



Universidad Central de Venezuela
Facultad de Agronomía
Escuela de Agronomía
Departamento de Agronomía



**Evaluación de algunas características morfofisiológicas y
viabilidad de semillas de dos accesiones de paja americana**

Bra. Carmen Gómez

Tutora: Aida Ortiz

Maracay, Abril 2016



Universidad Central de Venezuela
Facultad de Agronomía
Escuela de Agronomía
Departamento de Agronomía



**Evaluación de algunas características morfofisiológicas y
viabilidad de semillas de dos accesiones de paja americana**

Trabajo presentado como parte de los requisitos para optar al título de Ingeniero
Agrónomo Mención Zootecnia que otorga la Universidad Central de Venezuela

Bra. Carmen Gómez
Tutora: Aida Ortiz

Maracay, Abril 2016

APROBACIÓN DEL TRABAJO DE GRADO POR EL JURADO

Nosotros, los abajo firmantes, miembros del jurado examinador del Trabajo de Grado “ **Evaluación de algunas características morfofisiológicas y viabilidad de semillas de dos accesiones de paja americana**”, cuyo autora es la bachiller Carmen V. Gómez B, portadora de la cedula de identidad **17.985.507**, certificamos que lo hemos leído y que en nuestra opinión reúne las condiciones necesarias de originalidad y es satisfactorio en alcance y calidad de Trabajo de Grado para optar al título de **Ingeniero Agrónomo, Mención Zootecnia**.

Aída Ortiz Dominguez
C.I.V- 5.872.557
Tutora Coordinadora

Dayana Perez
C.I.V- 12.926.831
Jurado principal

Humberto Moratinos
C.I.V- 7.282.231
Jurado principal

DEDICATORIA

Dedico este esfuerzo personal y este logro académico:

A Dios todopoderoso por ser el inspirador de mi vocación hacia la Agronomía, por ayudarme a salir adelante en las circunstancias malas y por estar en los buenos momentos.

A Jesús de Nazaret, la virgen María y todos los Ángeles que me acompañan hoy, mañana y siempre con su amor, dando a conocer la verdad y haciendo justicia.

A mis padres en especial a Marlene Briceño por darme la vida y su ayuda.

A mi abuela Ana Elvia Méndez (QEPD), por quererme y por ser unos de los pilares fundamentales en todo lo que soy.

A mi familia: tíos, primos, hermanos, sobrinos, padrinos y sobre todo a mi tío (Jesús Briceño) y tía (Leticia Pérez) por brindarme su apoyo en mis estudios.

A mi amor (Ángel Naranjo), por tu paciencia y comprensión, preferiste sacrificar tu tiempo para que yo pudiera cumplir con el mío. Por tu bondad y esfuerzo me inspiraste a ser mejor para ti y para las demás personas, ahora puedo decir que esta tesis lleva mucho de ti.

A los profesores de esta casa de estudio de la Fagro-UCV, al personal administrativo, obreros, amigos y compañeros de estudios, que de alguna u otra forma me ayudaron a lo largo de mi carrera.

AGRADECIMIENTO

Quiero agradecer:

A Dios padre celestial y a nuestro sr. Jesucristo.

A mis padres Marlene Briceño y Williams Gómez (que Dios lo tenga en su gloria).

A mi abuela Ana Elvia Méndez que hoy no puede estar conmigo, pero que siempre me cuida y acompaña.

A mi familia en especial agradecimiento a mi tío Jesús Briceño y a mi tía Leticia Pérez.

A mí amado Ángel Naranjo, gracias por estar a mi lado.

A mi tutora, la profesora Aida Ortiz por brindarme la oportunidad y confianza de trabajar en este proyecto.

Al Ingeniero Agrónomo Gabriel Díaz por sus orientaciones, ayuda y consejos en la realización de mi trabajo de grado.

A mis compañeros de estudios que me prestaron su colaboración en el transcurso de la carrera y en especial agradecimiento a mis amigas Zuney Carolina González y Ana Beatriz Monroy por su apoyo.

A la Universidad Central de Venezuela y al Departamento e Instituto de Agronomía por darme la oportunidad de trabajar en esta área de Fitotecnia, sin olvidar de agradecerle también al Instituto de producción Animal, el área de mi mención de Zootecnia, ya que sin haber realizado mi trabajo de grado en ese departamento, me brindaron las herramientas para mi formación académica.

A la profesora que fue jefa de la sección de ovinos (Leyla Ríos) por su cariño y aprecio.

A todo el personal que labora en el laboratorio de semillas: técnico Marlene Peñalosa y en el laboratorio de malezas: la profesora Sandra Torres, la Ingeniero Agrónomo Yazmilet Tiberio.

RESUMEN

La paja americana (*Echinochloa colona* L. Link) es una de las principales malezas en el cultivo de arroz en Venezuela ya que reduce el rendimiento del cultivo y es a la vez hospedante de plagas. El objetivo de este trabajo fue evaluar algunas características atribuibles al crecimiento y adaptabilidad de plantas de una accesión resistente (R) y otra susceptible (S) a herbicidas, así como determinar la evolución de la germinación y latencia de semillas entre éstas. Se utilizaron las accesiones EC33P R a cyhalop-butilo y propanil y EC114A S a ambos herbicidas. Se establecieron dos experimentos, el primero de caracterización y multiplicación de semilla con dos tratamientos EC114A y EC33P, bajo un diseño completamente aleatorizado con 10 repeticiones en un invernadero de ambiente controlado, evaluándose la evolución de la altura de planta hasta el ápice de la hoja más larga (cm) y número de macollos por planta cada 7 días comenzando desde los 26 (días después del trasplante, DDT) hasta los 75 DDT, días a floración (DDT), número de hojas en el tallo principal, peso de las semillas por planta (g) y número de semillas por planta. Un segundo experimento se estableció para evaluar germinación y latencia. Los tratamientos fueron las semillas de las dos accesiones R y S, que se colocaron en cápsulas de Petri bajo un diseño completamente aleatorizado con 10 repeticiones. Las cápsulas de Petri se ubicaron en una cámara de germinación a una temperatura de $24^{\circ}\text{C} \pm 3^{\circ}\text{C}$ y una humedad relativa de $85\% \pm 5\%$. Se evaluó el porcentaje de germinación (%) cada 15 días después de la cosecha (DDC) hasta que las semillas alcanzaron 80% de germinación, considerando que en ese momento la semilla había roto latencia (prueba evaluada hasta 75 DDC). La germinación se evaluó a través del conteo de plántulas normales a los 7 y 15 días después de la siembra. Las semillas que no germinaron en esta prueba fueron usadas para evaluar su viabilidad con tetrazolio, determinando si estaban latentes (embrión teñido de rojo) o muertas (sin coloración). Los resultados revelaron que la accesión R al principio de su ciclo mostró menor altura que la S pero al final fue 43,60 cm más alta que la S ($P < 0,01$). No hubo diferencias estadísticas entre el número de macollos entre la R y S en todas las fechas evaluadas. La accesión R tuvo al final del ciclo cinco hojas más que la S ($P < 0,01$). La R floreció más tardíamente que la S. Las longitudes de panículas entre R y S fueron similares. La accesión R tuvo mayor peso y número de semillas por planta que la S ($P < 0,01$). La accesión S tuvo un patrón de germinación diferente a la R, rompiendo la latencia a los 30 DDC, mientras que la R nunca alcanzó el 80 % de germinación durante el desarrollo de esta investigación. La accesión R mostró un patrón de germinación sinusoidal, arrancando desde 0 DDC con 50% de germinación contrario a S que arrancó con 7,5%, pero subiendo y bajando los porcentajes de germinación pero nunca mayor de 70%. Estos resultados indican que las accesiones R y S presumiblemente son dos poblaciones diferentes de la especie *E. colona* ya que han desarrollado mutaciones donde tienen permitido la evolución de la resistencia a herbicidas y que también han influido en su crecimiento y adaptabilidad.

Palabras claves: Arroz, *Echinochloa colona*, paja americana, germinación, viabilidad, resistencia a herbicidas.

ABSTRACT

The junglerice (*Echinochloa colona* L. Link) is one of the main weeds in the rice cultivation in Venezuela since it reduces the yield of the cultivation and is simultaneously host of pest. The objective of this work was to evaluate some characteristics attributable to the growth and adaptability of plants of resistant (R) and susceptible (S) to herbicides accessions, as well as to determine the evolution of the germination and seeds dormancy. There were used the EC33P accession resistant (R) to cyhalop-butilo and propanil, and EC114 accession susceptible (S) to both herbicides. There were established two experiments, the first one of characterization and multiplication of seed with two treatments EC114A and EC33P, under a design completely randomized with 10 repetitions in a greenhouse with controlled ambience. It was evaluated the evolution of the height of plant up to the apex of the longest sheet (cm) and number of tillers by plant every 15 days beginning from the 26 (some days after the transplant, DDT) up to 75 DDT, days to flowering (DDT), number of leaves in the main stem, weight of the seeds for plant (g) and number of seeds for plant. The second experiment was established to evaluate germination and dormancy. The treatments were the seeds of two agreements R and S, which were placed in capsules of Petri under a design completely randomized with 10 repetitions. The Petri capsules were located in a germination camera to a temperature of $24^{\circ}\text{C} \pm 3^{\circ}\text{C}$ and relative moisture of $85\% \pm 5\%$. There was evaluated the percentage (%) of germination every 15 days after the harvest (DAH) until the seeds reached 80 % of germination, thinking that in this moment the seed had broken dormancy (test evaluated up to 75 DAH). The germination was evaluated across the count of normal seedlings to 7 and 15 days after the sowing. The seeds that did not germinate in this test were used to evaluate its viability with tetrazolium, determining if they were dormancies (red colored embryo) or dead (without coloration). The results revealed that R accession at the beginning of its cycle showed less height than the S but in the end it was 43.60 cm higher than the S ($P < 0.01$). There were no statistical differences between the number of tillers between the R and S in all the evaluated dates. The R accession had at the end of the cycle five sheets more than the S ($P < 0.01$). The R accession flowered more lately than the S. The panicles lengths between R and S they were similar. The R took major weight and number of seeds as a plant than the S ($P < 0.01$). The S accession had a pattern of germination different from the R accession, breaking the dormancy to 30 DAH, while R it never reached 80 % of germination during the development of this investigation. The R accession proved to be a germination boss sinusoid, starting from 0 DAH with 50 % of germination opposite to the S that started with 7.5 %, but raising and lowering the percentage of germination but never major than 70 %. These results indicate that the R and S accessions possibly there are two populations different from the species *E. colona*, probably that mutations that have allowed the evolution of herbicide resistant have also influenced its growth and adaptability.

Key words: Rice, *Echinochloa colona*, junglerice, germination, viability, resistance to herbicides.

TABLA DE CONTENIDO

APROBACIÓN DEL TRABAJO DE GRADO POR EL JURADO	iii
DEDICATORIA.....	iv
AGRADECIMIENTO	v
RESUMEN	vi
Palabras claves:.....	vi
ABSTRACT	vii
TABLA DE CONTENIDO	viii
LISTA DE FIGURAS	x
LISTA DE ANEXOS.....	xi
INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVOS	2
Objetivo General.....	2
Objetivos específicos.....	2
ANTECEDENTES DE LA INVESTIGACIÓN	3
Generalidades.....	3
FISIOLOGÍA DE LA SEMILLA.....	4
LATENCIA DE LAS SEMILLAS.....	5
GERMINACIÓN DE LAS SEMILLAS.....	12
PRUEBA DE DETECCIÓN DE VIABILIDAD DE LA SEMILLA	13
DISTRIBUCIÓN DE <i>E. colona</i>	13
BIOLOGÍA	14
UBICACIÓN TAXONÓMICA.....	14
DESCRIPCIÓN BOTÁNICA	15
Resistencia de malezas a herbicidas	17
Resistencia de la paja americana a herbicidas.....	20

RESISTENCIA DE MALEZAS A HERBICIDAS	20
CARACTERÍSTICA DE LOS HERBICIDA FENOXAPROP-ETILO Y CYHALOFOP-BUTILO	21
ADAPTABILIDAD DE MALEZAS	23
MATERIALES Y MÉTODOS.....	25
MULTIPLICACIÓN DE SEMILLAS	25
VIABILIDAD DE LAS SEMILLAS.....	27
PRUEBA DE GERMINACIÓN.....	27
PRUEBA BIOQUÍMICA DE VIABILIDAD	28
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....	28
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	29
Características morfofisiológicas	29
GERMINACIÓN Y LATENCIA	35
CONCLUSIONES.....	39
RECOMENDACIONES.....	39
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	40
ANEXOS	60

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Evolución de la altura de planta hasta la hoja más larga de dos accesiones de E. colona, una resistente a herbicida (R) y otra susceptible (S). _____30
- Figura 2. Evolución del número de macollos por planta de dos accesiones de E. colona, una resistente a herbicida (R) y otra susceptible(S) _____31
- Figura 3. Número de hojas en el tallo principal al momento de la cosecha de dos accesiones de E. colona una resistente a herbicida (R) y otra susceptible (S). Promedios barras con letras iguales no difieren estadísticamente según la prueba de Tukey ($P \leq 0,05$). _____32
- Figura 4. Días a floración (días después del trasplante) en el primer y último macollo de dos accesiones de E. colona, una resistente a herbicida (R) y otra susceptible (S). Promedios barras con letras iguales no difieren estadísticamente según la prueba de Tukey ($P \leq 0,05$). _____33
- Figura 5. Longitud de la panícula del tallo principal al momento de la cosecha de dos accesiones de E. colona una resistente a herbicida (R) y otra susceptible (S) _____33
- Figura 6. Peso de semillas por planta al momento de la cosecha de dos accesiones de E. colona una resistente a herbicida (R) y otra susceptible (S) _____34
- Figura 7. Número de semillas por planta al momento de la cosecha de dos accesiones de E. colona una resistente a herbicida (R) y otra susceptible (S) _____35
- Figura 8. Evolución del porcentaje de germinación de dos accesiones de E. colona, EC114A susceptible y EC33P resistente a herbicidas. _____36
- Figura 9. Evolución del porcentaje de latencia evaluado a través de la prueba de viabilidad con tetrazolio de las accesiones de E. colona EC114A susceptible y EC33P resistente a herbicidas. _____37

