas cercanas ponen en marcha cambios morfológicos y fisiológicos que pueden favorecer a esos individuos frente a la competencia que se aproxima antes de que los recursos se tornen escasos por la competencia. La demostración de la percepción anticipada de la densidad ha permitido un enfoque diferente y más rico del que se disponía anteriormente sobre la interacción entre plantas y además ha planteado algunos interrogantes sobre puntos fundamentales. Por ejemplo si bien es fácil aceptar que el alargamiento más rápido de los entrenudos puede darle ventajas en un ambiente natural a los individuos que reaccionan antes o con más intensidad no está claro cuál puede ser el impacto de esas res-

puestas en plantas cultivadas que reaccionan todas aproximadamente al mismo tiempo y con parecida intensidad (Sánchez *et al.*, 1993).

Las respuestas a las señales del ambiente y la adaptación: un largo camino por delante

En cualquier ambiente los factores capaces de decidir el mayor o menor éxito de una población vegetal pueden ser muy numerosos. El hecho de que podamos identificar respuestas de las plantas a algún parámetro especial vinculado con alguna característica particular de ese medio no nos permite establecer sin más su valor adaptativo. Aún cuando la respuesta parezca ventajosa no hay que perder de vista que los experimentos ecofisiológicos se realizan en momentos definidos del ciclo, por períodos relativamente cortos y de ellos no se desprende, por lo general, cuál sería el resultado en otras circunstancias. Para establecer el valor adaptativo de los mecanismos que describimos se requiere analizar cuál es el impacto sobre la adecuación (fitness).

Necesitamos saber en qué medida la detección de la presencia de vecinos a través del fitocromo (u otro fotorreceptor) modifica la capacidad de esas plantas de producir semillas y/o la calidad de las semillas que producen. En otras palabras los fisiólogos que estudiamos la fotomorfogénesis tenemos que asociarnos más estrechamente con los ecólogos que estudian los factores que influyen sobre la adecuación de las poblaciones para determinar cómo se modifica la adecuación de poblaciones naturales por la acción de los mecanismos que estudiamos y qué importancia tienen en los distintos casos las variaciones genéticas intra e interespecíficas. También tenemos que asociarnos con los agrónomos y fisiólogos que estudian los cultivos para determinar cuál es el impacto de los procesos fotomorfogénicos sobre los componentes del rendimiento. En el caso de las plantas cultivadas no es seguro que el mejoramiento genético haya borrado por completo respuestas a la densidad que pudieron representar alguna ventaja para esas especies cuando debían competir en su ambiente original pero que en

una situación de cultivo donde se controlan las malezas y las plagas, se fertiliza y en algunos casos se riega pueden no ser ventajas y aún contraproducentes para obtener mayores rendimientos.

El entusiasmo que nos provoca desenmascarar la relación entre las señales y las respuestas, con toda su sofisticación, no puede hacernos perder de vista que es el comienzo del camino.

BIBLIOGRAFIA

- BALLARÉ, C.L., R.A.SÁNCHEZ, R.A., A.L.SCOPEL, J.J.CASAL, and C.M.GHERSA. 1987. *Plant, Cell and Environment*, 10: 551-557.
- BALLARÉ, C.L., R.A.SÁNCHEZ, A.L.SCOPEL and C.M. GHERSA. 1988. *Oecologia* 76: 288-293.
- BALLARÉ, C.L., A.L.SCOPEL, and R.A.SÁNCHEZ. 1989. *Plant Physiol.* 89: 1324-1330.
- BALLARÉ, C.L., A.L.SCOPEL and R.A.SÁNCHEZ. 1990. *Science* 247: 329-332.
- BENECH ARNOLD, R.L.; GHERSA, C.M., SÁNCHEZ, R.A. and GARCÍA FERNANDEZ, A.E. 1988. *Functional Ecology*, 2, 311-318.
- CASAL, J.J, R.A. SÁNCHEZ, and V.A. DEREGIBUS. *Expt. Environm. Bot.* 26: 365-371.
- DE MIGUEL, L. and SÁNCHEZ, R.A. 1992. *Journal of Experimental Botany*, 43, 969-974.
- DOWNS, R.J., S.B.HENDRICKS, and H.A. BORTHWICK. 1957. *Botanical Gazette.* 118: 199-208.
- SÁNCHEZ, R. A., DE MIGUEL, L. C., and MERCURI, O. 1986. *Journal of Experimental Botany*, 37, 1574-80.
- SÁNCHEZ, R. A., SUNELL, L., LABAVITCH, J. and BONNER, B. A. 1987. (abstract N° 711). *Plant Physiology*, 83, S-118.
- SÁNCHEZ, R. A., SUNELL, L., LABAVITCH, J., and BONNER, E *Plant Physiology*, 93, 89-97.
- SÁNCHEZ, R.A., CASAL, J.J., BALLARÉ, C.L. and SCOPEL, A.L. *International Crop Science I. D.Buxton et al. (eds), Crop Science Society of América, Madison WI, USA (en prensa).*
- SCOPEL A.L., BALLARÉ, C.L. and Sánchez, R.A. 1991. *Plant, cell and Environment*, 14, 501-508.
- SORIANO, A., SÁNCHEZ, R.A. and EILBERG, B.A. 1964. *Canadian Journal of Botany*, 42, 1189-1203.
- SMITH, H. 1982. *Annu.Rev. Plant Physiol.* 33: 481-518.
- TAYLORSON, R.B. 1970. *Weed Science* 18, 265-269.