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Resultados del análisis de varianza y prueba de medias de los datos de altura de planta hasta la hoja más larga de dos accesiones de E. colona, EC114A susceptible y EC33P resistente a herbicidas. _____	<u>61</u>
Anexo 2. Resultados del análisis de varianza y prueba de medias de los datos de número de macollos por planta hasta la hoja más larga de dos accesiones de E. colona, EC114A susceptible y EC33P resistente a herbicidas. _____	<u>61</u>
Anexo 3. Resultados del análisis de varianza y prueba de medias de los datos de días a floración del primer y segundo macollo, longitud de la panícula, peso de granos/planta y número de granos/planta de dos accesiones de E. colona, EC114A susceptible y EC33P resistente a herbicidas. _____	<u>61</u>
Anexo 4. Revisión del experimento. _____	<u>62</u>
Anexo 5. Entresaque de plántulas de E. colona en cada pote (unidad experimental). _____	<u>62</u>
Anexo 6. Macollamiento de las accesiones de E. colona evaluadas en este experimento. _____	<u>63</u>
Anexo 7. Vista del experimento sobre multiplicación de semillas de las accesiones de E. colona evaluadas en este trabajo de investigación. _____	<u>63</u>
Anexo 8. Medición de la altura de planta y número de macollos en plantas de E. colona. Las plantas se cubrieron con tela de tul para garantizar la recolección de las semillas de cada tratamiento. _____	<u>64</u>
Anexo 9. Cámara de germinación a $30^{\circ} \pm 3^{\circ}\text{C}$. _____	<u>64</u>
Anexo 10. Pruebas de germinación de las accesiones EC114A (S) y EC33P (R) de E. colona. _____	<u>65</u>
Anexo 11. Prueba de viabilidad con tetrazolio en las accesiones EC114A (S) y EC33P (R) de E. colona. _____	<u>66</u>
Anexo 12. La semilla del lado izquierdo está viva (embrión coloreado de rojo) y la de la derecha está muerta (embrión no coloreado). _____	<u>66</u>

INTRODUCCIÓN

Las malezas o malas hierbas, se le llaman a las plantas que crecen donde no son deseadas. Son por lo tanto, malezas las especies vegetales que afectan la estética de un parque, la navegabilidad de un río o lago, la calidad de la dieta del ganado o la productividad de los cultivos (Fischer, 1997).

E. colona representa uno de los problemas severos de la agricultura mundial ya que su acción invasora facilita su interferencia con los cultivos y a la vez se comportan como hospedantes de plagas como de *Tagosodes oryzicola* Muir (Sogata o cigarrita del arroz) transmisor de la enfermedad del virus de la hoja blanca en plantaciones de arroz (González *et al.*, 1983), organismos fitopatógenos (nemátodos, bacterias, virus y hongos) y en algunos casos producen aleloquímicos que interfieren en el crecimiento normal del cultivo (Faro *et al.*, 1988).

Las zonas de producción agrícolas del país se ven altamente afectadas por esta limitante, ya que por estar ubicado dentro de la franja tropical presenta condiciones ambientales que permiten un hábitat de crecimiento ideal para una gran diversidad de especies en especial para la paja americana, las cuales se desarrollan en forma más rápida y vigorosa, produciendo varias generaciones en un año y por lo tanto un gran número de individuos por unidad de superficie (Martínez y Alfonso, 2003).

La resistencia de malezas a herbicidas produce insostenibilidad de los sistemas de cultivos, aumentando las fallas en el control y por ende incrementando sus costos de producción. Las accesiones resistentes pueden o no tener diferentes adaptabilidades al agroambiente comparado con las susceptibles. La germinación de sus semillas puede verse afectada positiva o negativamente por la selección de estas accesiones resistentes a herbicidas (Ortiz y López, 2014).

El interés en realizar este estudio en paja americana, es para comparar algunos atributos de crecimiento y adaptabilidad de dos accesiones de *E. colona*, una de comprobada resistencia

a herbicida y otra susceptible, desarrolladas bajo condiciones de invernadero, con el fin de utilizar la información generada en programas de manejo integrado de malezas en el cultivo de arroz.

OBJETIVOS

Objetivo General

Evaluar algunas características morfofisiológicas de *E. colona* durante la multiplicación de semilla y determinar la viabilidad de diásporas de dos accesiones, una resistente y otra susceptible a herbicidas del germoplasma del proyecto Manejo Integrado de Malezas de Arroz (MIMA) FAGRO-UCV.

Objetivos específicos

1. Medir algunas características morfofisiológicas de las plantas de dos accesiones de *E. colona*, uno con resistencia a cyhalofop-butilo y propanil, y otro susceptible a estos herbicidas, durante su multiplicación en un invernadero.
2. Determinar la evolución de la germinación en las semillas y ruptura de latencia de dos accesiones de *E. colona* desde la cosecha hasta tres meses después, con intervalos de 15 días.

ANTECEDENTES DE LA INVESTIGACIÓN

Generalidades

El arroz (*Oryza sativa L.*) es el alimento básico para más de la mitad de la población mundial, aunque es el más importante del mundo si se considera la extensión de la superficie en que se cultiva y la cantidad de gente que depende de su cosecha. A nivel mundial, este rubro ocupa el segundo lugar después del trigo en superficie cosechada, pero si consideramos su importancia como cultivo alimenticio, el arroz proporciona más calorías por hectárea que cualquier otro cultivo de cereales. Además de su importancia como alimento, proporciona empleo al sector de la población rural mayormente en la parte de los países asiáticos, pues es el cereal típico del Asia meridional y oriental, aunque también es ampliamente cultivado en África y en América, y no sólo ampliamente sino intensivamente en algunos puntos de Europa meridional, sobre todo en las regiones mediterráneas (Sanint, 2010).

El arroz es el segundo cereal de mayor importancia en Venezuela después del maíz. En el 2014 la producción en Venezuela fue de 1.276.330 toneladas cosechadas en 238.401 ha con un promedio de 5354 kg/ha y un consumo per cápita 22,9 kg (año 2013) (FEDEAGRO, 2016).

Estudios generados sobre el periodo crítico del arroz por las malezas han permitido establecer que el mismo se encuentra entre 30 y 45 días de germinación en las épocas de verano (abril a julio) y entre los 45 y 60 días para la época de invierno (diciembre a febrero). Estos resultados indican la necesidad de mantenerse libre de malezas primordialmente en los cultivos de arroz a partir de los primeros 45 y 60 días después de la germinación en épocas de verano e invierno y así poder alcanzar los máximos rendimientos agrícolas y disminuir los costos de producción (Meneses *et. al* 2001).

FISIOLOGÍA DE LA SEMILLA

La semilla es el producto de la fertilización del óvulo de la flor, en el cual las gimnospermas son desnudas, mientras que en las angiospermas las semillas se forman dentro de un ovario. Cuando la semilla alcanza la madurez fisiológica es separada de la planta madre y eventualmente podría germinar y dar un nuevo individuo (Bradbeer, 2013).

La longevidad, es el tiempo que pueden mantenerse viva la semilla bajo unas determinadas condiciones de temperaturas y contenido de humedad de un lote de semillas, hace referencia a su capacidad de germinar y de originar plántulas normales en condiciones ambientales favorables. Semilla viable es la que tiene la capacidad de producir una plántula normal y semilla no viable es cuando tiene deficiencias u otras alteraciones de tal naturaleza que impide el desarrollo en una plántula normal (Pérez y Pita, 2001). La longevidad de las semilla se podría describir en tres categorías: microbióticas (ciclo de vida de hasta 3 años; mesobióticas (3 a 15 años) y macrobióticas (15 a 100 años), esta clasificación no está muy aceptada actualmente, también se explica, que la longevidad de las semillas se ven afectada por las condiciones ambientales y el enterramiento en el suelo (Bewley et al., 2012).

Por 50 años fue conducido un estudio para determinar la longevidad de 17 especies de malezas, donde fueron enterrados paquetes de semillas a 2 y 15 cm de profundidad y fueron recuperadas a los 0,7; 1,7; 2,7; 3,7; 4,7; 6,7; 9,7; 19,7 y 24,7 años más tarde. Se determinó la viabilidad con la prueba de tetrazolio. Después de 24,7 años enterradas (ADE), las especies que sus semillas no fueron viables son: *Galeopsis tetrahit* L., *Hordeum jubatum* L., *Elymus repens* (L.) Gould y *Avena fatua* L., y solo 11 especies tuvieron semillas viables luego de estos años de enterramiento, ellas son: *Dracocephalum parviflorum* Nutt (52%), *Rorippa palustris* (L.) Bess. (11 y 3 % a 2 y 15 cm, respectivamente); *Chenopodium album* L. (2,8%), *Polygonum aviculare* L. (2,8 a 15 cm); *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. (2,8%), *Matricaria discoidea* DC. (2,6%). *Potentilla norvegica* L. (2,3%), *Polygonum pensylvanicum* L. (1,1%); *Stellaria media* (0,4%), *Polygonum convolvulus* L. (0,3%) y *Spergula arvensis* L. (0,1%). La latencia a los 24,7 ADE fue muy baja (<10%)

para todas las especies excepto para *D. parviflorum* (99%), *C. bursa-pastoris* (40%), *R. palustris* (23% a 2 cm), *P. pennsylvanicum* (18%) y *P. norvegica* (14%) (Conn y Werding-Pfisterer, 2010).

El frío del suelo incrementa la longevidad de las semillas, observándose aun más en suelos congelados (McGraw y Day, 1997). Estudios mostraron que no hay relación entre la latencia inicial y la longevidad de las semillas (Conn and Farris, 1987).

LATENCIA DE LAS SEMILLAS

Una semilla latente es aquella que no tiene la capacidad de germinar en un específico momento, bajo algunas combinaciones de factores ambientales (temperatura, luz/oscuridad, oxígeno y/o humedad) que en otros casos son favorables para su germinación (Baskin y Baskin, 2001). La latencia primaria se desarrolla durante la etapa de maduración en la semilla en la planta madre (Hilhorst, 1995) y la latencia secundaria se alcanza una vez que la semilla ha entrado en quiescencia y vuelve adquirir latencia por alguna condición especial, pudiendo entrar en un ciclo *semilla latente-semilla no latente (quiescente)-semilla latente* (Baskin y Baskin, 2004). La semilla no latente es aquella que germina en un amplio rango de factores ambientales posible para su genotipo. La semilla quiescente es la que no está latente y no germina debido a que le falta el estado óptimo de uno o más factores ambientales de acuerdo a su genotipo (Baskin y Baskin, 2001).

Los científicos necesitan un sistema de clasificación jerárquico de clasificación de la latencia de las semillas. En tal sentido se ha modificado la versión del esquema desarrollado por la fisióloga rusa Marianna Nikolaeva. Las modificaciones incluyen tres capas jerárquicas (clases, nivel y tipo), encontrándose entonces que una clase puede contener niveles y tipos, y niveles pueden contener tipos. Este sistema incluye cinco clases de latencia: latencia fisiológica (LF): niveles profunda, intermedia y no profunda en función si responden a producir plántulas o no cuando el embrión es extraído, respuesta a ácido giberelico (AG) y respuesta a estratificación en frío o caliente; tipos 1, 2, 3, 4 y 5 (basado en los patrones de cambio en las respuestas fisiológicas a la temperatura durante el

período de latencia), latencia morfológica (ML): semillas con el embrión es pequeño (subdesarrollados) y diferenciado, es decir, cotiledón (es) e hipocótilo-radícula se pueden distinguir (No incluye semillas con embriones no diferenciados) (Baskin y Baskin , 1998); latencia morfofisiológica (LMF), latencia física (LY): es causada por una o más capas impermeables al agua de células en empalizada en la cubierta de la semilla o fruta (Baskin et al., 2000); y latencia combinada (FY+LF). No se incluye latencia mecánica ni química. LF (no profunda) es el tipo de latencia más común, ocurre en gimnospermas (Coniferales, Gnetales) y en la mayoría de los clados de angiospermas (Baskin y Baskin, 2004).

La latencia se debe a la acción de muchos genes cuantitativos influenciados sustancialmente por el ambiente durante el desarrollo de la semilla, y muestran un patrón fenotípico de variación continua (no discreta). Sin embargo, es controlado por genes nucleares y también por efecto materno en algunas especies y genotipos. Pueden ocurrir interacciones epistáticas entre loci (Li y Foley, 1997; Foley, 2001). De los genes con mayor variación genética, los que controlan la latencia probablemente son los más complicados (Van der Schaar *et al.*, 1997).

Hilhort (1993) hizo un modelo sobre el cambio del estado de latencia relacionado a la temperatura, en el cual señala que los fitocromos son formados en las membranas, cuando la temperatura es favorable a la germinación la membrana cambia permitiendo a los receptores moverse a la superficie donde son activados por los nitratos, se unen a los pigmentos receptores los cuales han sido activados por la irradiancia y se produce GA por el fitocromo y se unen en un complejo GA-receptor que produce una señal química que estimula la germinación, cuando las temperaturas son bajas o altas para la germinación por un extenso período de tiempo, promueve la síntesis de fitocromo (receptor), por lo tanto la semilla quiescente re-entra en el estado de latencia.

La temperatura controla la remoción de los factores inhibitorios de la germinación. Una vez que los inhibidores han sido removidos por efecto de la temperatura, las semillas pueden germinar bajo condiciones ambientales óptimas y la tasa de germinación es afectada luego por la temperatura. La influencia de la temperatura en la remoción de los factores

inhibidores de la germinación sigue un patrón de distribución normal dentro de la población de semillas (Favier, 1995).

La oscuridad es un factor asociado con el enterramiento de las semillas. La luz penetra a poco mm del suelo y la transmisión depende de las partículas, contenido de humedad y color del suelo. A mayor tamaño de partículas (Mandoli *et al.*, 1990) y suelos con colores claros, secos y profundos se logra más transmisión de luz en el perfil (Baskin y Baskin, 2001). Ejemplos clásicos del efecto de la oscuridad se pueden ilustrar con *Lactuca sativa* L. que germina a 2 cm pero no a 6 mm del suelo (Woolley y Stoller, 1978). Las semillas que germinan en oscuridad a una temperatura dada son inducidas en latencia secundaria si son mantenidas en oscuridad por un periodo prolongando a una temperatura inadecuada, no respondiendo a la luz roja ni tampoco al GA, llamándose este fenómeno skotodormancy (Powell *et al.*, 1983). Se ha evidenciado skotodormancy en *Lamium amplexicaule* L a 15°C (Taylorson y Hendricks, 1976); *Apium graveolens* L. (Biddington y Thomas, 1979). Este efecto de skotodormancy puede revertirse cuando las semillas son sometidas repetidamente a luz roja (Fielding *et al.*, 1992).

El enterramiento, en algunas especies, requiere de luz que está afectado por la relación Pfr (pigmento rojo lejano) a Pr (pigmento rojo). No obstante, la tasa de inducción de luz requerida para que la semilla germine, varía con las especies y depende del PRF preexistente en la semilla antes del enterramiento y la temperatura (la conversión de Pfr a Pr es más rápido en temperaturas altas que a bajas (Pons, 1991). El aumento de la sensibilidad a la luz significa que una breve exposición tales como los asociados con la labranza del suelo por la noche (vs en el día) disminuyó el porcentaje de germinación de semillas de malezas enterradas y el tipo y número de malezas que crecen en los campos (Hartmann and Nezadal, 1990).

La luz puede prevenir la germinación de semillas fotoblásticas negativas, es el caso de *Citrullus lanatus* que su germinación es inhibida por la luz blanca y roja lejana pero fue estimulada por la luz roja (Botha y Small, 1982a). El etileno puede revertir la germinación en semillas de *C. lanatus* que han sido afectada por la luz blanca (Botha *et al.*, 1982b) y

promover su germinación bajo oscuridad (Botha *et al.*, 1983). En algunas especies sus semillas no son afectadas por la luz filtrada a través del dosel (Gorski *et al.*, 1977). Esto no sorprende pero se ha relacionado que la luz roja lejana actúa como promotor (Dixit y Amritphale, 1996) y la luz roja como inhibidor de la germinación en pocas especies (Hilton, 1984a). Baja relación de rojo: rojo lejano decrece la germinación en semillas maduras de *Scabiosa columbiaria* y *Carlina vulgaris* entre 15 a 20°C; pero tiene poco efecto en la germinación de *Picris hieracioides* y *Daucus carota*. Por otra parte, se podría inducir en latencia secundaria por luz filtrada en el dosel en pocas especies, tal como se ha encontrado en *Bidens pilosa* que con solamente de 1 a 2 horas de luz filtrada por el dosel se indujo latencia secundaria (Fenner, 1980); *Avena fatua* (Hou y Simpson, 1990) y *Lactuca sativa* (Blaauw-Jansen, 1981) durante larga exposiciones a rojo lejano y luz filtrada en el dosel. La luz filtrada en el dosel pudiera inducir más sensibilidad de las semillas a otros factores tal como la humedad del suelo. En resumen, el rojo lejano de la luz con una baja amplitud de las fluctuaciones diarias de temperatura puede impedir la germinación de algunas semillas bajo el dosel de las plantas (Baskin y Baskin, 2001).

En el suelo se encuentran los gases ambientales oxígeno, dióxido de carbono y etileno, cada uno de ellos pueden influir en la latencia y/o germinación de las semillas. El oxígeno es requerido para romper (Brenann *et al.*, 1978) e inducir latencia (Vidaver and Hsiao, 1975) en semillas de muchas especies. Sin embargo, la anaerobiosis puede promover germinación en semillas latentes de algunas especies (Come *et al.*, 1985) o sustituye la estratificación fría (Come *et al.*, 1991). Las semillas de *Xanthium pensylvanicum* remojadas en agua a 23°C por 22 días y mantenidas bajo inundación por 4 días a esta temperatura germinó cerca de 100% a 23°C seguida de un día de estratificación fría, mientras que las semillas que no se les dio el día de estratificación germinaron 25% (Esashi *et al.*, 1978). La repuesta de semillas sin latencia a bajos niveles de oxígeno es variable. Mientras que *Poa annua* requirió 4,5 a 8% de oxígeno para germinar en 75%, *Chenopodium álbum* requirió 12 a 16% de oxígeno para dar una germinación similar (Mullverstedt, 1963).

Baja concentración de oxígeno puede causar que la semilla re-entre en un estado de latencia secundaria. La exposición de *Limnathes alba* Benth., a 2% de oxígeno por 9 días le indujo

latencia secundaria a las semillas (Nyunt and Grabe, 1987). Semillas de *Echinochloa crus-galli* fueron inducidas en latencia secundaria por deficiencia de oxígeno (sumergida en agua) a 25°C pero no a 7°C.; de hecho las semillas sumergidas a 7°C rompieron latencia (Honek y Martinkova, 1992). La latencia en las semillas de plantas anuales no está relacionada con la absorción de oxígeno en el suelo (Derx *et al.*, 1993).

Las semillas de algunas plantas acuáticas como *Zizania aquatica* L. (Simpson, 1996; Simpson, 2007), *Lilaeopsis masonii* Mathias & Constance (Baskin y Baskin, 2001) y *Myosurus sessilis* S. Watson (Griggs, 1976) rompen latencia bajo inundación. Por otro lado, *Typha latifolia* L. (Bonnewell *et al.*, 1983); *Fimbristylis littoralis* Gaudich. y *E. crus-galli*, podrían germinar bajo agua (Baskin y Baskin, 2001).

Los niveles de dióxido de carbono en el suelo dependen de la profundidad, temperatura, nivel de humedad, porosidad, cantidad de actividad biótica y tasa de intercambio gaseoso con el aire (Egley, 1986). Las semillas enterradas a 10 cm en el suelo están expuestas a alrededor 0,1% de dióxido de carbono (Richter y Markwitz, 1995). La concentración de dióxido de carbono aumenta con la profundidad en el perfil de suelo, pudiéndose encontrar 8% a 50 cm. También pudiera encontrarse 5 a 7% de dióxido de carbono a 20 cm cuando la actividad biológica es altamente activa en primavera y verano y 0,1 a 0,2% en otoño (Egley, 1986). En general, los niveles de dióxido de carbono entre 2 a 5% estimula la germinación (Taylorson, 1980). La estimulación por dióxido de carbono en semillas de *Helianthus annuus* podría ser debido a la promoción de la síntesis de etileno en la semilla (Corbineau *et al.*, 1990). No obstante, altos niveles de dióxido de carbono podrían inhibir la germinación de las semillas en gran número de especies (Roberts, 1972). El efecto del dióxido de carbono en la germinación eco-fisiológica está influenciado por otros factores ambientales y estado de latencia de las semillas (Baskin y Baskin, 2001).

Los niveles de hidratación de la semilla juegan un papel importante en la ruptura e inducción de latencia. Algunas semillas requieren estratificación fría para romper latencia. Algunas especies adquieren latencia en su almacenamiento seco y requieren de un mínimo de humedad de 30 a 40% para romper latencia. El potencial hídrico encontrado en algunos

suelos podría inducir latencia en las semillas (Baskin y Baskin, 2001). Usando polientigletol (PEG) a -0,8 Mpa en oscuridad a 15°C indujo latencia en *Chenopodium bonus-henricus* y en *Rumex crsipus* a 1,57 Mpa en luz a 15°C (Samimy and Khan, 1983). Las semillas de *Sisymbrium altissimum* tiene cubiertas muscilaginosa (Young and Evans, 1973), y el mucilago se expande en presencia de agua, formando una barrera a la entrada de oxígeno (Witztum *et al.*, 1969), lo cual podría inducir latencia secundaria a las semillas (Karssen, 1980). Alternancia de periodos húmedos y secos en la semilla parece ser requerido para romper latencia en las semillas con mucilago (Baskin y Baskin, 2001). La semilla puede rehidratarse y secarse varias veces en el suelo pero esto no afecta la tasa y porcentaje de germinación en la mayoría de las especies (Cock y Donald, 1973), tampoco induce latencia secundaria (Baskin y Baskin, 2001).

Muchos tipos de iones inorgánicos han sido estudiados para verificar su efecto sobre la germinación de las semillas, encontrándose que solo los nitratos y nitritos afectan significativamente los estados de latencia. Los iones de hidrogeno influncian la tasa y porcentaje de germinación pero no los estados de latencia (Baskin y Baskin, 2001). Por otra parte, usando nitrito a un pH de 3 se indujo la ruptura de latencia en semillas de arroz (Cohn *et al.*, 1983). Se ha demostrado que tanto el nitrato como el nitrito pueden romper latencia y/o promover la germinación en muchas semillas sensibles a la luz (Toole *et al.*, 1956), sin embargo, su efecto está influenciado por varios factores. Potasio, sodio y nitrato de amonio (10⁻¹ y 10⁻² M) y nitritos (10⁻² y 10⁻³ M) promueven la germinación de *C. bursa-pastoris* a temperaturas alternas pero no a temperatura constante (Popay y Roberts, 1970a), y nitrato de potasio (0,2%) estimulando la germinación de *Polypogon monspeliensis* en temperatura alternas pero no en constante (Toole, 1938).

El efecto del nitrato en la ruptura de latencia puede ser incrementado por varios factores ambientales. La germinación en un gran número de especies es aumentada por la luz, nitrato y alternancia de temperatura (Vincent and Roberts, 1977). La aplicación de nitrato de amonio en varios países ha mostrado la ruptura de latencia de *Avena fatua* y otras gramíneas pero no en especies dicotiledóneas (Cairns y Villiers, 1986). También se ha

encontrado que el boro estimula la germinación de semillas de *Themeda triandra* (Cresswell y Nelsen, 1977).

En el suelo hay numerosos compuestos que incluyen semillas, organismos del suelo, raíces de plantas y remanentes de plantas muertas. Estos compuestos podrían constituir unos potenciales estimuladores o inhibidores de la germinación, lo cual podría jugar un papel importante en el control de los tiempos de emergencia en el suelo. En una gran gama de suelos lixiviados y/o exudados de partes de plantas y raíces son capaces de inhibir la germinación de otros miembros de la comunidad (Baskin y Baskin, 2001). Lixiviados y/o exudados de malezas pueden inhibir la germinación de cultivos (Noor and Khan, 1994) y viceversa (Lockerman and Putnam, 1979). Estos compuestos colectivamente son llamados aleloquímicos y se hacen muchos esfuerzos en sus aislamientos e identificación. Muchos compuestos orgánicos liberados en el suelo inhiben la germinación en pruebas hechas en cápsulas de Petri (Chou y Patrick, 1976), sin embargo no han mostrado cambios en los estados de latencia de las semillas. No obstante, estos compuestos podrían jugar un rol en la inhibición de la germinación bajo otros factores ambientales que inducen latencia. El suelo puede tener acetaaldehidos, acetona y etanol que pueden inhibir la germinación (Holm, 1972), y etileno o propileno (análogo del etileno) que puede estimular la germinación (Taylorson, 1979).

Otros compuestos orgánicos, incluyendo a los pesticidas, estimuladores sintéticos de germinación, y herbicidas, son deliberadamente aplicados a la capa arable de los suelos, y pueden influir en la germinación de las especies de malezas y cultivos. Se ha encontrado que el DDT tiene un pequeño efecto en la germinación de las semillas de lima bean, cucumber, rye o squash (Hopkin and Toole, 1950), pero clorpirifos, dimetoato e iprodione inhiben la germinación de algunas semillas de malezas. Clorpirifos reduce la germinación de gramíneas y herbáceas anuales; dimetoato en gramíneas y seis herbáceas anuales, e iprodione en herbáceas perennes (Gange *et al.*, 1992).

Dependiendo del tipo de herbicida y las especies de plantas, la germinación de las semillas pueden verse incrementada, reducida o no afectada. El método de aplicación,

concentración, tiempo de exposición, otros compuestos aplicados en mezcla con el herbicida, y la temperatura al momento de la aspersión, podría afectar el % de germinación (Baskin y Baskin, 2001). SAN 9789 promueve la germinación de semillas de *L. sativa* en oscuridad (Widell *et al.*, 1985) y clomequat y daminozide induce latencia secundaria en *Barbarea stricta* y *B. vulgaris* (Hintikka, 1988). Los herbicidas podrían causar que los bancos de semillas de malezas del suelo tengan alta concentración de malezas tolerantes a herbicidas (Ball and Miller, 1990).

GERMINACIÓN DE LAS SEMILLAS

La germinación es un proceso complejo que incorpora una serie de eventos que comienzan con la absorción de agua por la semilla madura/seca y es completada con la aparición del embrión, en la mayoría de los casos protruye la radícula a través de la estructura(s) que cubren la semilla, luego continua con el crecimiento de la plántula. La emergencia de plántulas desde el suelo es algunas veces referido como germinación en el sentido agronómico, debido a que indica el establecimiento (Nonogaki *et al.*, 2010).

La germinación se inicia con la rápida absorción de agua por parte de la semilla seca (Fase I) hasta que las matriz y contenido de las células son completamente hidratadas. Esto es seguido por un periodo de absorción de agua limitada (Fase II), la cual permanece inalterada en semillas que no completan la germinación (semillas latentes o muertas). El incremento de la absorción de agua asociado con la fase III es inicialmente y brevemente, en relación con la finalización de la germinación, aunque esto es proporcionalmente una cantidad baja comparada con la fase I. El ligero aumento en el contenido de agua en esta fase es seguida por una absorción mucho mayor para que las células de la radícula y el resto de la plántula emerjan, debido a las divisiones mitóticas y expansión celular. El contenido celular de las semilla seca son establecidos antes del desarrollo, los cuales permiten una activación rápida de los eventos metabólicos con la rehidratación. Cómo estos componentes son utilizados durante la germinación aún está sujeto al debate científico, pero, parece que por ejemplo, todo lo que se requiere para síntesis de proteínas están en la semilla seca, mientras hay un gradual reemplazo por la síntesis de nuevo ARN (Bewley y Black, 2012).

El secado y la rehidratación de las semillas imponen un estrés considerable a los componentes de la célula. Tras la imbibición hay pérdidas de solutos indicando el daño temporal de las membranas. De las organelas, las mitocondrias son vitales para la eficiencia respiratoria y producción de energía, con el secado de las semillas son dañadas y su número reducido, durante la germinación se reparan y reemplazan. El ADN tampoco escapa sin daño a la severidad del secado y rehidratación, su reparación es de alta prioridad para las células. Entonces luego de la imbibición se debe realizar la síntesis de enzimas y componentes para limitar y reparar el daño celular (Nonogaki *et al.*, 2010).

PRUEBA DE DETECCIÓN DE VIABILIDAD DE LA SEMILLA

La manera de diagnosticar rápidamente si una semilla que no ha germinado, es viable o no, es utilizando la prueba de tetrazolio. En esta prueba se pueden cortar o pinchar los embriones y se remojan con una solución de 2,3,5 trifenil-2H-cloruro de tetrazolium (TTC) (Grabe, 1970). Los embriones vivos liberan iones de hidrogeno durante la respiración, los cuales se combinan con el TTC y crean el formazán, causando que se tornen rojos o rosados indicando que están vivos. Este método de determinar viabilidad trabaja con semillas latentes y quiescentes (Flemion y Poole, 1948). Otros métodos usados para determinar viabilidad de las semillas incluyen la prueba de actividad de catalasa y sustancias reducidas en lixiviados y conductividad de electrolitos en semillas embebidas (Freeland, 1976).

DISTRIBUCIÓN DE *E. colona*

E. colona es una planta reportada como nociva en muchos cultivos de importancia económica alrededor de 60 países (Holm *et al.*, 1991), originaria de la India hacia el sur del continente asiático y africano. A nivel mundial, está considerada dentro de las diez malezas más nocivas, y ampliamente distribuida en las regiones de clima tropical y subtropical del mundo, particularmente en África, Asia y Australia (De Wet *et al.*, 1983). También *E. colona* es reportada en 24 países que siembran arroz (Rao *et al.*, 2007). En América se la

encuentra desde el sur de Estados Unidos hasta Argentina (Fischer *et al.*, 1997). En Venezuela está distribuida en Guárico, Portuguesa, Apure y Barinas, especialmente en siembras de arroz, conocida como paja americana (Pacheco y Pérez, 1992).

E. colona se desarrolla y madura muy rápidamente cuando las condiciones edáficas son favorables bajo un amplio rango de nichos ecológicos, es adaptada a áreas soleadas o parcialmente sombreadas con suelos de arcillas calcáreas, limosos o arcillosos con alta retención de humedad (Manidool, 1992) y suelos fértiles y de textura pesada (Lazarides, 1980). La falta de medidas de cuarentenarias, el intercambio de materiales fuera de la frontera y las actividades humanas son las principales formas de dispersión de *E. colona* en áreas de cultivos (Hrusevar *et al.*, 2015). *E. colona* se ha reportado como maleza principal en yuca, cacao, coco, café, maní, maíz, arroz, sorgo, soya, tabaco y tomate (Waterhouse, 1993).

La supervivencia de *E. colona* bajo diversos hábitats ecológicos destaca su importancia como una seria amenaza en varios cultivos agronómicos y hortícolas en todo el mundo. La investigación sobre las variabilidades morfológicas, fisiológicas y genéticas en biotipos de *E. colona* de todo el mundo puede facilitar la comprensión de los mecanismos sobre su adaptación, la persistencia, y su importancia como una maleza nociva en diversas condiciones agroclimáticas. Por otra parte, más estudios deben llevarse a cabo para estimar la capacidad de adaptación y el impacto comparativo de *E. colona* en diferentes cultivos, C₃ y C₄, bajo diferentes regímenes de elevada concentración de CO₂ y de alta temperatura. (Peerzada *et al.*, 2016).

BIOLOGÍA

UBICACIÓN TAXONÓMICA

Pertenece al reino Plantae, sub-reino Tracheobionta, subdivisión Espermatofitas, división Magnoliofitas, clases Liliópsidas, subclase Commelinidae, orden Cyperales, familia

Poaceae/Gramineae, género *Echinochloa* P. Beauv., y especie *Echinochloa colona* (L.) Link (USDA, 2015).

DESCRIPCIÓN BOTÁNICA

E. colona como planta C4 es polimórfica y hexaploide con $2n=54$ (Yabuno, 1962). Es una planta anual con hábito de crecimiento prostrado, erecta, con poca profundidad de raíces y ocasionalmente se comporta como perenne y puede crecer hasta alcanzar un metro o más de altura (Hrusevar *et al.*, 2015). Las plántulas son frecuentemente planas y en rosetas sin tricómas (Zimdahl *et al.*, 1989). El tallo de *E. colona* es verde, rojo-púrpura, oscuro, erecto, ascendente o decumbente, frecuentemente ramificado desde la base con pelos radicales en los nudos inferiores (Wagner *et al.*, 1999; Hrusevar *et al.*, 2015). La inflorescencia de *E. colona* es verde con tinte púrpura, erecta, de 5 a 10 cm de longitud con ramas estrechas, extendidas, ascendente o algunas veces con racimos extendidos unidos al eje primario (Hrusevar *et al.*, 2015). Sus espiguillas son verdes o purpuras, llenas, 2,5 a 3,5 mm de largo, aguda y sin aristas, usualmente con un arreglo en cuatro filas irregulares (De Wet *et al.*, 1983; Wagner *et al.*, 1999). Estas características morfológicas tienden a parecerse al arroz y causa problemas durante su erradicación en las etapas tempranas de crecimiento (Galon y Agostinetto, 2009; Catindig *et al.*, 2011). Sin embargo, *E. colona* carece de lígula y aurículas que si tienen las plantas de arroz (Fischer, 1997). Además, es muy difícil separar mecánicamente las semillas de arroz de la maleza, lo que contamina nuevos campos de arroz (Greesel, 2002).

Biología reproductiva

E. colona se propaga generalmente por semillas, sin embargo, tiene la habilidad de regenerarse y multiplicarse a través de los nudos y producir raíces adventicias en la porción rastrera cuando entra en contacto con el suelo (Chun y Moody, 1986). Por otra parte puede producir por encima de 42.000 semillas por planta (McGillion y Storrie, 2006). Sus semillas pueden permanecer viables por un período de tres años, incluso bajo condiciones

de inundación (Raju and Reddy, 1989). Bajo estrés hídrico puede producir 400 semillas por planta (Chauhan and Johnson, 2010).

E. colona por lo general florece muy temprano en su ciclo de vida y asegura más producción de semillas en su corta temporada de crecimiento (Hegazy *et al.*, 2005). La floración comienza tres a cuatro semanas después de la germinación y las semillas alcanzan la madurez fisiológica 45 días después de la floración (Uremis and Uygur, 1999). Sus semillas usualmente se dispersan a través de la maquinaria sucia, el uso de semilla de cultivos contaminadas, agua de riego, y adhiriéndose a los pies, plumas, la piel de roedores, aves, animales y humanos (Kaul, 1986; Holm *et al.*, 1991). En Costa Rica se ha encontrado que *E. colona* se reproduce en los canales de riego y lanza sus semillas al agua que luego re-infesta campos comerciales (Rojas and Agüero, 1996). Las flores de *E. colona* son hermafroditas y son polinizadas por el viento, resultando en un flujo de polen desde los parches resistentes a las poblaciones de los alrededores (Thornby *et al.*, 2014).

Ecología de las semillas

Las semillas quiescentes de *E. colona* puede germinar bien cuando la temperatura oscila entre 20 a 34 °C (Lin and Kuo, 1996), también sus semillas son fotoblásticas positivas y poseen un amplio rango de alternancia de temperatura del día/noche (25/15 – 35/25 °C) (Chauhan y Johnson, 2009). No obstante, la germinación decrece cuando >50mM cloruro de sodio y ocurre un estrés hídrico de <0,2 Mpa de humedad pero no es afectada por el pH del suelo (4 a 9). Por otro lado, las semillas de *E. colona* muestra máxima germinación cuando están ubicadas en la superficie del suelo y la emergencia decrece cuando las semillas están enterradas por más de 6 cm, se ha encontrado que la emergencia de esta maleza se reduce cuando el suelo tiene entre cuatro a seis t ha⁻¹ de residuos de cosecha de arroz, sugiriendo que la germinación es favorecida por la humedad ambiental y reducida por la siembra directa o mínima labranza (Chauhan y Johnson, 2009).

E. colona es una de las especies de malezas más dominantes en el cultivo de arroz (Ramachandra *et al.*, 2012) y puede también actuar como huésped alternativo de muchas

enfermedades, insectos y nemátodos (Holm et al., 1991). Se ha reportado como hospedero del virus del mosaico de la caña de azúcar y del nemátodo *Meloidogyne incognita* (Papa et al., 2010). Las plantas de paja americana puede liberar aleloquímicos que interfieren con el crecimiento de otras plantas (Rodríguez, 1988).

Resistencia de malezas a herbicidas

La resistencia se define como la capacidad hereditaria natural de un biotipo, dentro de una población, que le permite sobrevivir y reproducirse después del tratamiento con un herbicida que, bajo condiciones normales de utilización, controla efectivamente todos los demás individuos de la misma población (Fischer y Valverde, 2010). Tolerancia, es la capacidad hereditaria natural que tienen los individuos de todas las poblaciones de una determinada maleza para sobrevivir sin resultar afectadas y reproducirse normalmente después del tratamiento con herbicida (Powles et al., 1997). En este caso, tolerancia y resistencia son expresiones que denotan diferencias en intensidad de un mismo fenómeno, considerándose la resistencia como un caso extremo y menos frecuente de tolerancia (Holt y LeBaron, 1990; Gressel, 1985).

Existen varios tipos de resistencia: (1) **Resistencia cruzada** que se manifiesta cuando ciertos biotipos de una maleza presentan un mecanismo que la vuelve resistente a varios herbicidas que comparten el mismo mecanismo de acción, (2) **Resistencia múltiple**, puede verificarse cuando un biotipo resistente presenta dos o más mecanismos que lo hacen resistente a otros tantos herbicidas, aunque estos productos no compartan el mismo mecanismo de acción, (3) **Resistencia cruzada negativa**, se puede observar en ciertos biotipos que, al tiempo que muestran resistencia a un tipo de herbicida, adquieren mayor susceptibilidad a otro que tiene distinto modo de acción o degradación (Fischer y Valverde, 2010).

Los herbicidas representan una herramienta esencial para controlar las malezas en los cultivos e impedir o minimizar las pérdidas que pueden ocasionar. Algunas características de los herbicidas se resumen en que son eficaces sobre las malezas y agrónomicamente flexibles, y de fácil manejo y bajo costo. Sin embargo, el uso intensivo de los herbicidas en la agricultura ha generado poblaciones de malezas resistentes (Powles y Howat, 1990).

Hay dos maneras en que la resistencia se puede manifestar dentro de una población de malezas. **En primer lugar**, puede estar presente un gen o un grupo de genes otorgando resistencia debido a mutaciones aleatorias, que pueden haber ocurrido antes de la introducción del herbicida. En cualquier caso, el herbicida mata a la mayoría de las plantas susceptibles, pero los individuos resistentes sobreviven y se reproducen (Zita, 2012). La proporción de individuos resistentes en la población se incrementa gradualmente, hasta el punto en el que se produce un fallo en la efectividad del herbicida: se considera tal, cuando hay entre un 10 y un 20% de plantas que no mueren por la aplicación. Es importante tener en cuenta que la proporción de genes resistentes en toda la población puede haberse incrementado durante años, antes de que se advierta un problema de control en campo. El grado de resistencia en la población depende de la proporción entre individuos resistentes y susceptibles (Moss, 2002).

En segundo lugar, la selección puede, mediante un proceso bastante menos conocido, actuar sobre la variación continua o cuantitativa, adquiriendo un incremento gradual y progresivo en la resistencia a lo largo de varias generaciones. Estas variaciones cuantitativas pueden ser causadas por un cierto número de poligenes, cada uno de los cuales, si bien produce un efecto mínimo, tiene la posibilidad de generar un nuevo rasgo en el fenotipo. De acuerdo a este segundo método, la selección puede estar actuando sobre los genes que producen resistencia, aunque sea muy leve la ventaja que aportan a la planta. El término de variación cuantitativa implica que existe una continua respuesta al herbicida dentro de la población, las cuales van desde susceptible, parcialmente resistente hasta altamente resistente. Esto ocurre debido a un incremento progresivo en el nivel de

resistencia en toda la población, y no a un incremento en la proporción de individuos resistentes (Moss, 2002).

La presión de selección de un herbicida sobre una población de malezas, es definida como la proporción de plantas resistentes dividido entre la proporción de plantas susceptibles que permanecen después de la aplicación del herbicida (Kogan y Pérez, 2003). Es la causa principal de la evolución de resistencia en una población de malezas, y es influenciada por características específicas de los herbicidas tales como: sitio único de acción y actuación específica, muy alta actividad y efectividad en el control de un amplio espectro de malas hierbas, alta persistencia residual en el suelo (De Prado *et al.*, 2001). La mayor presión de selección ocurre cuando se usan altas dosis de herbicidas de compuestos altamente efectivos y/o persistentes y cuando su aplicación es frecuente (Reznick y Cameron, 2001). Además, la evolución de resistencia depende también de factores relacionados con la biología de la maleza, como son la frecuencia original de genes de resistencia dentro de la población, fecundidad de la especie, persistencia del banco de semillas, adaptabilidad ecológica y base genética de la resistencia (Fischer y Valverde, 2010).

La presión de selección es el resultado de la mortalidad efectiva, es decir, la tasa de mortalidad en términos de propágulos presentes al final del periodo de crecimiento no inmediatamente del tratamiento con herbicida. Si en una población se encuentran genes de resistencia, cuanto mayor sea la mortalidad efectiva, mayor serán las probabilidad de seleccionar individuos resistentes (Valverde *et al*, 2000). Una característica muy importante de los mecanismos de resistencia ajeno al sitio de acción, es que son controlados por varios genes; por lo tanto, ocasionan la resistencia a una gran gama de herbicidas (De Prado y Cruz-Hipolito, 2005).

Resistencia de la paja americana a herbicidas

En general, se ha encontrado 467 casos de biotipos resistentes a herbicidas en 249 especies (114 dicotiledóneas y 105 monocotiledóneas) que involucran 22 de 25 sitios de acción y se corresponden con 160 herbicidas diferentes, hallados en 86 cultivos de 66 países. Se ha confirmado la resistencia de *E. colona* a 15 herbicidas (glifosato, atrazina, ametrina, metribuzin, propanil, cyhalofop-butilo, fenoxaprop-etilo, fluazifop-butilo, haloxifop-metilo, bispiribac-sodio, azimsulfuron, imazapic, imazapir, e imazatepir y quinclorac), en arroz, soya, sorgo, maíz, algodón, caña de azúcar, huertos y áreas sin cultivos, en 14 países (Argentina, Australia, Bolivia, Colombia, Costa Rica, Egipto, El Salvador, Guatemala, Honduras, Irán, Nicaragua, Panamá, EE.UU., y Venezuela) (Heap, 2016).

RESISTENCIA DE MALEZAS A HERBICIDAS

En un experimento con *Lolium rigidum* L., evaluando 406 accesiones recolectadas en 14 millones de hectáreas del sur de Australia occidental, se evaluó durante seis meses la evolución de la latencia y se relacionó con la resistencia a los herbicidas inhibidores de ACCase (diclofop-metilo, setoxidim, cletodim) y el inhibidor de ALS sulfometuron-metilo. Se encontró una correlación entre mayor latencia de las semillas y altos niveles de resistencia a los herbicidas probados. La coexistencia de latencia y resistencia a herbicida podría representar una adaptación a décadas de intensa siembra de cultivos; donde las malezas más exitosas en la reproducción y supervivencia son las que exhiben una germinación retardada (evitando el control presiembra) y que posee resistencia a herbicidas (sobreviven a secuencias de aplicación de herbicidas durante el desarrollo del cultivo ciclo a ciclo), por lo cual el estatus de resistencia a herbicida en *L. rigidum* podría tener un rol predictivo en los grados de latencia a lo largo de una escala espacial (Renton *et al.*, 2011).

Otra investigación en la que denota, que las semillas del biotipo susceptible (S) de *Ambrosia artemisiifolia* L. y *Ambrosia trifida* L. fueron significativamente más grandes y

pesados que los del biotipo probablemente resistente (R) muestreado en los campos de soya RoundUp Ready. Los biotipos de *A. artemisiifolia* mostraron latencia y germinación similares, mientras que se encontraron diferencia entre estos atributos en los biotipos de *A. trifida*. Asimismo, los biotipos de *A. artemisiifolia* mostraron rangos de temperatura similar para la germinación de las semillas, mientras que el biotipo S de *A. trifida* necesitó una temperatura diferente comparada con el R. No se observaron diferencias significativas en la emergencia de plántulas en función de la profundidad de enterramiento de las semillas entre biotipos S de *A. artemisiifolia* y el biotipo R de *A. trifida*, mientras que a una profundidad de plántulas de seis cm la emergencia del biotipo S de *A. artemisiifolia* 2,5 veces mayor que el R de *A. trifida*. Este estudio identificó diferencias importantes en la germinación de semillas entre biotipos R y S a herbicidas de *A. artemisiifolia* y *A. trifida* que se relaciona con la ecología de las especies adaptadas a los campos Roundup Ready (Bosi *et al.*, 2013).

CARACTERÍSTICA DE LOS HERBICIDA FENOXAPROP-ETILO Y CYHALOFOP-BUTILO

Las propiedades que poseen los herbicidas mencionados en este estudio, son las siguientes: los FOPs (ariloxifenoxipropionatos), se formulan como esterres del ácido original para facilitar su absorción por las hojas. Después de penetrar en el tejido foliar, el éster es hidrolizado y el ácido queda libre. En general estos tipos de herbicida son lipofílicos y no poseen alta movilidad simplástica (paso de un ion de célula a célula mediante plasmodesmos) de los ácidos débiles, es por eso que el fenoxaprop-etilo y cyhalofop-butilo son absorbidos rápidamente por el follaje de las plantas y transportado a los tejidos meristemáticos, donde ejerce su acción fitotóxica.

En el suelo, estos herbicidas se caracterizan por descomponerse a través de los microorganismos, especialmente bajo condiciones aeróbicas; tienen poca o ninguna actividad en el suelo; son incompatibles (por antagonismo) con los herbicidas hormonales y con las sulfonilureas, por consiguiente es recomendable aplicarlos 7 días antes o 7 días después de la aplicación de un FOPs. Cyhalofop-butilo y fenoxaprop-etilo, son herbicidas

selectivos al arroz en post emergencia, su mecanismo de acción es la inhibición de la acetil coenzima A carboxilasa (ACCase) en las gramíneas, enzima que cataliza el primer paso en la síntesis de novo de los ácidos grasos. El agotamiento de los ácidos grasos bloquea la producción de fosfolípidos utilizados en la construcción de nuevas membranas requeridas para el crecimiento celular (Vencill, 2002). En el arroz su selectividad se basa en que este lo metaboliza a moléculas inactivas, mientras que las especies de *Echinochloa* lo metabolizan a sustancias con actividad de herbicida (Sata, 2009) además de controlar malas hierbas en cultivos de cereales también se es muy aplicado en los cultivos de dicotiledóneas.

CARACTERÍSTICAS DEL HERBICIDA PROPANIL

El propanil es el nombre comercial de la molécula herbicida (*N*-(3,4-diclorofenil) propanamida), cuyo nombre químico corresponde al 3',4'-dicloropropionanilida, perteneciente al grupo químico amidas/cloroacetamida (Vergara, 1989). Este producto fue desarrollado como un herbicida de contacto, altamente selectivo al cultivo de arroz, para el control post-emergente temprano de malezas y es asperjado con equipos aéreos o terrestres. Está formulado como concentrado emulsionable con una concentración de 480 g i.a. L⁻¹ (Valverde *et al*, 2000). El mecanismo de acción del propanil es un inhibidor del transporte de electrones en el Fotosistema II y también disminuyendo la permeabilidad de las membranas mitocondriales (Vencill, 2002). Una vez absorbido, el transporte del propanil dentro de la hoja o desde la hoja tratada hacia otras partes de la planta es limitado (herbicida de contacto). En el campo, los síntomas de toxicidad por propanil por lo general se aprecian pocas horas después del tratamiento y las plántulas jóvenes susceptibles mueren rápidamente (Valverde *et al.*, 2000).

El arroz es selectivo al propanil debido a que luego de ser absorbido por el cultivo es degradado por una enzima llamada aril acilamidasa, la cual se encuentra en el arroz y en mayor cantidad que en las malezas. La aril acilamidasa degrada al propanil en el arroz en 3, 4-dicloroanilida (DCA) y ácido propiónico, sustancias que a su vez se descomponen en

compuestos no tóxicos al cultivo de arroz que posteriormente la 3,4-dicloroanilina se conjuga con azúcares o es incorporada a la lignina, y pierde toda la actividad fitóxica del herbicida (Fischer y Valverde, 2010).

ADAPTABILIDAD DE MALEZAS

Por otra parte se entiende que la adaptabilidad al entorno o *fitness* darwiniana es el número medio de descendientes que produce una clase de organismos en un ambiente determinado (Barbadilla, 1992).

Se ha encontrado que las malezas resistentes a las triazinas son menos competitivas que las susceptibles (Ahrens y Stoller, 1983). Sin embargo, hay evidencia que especies resistentes son tan aptas como las sensibles, tales como *Eleusine* spp. a herbicidas dinitroanilinas (Murphy *et al.*, 1986) y *Setaria faberi* a ACCasa (Wiederholt y Stoltenberg, 1996). Las diferencias de adaptación entre accesiones sensibles y resistentes tienen un significativo rol en demorar la aparición de resistencia a herbicidas.

Trabajos preliminares con algunas accesiones resistentes chilenos, en la cual sembraron aislados y en ausencia de cultivos, revelaron que no ocurrieron diferencias importantes en la velocidad de germinación de las semillas, en la emergencia de las plántulas, y en la evolución vegetativa y reproductiva. Por ejemplo, cuando habían transcurrido 120 días después de la siembra en el mes de julio con las semillas *A. fatua*, *L. rigidum* y *L. multiflorum* susceptibles y resistentes a herbicidas, el peso seco de la parte aérea de las plantas sensibles y resistentes de cada variedad fue muy equivalente, excepto *L. rigidum*, ya que en este caso el peso seco de las plantas resistentes fue superior al de las sensibles (Espinoza y Díaz, 2005).

Un ensayo sobre la adaptabilidad, se da en el caso de las malezas asociadas a canales de riego y terrenos colindantes de arroz anegado en la finca del Cerrito, Liberia, provincia Guanacaste, Costa Rica, donde se realizaron puntos de muestreos que fueron inventariados en cinco hábitats (Berna, Talud interior, Talud exterior, Plan y Zona de cultivo). En cada

hábitat se registraron las especies presentes, su grado de cobertura y su fenología. Para cada familia de malezas se calculó un Índice de Frecuencia-Cobertura (IFC) y un Índice de Participación Relativa (IPR). Se identificaron 131 especies en la época seca y 144 en la lluviosa. Esto indica que una gran diversidad está asociada a los canales de riego. La mayor cantidad de especies se localizaron en la berma y los taludes, la menor cantidad de especies se registró en la zona del cultivo. La familia más importante de acuerdo al IPR fue Poaceae, le siguió Cyperaceae. *E. colona* mostró un IFC altos, apareció en todos los hábitat y fue la que presento mayor adaptabilidad. En conclusión se dice que las plantas como *Oryza rufipogon*, *O. latifolia*, *Cyperus iria*, *E. colona*, son importantes para los cultivos y se debe prestarles más atención, debido a que se establecen como unas de las malezas más dañinas y aunque son controladas dentro del área de siembra, ellas se reproducen en la estructura del canal y sus semillas son introducidas nuevamente con el agua de riego. Similar situaciones se demostró con las especies de *O. rufipogon*, *O. latifolia* (Arroz pato), *C. iria* y varias latifoliadas (Rojas y Agüero, 1996).

MATERIALES Y MÉTODOS

MULTIPLICACIÓN DE SEMILLAS

Las semillas utilizadas en este experimento pertenecen a la colección del Proyecto UCV-Sociedad: Manejo Integrado de Malezas en Arroz (MIMA-UCV). La selección de las accesiones EC33P(R) y EC114A(S) se hizo debido a que la primera es resistente a cyhalofop-butilo (Ortiz y López, 2014), fenoxaprop-etilo (Peraza, y propanil (Fumero, 2012) la segunda es susceptible a estos herbicidas, el sufijo P significa que proviene del estado Portuguesa y A del estado Aragua.

Antes de haber realizado los experimentos sobre viabilidad de semillas, se multiplicaron las dos accesiones de paja americana en el invernadero del Departamento e Instituto de Agronomía de la FAGRO-UCV, que se encuentra ubicado en un bosque seco tropical a 10° 16' 20" de Latitud Norte y 67° 36' 35" de Longitud Oeste, a una altura de 443 msnm y con un promedio de precipitación anual de 1038,2mm, evapotranspiración de 1569,8mm, temperatura media de 25,3°C, humedad relativa media de 72,2 % (USICLIMA, 2014).

Las condiciones promedios de crecimiento que se dieron en el invernadero fueron: 30 a 35°C, 80% de humedad relativa y fotoperiodo de 12 horas bajo Irradiación natural de 1600 $\mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Torres, 2013).

En el laboratorio de malezas se llevó a cabo el proceso de contar y seleccionar 100 semillas de cada accesión en una hoja de papel blanco, asegurándose de que no tuvieran verdes ni enfermas (negras, ataques por hongo), que se apreciaran llenas (con embrión) y de un color marrón claro, luego se pesaron las 100 semillas de cada accesión en una balanza digital de precisión.

Se rompió la latencia de las semillas introduciéndolas en matraces con una solución de nitrato de potasio (KNO_3) al 0,26%, a los cuales se les adaptó una bomba de pecera para inyectar aire, colocándose sobre una base con bombillos de luz blanca, luego de transcurrir

dos días, las semillas germinadas se trasplantaron cinco plántulas en la superficie del suelo en cada pote contentivos de cinco kilogramos de suelo (26 cm diámetro y 21,7 de alto). El suelo provino del Campo Experimental del Departamento e Instituto de Agronomía, caracterizado por pertenecer a la serie Maracay Fluventic haplustolls, francosa gruesa isohipertérmico, de la formación las Mercedes, con textura franca y pH 6,54 (Torres, 2013).

La multiplicación de semillas de las dos accesiones de *E. colona* se estableció con un diseño de experimentos completamente aleatorizado con 10 repeticiones en cada accesión, es decir, 10 plantas por cada tratamiento, donde cada pote correspondió a una unidad experimental.

Los potes fueron ubicados en una piscina con una lámina de agua que alcanzaba la cuarta del envase. A diario se verificó la humedad y que se mantuvieron los potes libre de otras malezas, insectos plagas y enfermedades. El día once después del trasplante (DDT), se aplicó un fertilizante concentrado soluble denominado Energy®. Cuando las plántulas se establecieron, a los 14 DDT, se raleó y se dejó la planta más fuerte y de mejor crecimiento en cada uno de los potes. 18 DDT se aplicó 1 g de formula completa 10-20-20 a cada pote.

Variables morfofisiológicas evaluadas antes de la cosecha:

1. Altura de planta hasta la hoja más larga (cm): se midió la altura de la planta desde la base del tallo hasta el ápice de la hoja más larga cada 7 días comenzando desde los 26 días después del trasplante hasta los 75 DDT.
2. Número de macollos por planta: se contaron los macollos por planta cada 7 días comenzando desde los 26 días después del trasplante hasta los 75 DDT.
3. Días a floración (DDT): se determinó los días desde el trasplante hasta que ocurrió la antesis del primer y último macollo. Se marcaron con ligas de colores el primero y último macollo de cada planta. Una vez emergida las panículas y después de floración se taparon con bolsas hechas de tela de tul blanca para recolectar las semillas de cada planta y evitar sus pérdidas.

VARIABLES MORFOFISIOLÓGICAS EVALUADAS DURANTE LA COSECHA:

1. Número de hojas en el tallo principal.
2. Longitud de la panícula del tallo principal.
3. Peso de las semillas por planta: se desgranaron las panículas, luego se pesaron las semillas de cada planta en una balanza digital y se expresó en gramos por planta.
4. Número de semillas por planta: utilizando el peso de cada planta, se tomó una alícuota de 0,5 g de semillas de cada tratamiento, se contó el número de semillas contenidos y se relacionó como número de semillas por planta.

VIABILIDAD DE LAS SEMILLAS

PRUEBA DE GERMINACIÓN

Inmediatamente después de la cosecha, se llevaron a cabo las pruebas de germinación y viabilidad con tetrazolio de semillas para la accesión EC114A(S) y la accesión EC33P(R). Se consideró el día cero el momento de la cosecha (DDC), a partir de esta fecha se tomaron alícuotas de semillas para montar las pruebas de germinación cada 15 días hasta que rompieron latencia (cuando las semillas alcanzaron 80% o más de germinación).

Se usó la prueba de germinación estándar para evaluar la ruptura de latencia, según la Internacional Seed Test Association (ISTA, 1993) modificada por Ortiz (1997), se colocaron 20 semillas sobre un pliego doblado de papel higiénico sutil previamente humedecido con agua destilada en cada cápsula de Petri de tamaño pequeño, teniendo un total de 200 semillas sembradas, se aplicó un diseño experimental completamente aleatorizada con 10 repeticiones.

Las cápsulas de Petri fueron colocadas en la cámara de germinación a una temperatura de $24^{\circ}\text{C} \pm 3^{\circ}\text{C}$ y una humedad relativa de $85\% \pm 5\%$. A los 7 y 15 días después de la siembra se hicieron los conteos de plántulas normales que se relacionaron posteriormente con el porcentaje de germinación.

PRUEBA BIOQUÍMICA DE VIABILIDAD

Las semillas que no germinaron en el experimento anterior en cada fecha de evaluación, se les hizo la prueba de tetrazolio para verificar su viabilidad o mortalidad. Se procedió a eliminar las glumas de las semillas para que quedaran descubiertas y se punzó en el embrión de cada semilla, inmediatamente las semillas llenas fueron colocados en pequeños vasitos plásticos identificados contentivos de una solución de 1% de cloruro de 2,3,5-trifeniltetrazolio.

Seguidamente los vasitos con la solución y las semillas punzadas fueron llevados a una estufa con temperatura de 40°C por un periodo de 2 horas, luego se evaluó la coloración del embrión a través de un lupa estereoscópica (ISTA, 2005). Se contaron las semillas que tuvieron el embrión rojo como viables (latentes) y las que no mostraron coloración roja se consideraron muertas.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Los datos se tabularon en una hoja de cálculo y se analizaron en un programa estadístico denominado Statistix 8.0. Se comprobó su distribución normal en la cual se verificó mediante la prueba de Shapiro-Wilk, el supuesto de independencia en la que se consideró garantizado por la aleatorización de los dos tratamientos. Se hizo un análisis de varianza y las pruebas de media de Tukey al 5%. Los datos de cada tratamiento se presentan con la media y el error estándar.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Características morfofisiológicas

Se observan diferencias marcadas en la evolución de la altura de planta después del trasplante (DDT) entre las accesiones estudiadas, EC114A (S) tuvo un crecimiento inicial más rápido que le permitió tener mayor altura de planta que EC33P (R) a los 33, 40 y 47 DDT ($P < 0,05$). Por el contrario, al final del ciclo la EC33P fue más alta a los 61, 68 y 75 DDT ($P < 0,01$) que EC114A, mostrando en la última medición 43,60 cm más que la accesión susceptible (Figura 1, Anexo 1). Estos resultados muestran que estas accesiones pudieran pertenecer a poblaciones diferentes dentro de la especie *E. colona*. Consistente con estos resultados Solórzano (2015) encontró que la accesión EC33P al momento de la cosecha fue 23cm más alta que la EC114A. Por otro lado, Fardella (2008), no encontraron relación alguna entre las características morfológicas observadas en poblaciones de *Ischaemum rugosum* Salisb., provenientes de Guárico y Portuguesa que pudieran ligarlas a la resistencia a fenoxaprop-etilo.

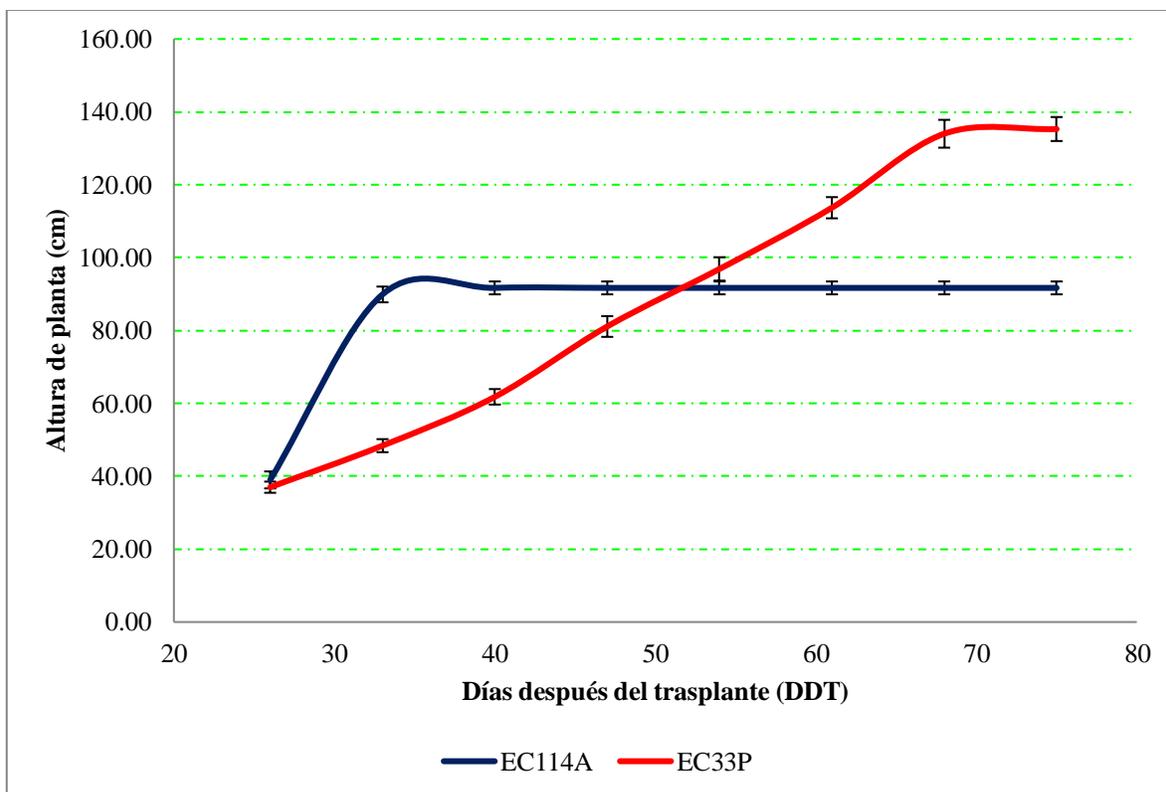


Figura 1. Evolución de la altura de planta hasta la hoja más larga de dos accesiones de *E. colona*, una resistente a herbicida (R) y otra susceptible (S).

Las accesiones R y S no mostraron diferencias estadísticas a través de las fechas de evaluación del macollamiento. Sin embargo, se puede apreciar que al inicio EC114A (S) tuvo más macollos que EC33P (R), pero al final del ciclo la R tuvo un macollo más que la S (Figura 2, Anexo 2). Solórzano (2015) tampoco encontró diferencias entre el número de macollos de la EC33P y EC114A.

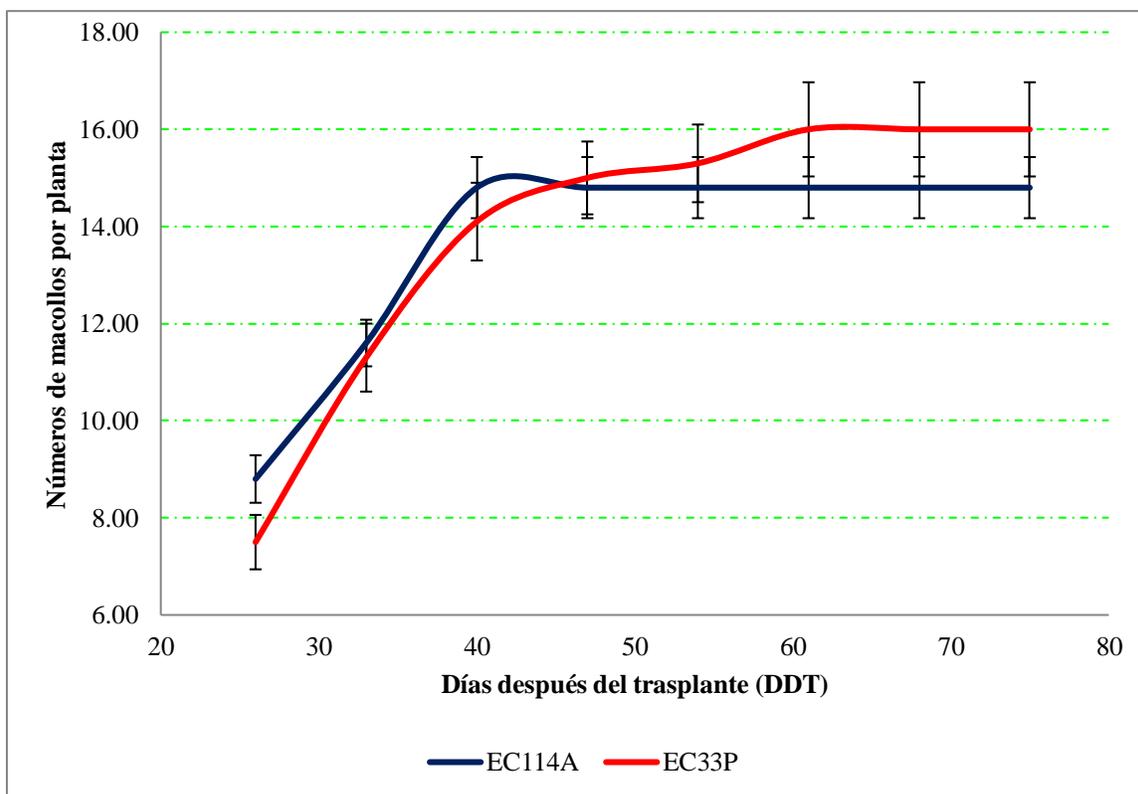


Figura 2. Evolución del número de macollos por planta de dos accesiones de *E. colona*, una resistente a herbicida (R) y otra susceptible(S).

La accesión EC33P (R) tuvo cinco hojas más que EC144A (S) al final del ciclo fenológico ($P < 0,01$) (Figura 3), lo que sigue apuntando a que pertenecen a poblaciones diferentes de la especie *E. colona* y que probablemente la accesión R acumula más biomasa dado que las plantas son más altas y con mayor número de hojas en el tallo principal, aunque al principio pareciera que invierte más recursos en la formación de raíces ya que crece más lentamente que la S.

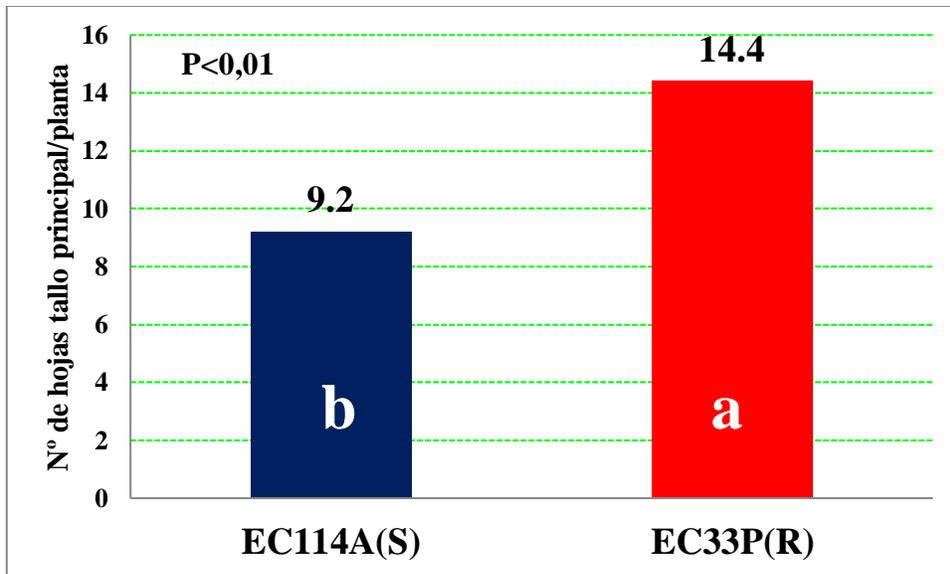


Figura 3. Número de hojas en el tallo principal al momento de la cosecha de dos accesiones de *E. colona* una resistente a herbicida (R) y otra susceptible (S). Promedios barras con letras iguales no difieren estadísticamente según la prueba de Tukey ($P \leq 0,05$).

La accesión S tuvo un ciclo de vida más corto que la R, demostrado a través de la medición de la floración como días después del trasplante. La floración de EC33P se inició 40 DDT y terminó 28 DDT que en la accesión EC144A. Otras diferencias entre R y S que contribuyen a caracterizarlas. Resultados similares fueron encontrados por Solórzano (2015), mostrando que la EC114A fue más precoz que la EC33P.

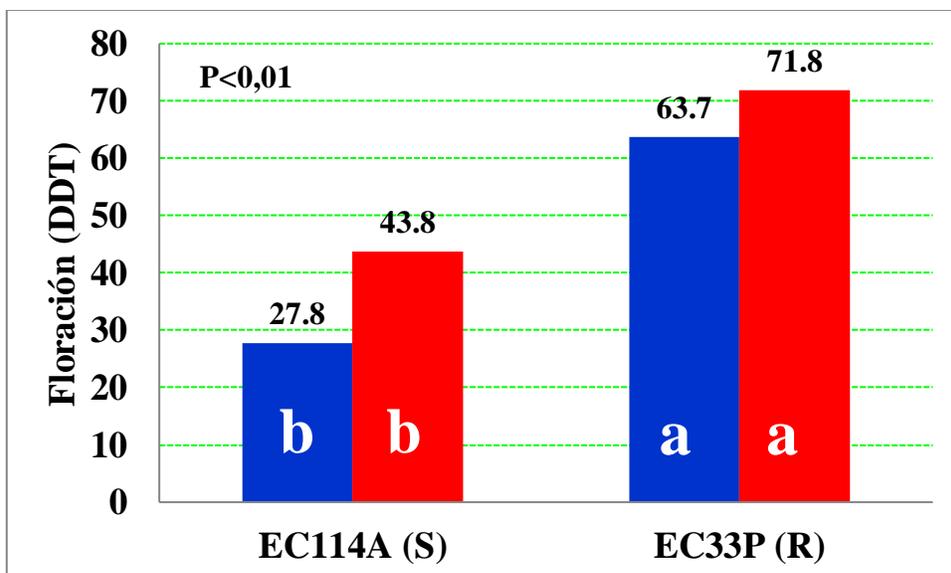


Figura 4. Días a floración (días después del trasplante) en el primer y último macollo de dos accesiones de *E. colona*, una resistente a herbicida (R) y otra susceptible (S). Promedios barras con letras iguales no difieren estadísticamente según la prueba de Tukey ($P \leq 0,05$).

A pesar de las diferencias en el crecimiento de las accesiones R y S no se observaron diferencias estadísticas en la longitud de la panícula del tallo principal entre ellas (Figura 5, Anexo 3).

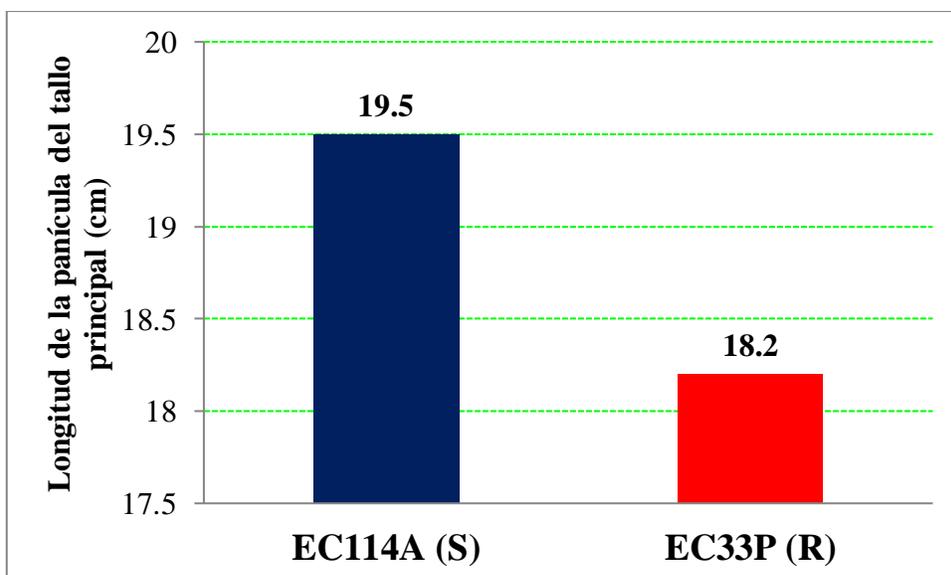


Figura 5. Longitud de la panícula del tallo principal al momento de la cosecha de dos accesiones de *E. colona* una resistente a herbicida (R) y otra susceptible (S).

La accesión R produjo 14 gramos más de semillas que la S ($P<0,01$) (Figura 6, Anexo 3), concordante con las diferencias en la producción de biomasa por la mayor altura de planta y número de hojas, también la accesión R logró una mayor participación de la biomasa hacia la producción de semillas, atributo ecológico importante para lograr éxito en la adaptabilidad y sobrevivencia en el ambiente agroecológico de los arrozales en el país. Solórzano (2015) encontró también más peso de semillas en la accesión resistente que en la susceptible.

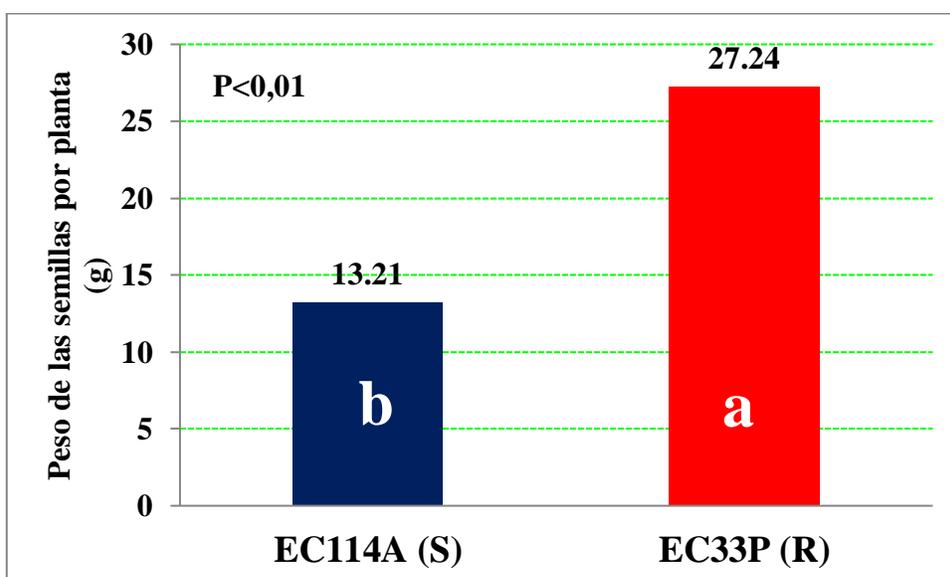


Figura 6. Peso de semillas por planta al momento de la cosecha de dos accesiones de *E. colona* una resistente a herbicida (R) y otra susceptible (S).

La accesión R produjo 11.171 (110%) más semillas que la S ($P<0,01$) (Figura 7, Anexo 3), indicando que la posible mutación o mutaciones que confieren resistencia a cyhalofop-butilo y propanil favorecen la producción de semilla, atributo principal en la adaptación (fitness) al entorno agroecológico arrocero. Experimentos preliminares anteriores mostraron que la EC33P resistente a herbicidas produjo más semillas por planta que la susceptible EC114A (Solórzano, 2015).

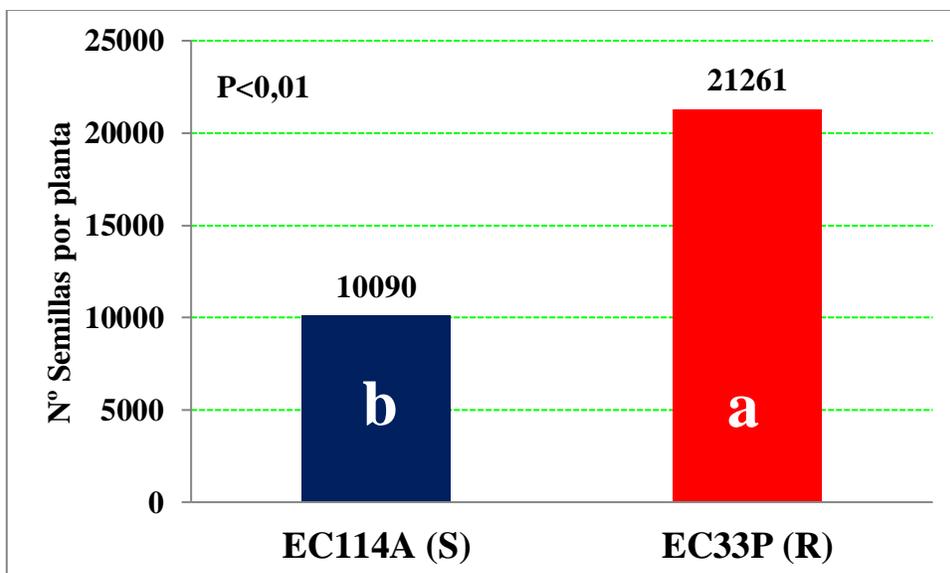


Figura 7. Número de semillas por planta al momento de la cosecha de dos accesiones de *E. colona* una resistente a herbicida (R) y otra susceptible (S).

GERMINACIÓN Y LATENCIA

EC33P (R) tuvo 45% porcentaje de germinación inicial (0 DDC) más que EC114A (S), no obstante la accesión S alcanzó la ruptura de latencia (84,50%) de sus semillas a los 30 DDC, mientras que la R nunca alcanzó este valor en el período de evaluación de este experimento (75 DDC). Asimismo, se observa una evolución del porcentaje de germinación con una tendencia sigmoidea, por ejemplo subió a 60,50 % a los 30 DDC, luego bajo a 48% a los 45DDC, subió a 70% a los 60 DDC y bajó nuevamente a 57,50 a los 75 DDC, sin alcanzar el 80% de germinación, resultando en un patrón de germinación marcadamente distinto a la accesión S.

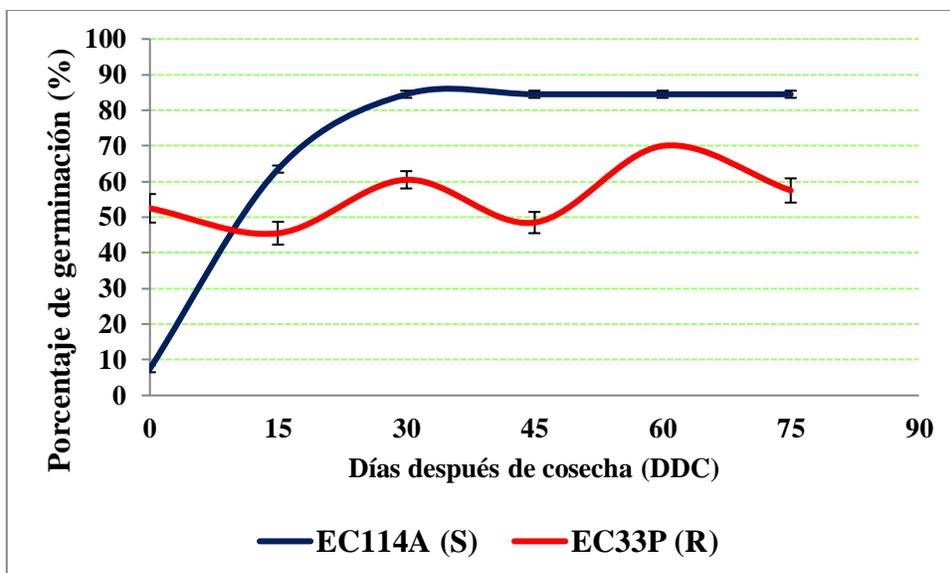


Figura 8. Evolución del porcentaje de germinación de dos accesiones de *E. colona*, EC114A susceptible y EC33P resistente a herbicidas.

La accesión EC114A (S) tuvo 37% más de semillas latentes que la EC33P (R) a los 0 DDC. A partir de los 30 DDC las semillas de la accesión S no mostró más latencia, sin embargo las de la accesión R tuvieron un comportamiento sigmoideo en la distribución del porcentaje de latencia a través de los lapsos de evaluación. En otro estudio, se encontró que al momento de la cosecha (DDC) la accesión resistente fue más latente que la susceptible (Solorzano, 2015).

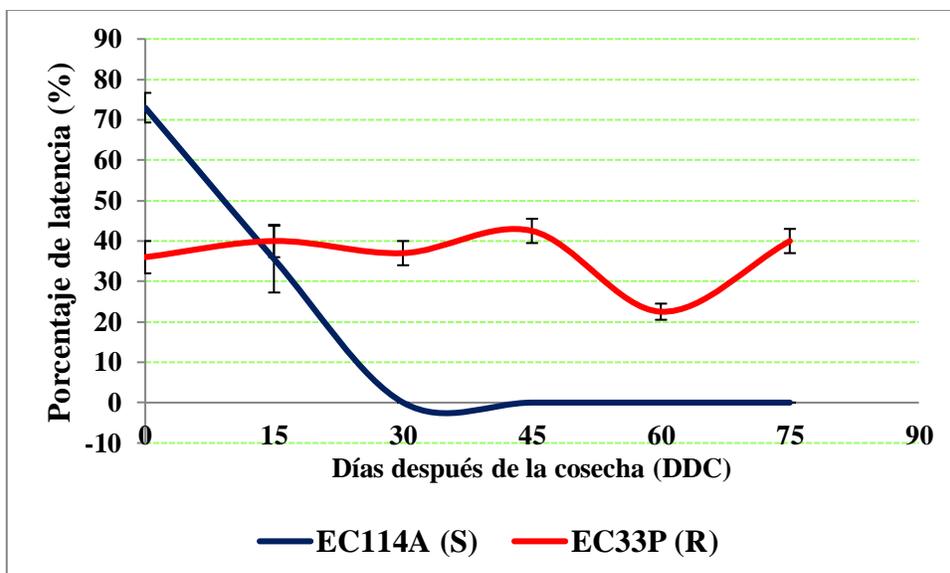


Figura 9. Evolución del porcentaje de latencia evaluado a través de la prueba de viabilidad con tetrazolio de las accesiones de *E. colona* EC114A susceptible y EC33P resistente a herbicidas.

El fitness o adaptabilidad es definida por la ecuación, (W): $W = P(S-R)^N$, donde P es la probabilidad de que la fracción de las plantas que sobreviven de la dispersión de semillas (S) para la reproducción (R) y N es igual a la cantidad de descendientes producida por las plantas adultas (Futuyma, 2013). Una estimación precisa de la probabilidad de supervivencia a la edad de reproducción (P[S-R]) requiere la estimación de muchos procesos secuenciales de fenología, crecimiento y desarrollo. Durante estos procesos, muchos componentes del fitness o rasgos, tales como germinación, crecimiento, capacidad competitiva, tolerancia a plagas y dispersión de semillas, son capaces de relacionarse e interactuar con el medio ambiente (Roff, 2002; Stearns, 1989). Por lo tanto, la evaluación de un solo o unos pocos rasgos de aptitud puede conducir a estimaciones incorrectas de la aptitud de la planta. La aptitud es una respuesta fenotípica que resulta de la combinación de los rasgos a lo largo del ciclo de vida, y como tal, está significativamente influenciada por variaciones ambientales y genéticas (Vila-Aiub *et al.*, 2015). Suponiendo que el fenotipo que produce el mayor número de progenies es más fuerte podría ser erróneo porque otros rasgos, tales como pobre germinación y establecimiento o disminución de la capacidad competitiva o mayor herbivoría o alguna combinación de estos rasgos puede incluso compensar una gran producción de semilla (Primack y Hyesoon, 1989).

En este trabajo se han evaluado solo algunos rasgos (altura de planta, número de macollos, número de hojas, longitud de la panícula, peso de los granos, número de semillas/planta y germinación) de dos accesiones de *E. colona*, una resistente y otra susceptible a herbicida que mostraron, faltaría evaluar la capacidad competitiva y la reacción a plagas, entre atributos para completar los estudios sobre la adaptabilidad de estas accesiones al agroecosistema arrocero. Lo que se puede decir de estas accesiones es que son contrastantes en el crecimiento y productividad, la EC33P(R) tiene un ciclo más largo, es más alta, produce más semillas y éstas poseen más latencia que la EC114A(S).

Se esperaría en teoría, que la resistencia a herbicida ocasione un costo de adaptación (CA). El costo de adaptación (a veces llamado costo de resistencia) se puede definir como la reducción de la aptitud de la planta en un ambiente libre de herbicida causado por efectos pleiotrópicos negativos de alelos de resistencia en uno o ambos componentes de la aptitud (Vila-Aiub, 2015). A pesar de la restricción evolutiva esperada, no se ha encontrado ninguna universalidad de la expresión de los costos de adaptación asociados con alelos de resistencia a herbicida. Los costos de adaptación se ha demostrado que existen dependiendo del mecanismo de defensa particular resistencia al herbicida (Vila-Aiub *et al.*, 2005a) y alelo de resistencia (Menchari *et al.*, 2008), los efectos pleiotrópicos sobre la cinética de las enzimas blanco de herbicida (Ashigh y Tardif, 2007), el dominio del costo de adaptación (Roux *et al.*, 2004), el fondo genético (París *et al.*, 2008) y (5) las condiciones ambientales abióticas y bióticas (Vila-Auib, 2015). Por otra parte y en clara contradicción con la predicción del equilibrio de crecimiento–defensa, una ventaja de aptitud de la planta asociados con genes de resistencia a herbicida particular y alelos han sido reportados (Wang *et al.* 2010, 2013).

CONCLUSIONES

Con los resultados de este trabajo de investigación se puede concluir que:

1. Las accesiones resistente y susceptible de *E. colona* resultaron contrastantes en los rasgos morfofisiológicos evaluados en este estudio.
2. La accesión EC33P(S) mostró mayor altura de planta, número de hojas, días a floración, peso de semilla y número de semillas que la EC114(S), lo que pudiera explicar un comportamiento diferencial entre ambas accesiones en el agroambiente del cultivo de arroz en el país.
3. Las semillas de la accesión EC114(S) tuvo un patrón de germinación ascendente hasta alcanzar el plateau a los 30 días después de la cosecha, sin embargo la EC33P(R) mostró ascensos y descensos en el periodo desde los 0 a 75 DDC que duró la evaluación, sin alcanzar en ninguna fecha 80% de germinación.
4. Estos resultados sugieren que la accesión EC33P(R) podría salir y entrar en latencia después de la cosecha a diferencia de la EC114A(S) que rompió latencia a los 30 DDC.

RECOMENDACIONES

1. Dada la alta producción de semilla de la accesión resistente a herbicida se recomienda colocar un filtro de agua (malla fina) cuando se pase el agua de riego de un lote con problemas de resistencia a otro que no exista esta situación.
2. Se recomienda realizar otros estudios de *E. colona*, relacionado al banco de semilla de malezas del suelo para verificar los datos aportados en este trabajo de investigación.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ahrens, W.H. and Stoller, E.W.. 1983. Competition, growth rate, and CO₂ fixation in triazine-susceptible and –resistant smooth pigweed (*Amaranthus hybridus*). *Weed Science* 31:438-444.

Ashigh J, Tardif F. 2007. An Ala205Val substitution in acetohydroxyacid synthase of Eastern black nightshade (*Solanum ptychanthum*) reduces sensitivity to herbicides and feedback inhibition. *Weed Science* 55:558–565.

Ball, D. A.; Miller, S. D. 1990. Weed seed population response to tillage and herbicide use in three irrigated cropping sequences. *Weed Science* 38:511-517.

Barbadilla, A. 1992. Genética de las poblaciones. Selección natural: fitness. Web Genética de Poblaciones: definiciones, conceptos básicos, ejercicios, simulaciones, glosario. Barcelona, España. [en línea]. bioinformatica.uab.es/base/base3.asp?sitio=geneticapoblaciones&anar=autor

Baskin, C.; Baskin, J. 1998. *Seeds, Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. San Diego: Academic Press. EE.UU. 667p.

Baskin, C.; Baskin, J. 2001. *Seeds, Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. San Diego: Academic Press. EE.UU. 667p.

Baskin, J. M. and C C. Baskin. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research* 14: 1–16.

Bewley, J. D.; Black, M. 1982. *Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination (Fisiología del deterioro de la semilla)*. Heidelberg Springer – Verlag, Berling. 11p. [en línea]. <http://orton.catie.ac.cr/repdoc/A0015S/A0015S12.pdf>

Bewley, J.D.; Black, M. 1994. Seed: physiology of development and germination. 2nd edition. Plenum Press. New York. 445.

Bewley, J. D.; Black, M. 2012. Physiology and Biochemistry of Seeds in Relation to Germination: Volume 2: Viability, Dormancy, and Environmental Control. Springer Science & Business Media.

Biddington, N. L.; Thomas, T. H. 1979. Residual effects of High Temperature Pre-Treatments on the Germination of Celery Seeds (*Apium graveolens*). *Physiologia Plantarum*, 47(4), 211-214.

Blaauw-Jansen, G. 1981. Differences in the nature of thermodormancy and far-red dormancy in lettuce seeds. *Physiology Plant*. 53:553-557.

Bonnewell, V.; Koukkari, W.L.; Pratt, D.C. 1983. Light, oxygen, and temperature requirements for *Typha latifolia* seed germination. *Can. J. Bot.* 61:1330-1336.

Bosi, S.; Dinelli, G.; Marotti, I.; Catizone, P.; Tanveer, A.; Nadeem, R. Abbas; Pavlovic, D. 2013. Germination ecology of *Ambrosia artemisiifolia* L. and *Ambrosia trifida* L. biotypes suspected of glyphosate resistance. *Central European Journal of Biology*. Volume8, Issue3. [en línea].
www.microsofttranslator.com/bv.aspx?ref=SERP&br=ro&mkt=es-xl&dl=es&lp=EN_ES&a=http%3a%2f%2fink.springer.com%2farticle%2f10.2478%252Fs11535-013-0135-z

Botha, F.C; Grobbelaar, N; Small, J.G. 1982a. Seed germination of *Citrullus lanatus*. Part 1. Effect of white light and growth substances on germination. *South African Journal of Botany* 1: 10-13.

Botha, F.C, Small, J.G.; Grobbelaar, N. 1982b. Seed germination of *Citrullus lanatus*. Part 2. The involvement of phytochrome and ethylene in controlling light sensitivity. *South African Journal of Botany* 1: 131-133.

Botha F.C, Small J.G.; Grobbelaar N.; Eller, B.M. 1983. Seed germination in *Citrullus lanatus* 4. The inhibition of germination within the fruits by light. *South African Journal of Botany* 2:181-183.

Bradbeer, J. W. 2013. *Seed dormancy and germination*. Springer Science & Business Media. 31 p.

Brenann, T; Willemsen R.; Rudd, T.; Frenkel, C. 1978. The interaction of oxygen and ethylene in the release of ragweed seeds from dormancy. *Bot. Gaz.* 139:46-49.

Cairns, A. L. y Villiers, O. T. 1986. Breaking dormancy of *Avena fatua* L. seed by treatment with ammonia. *Weed Res.* 26:191-197.

Catindig, J.; Lubigan, R; Johnson, D. 2011. *Echinochloa colona*. Factsheets About Rice Weed: the Dirty Dozen. International Rice Research Institute (IRRI). Philippines.

Chauhan, B.S.; Johnson, D.E. 2009. Seed germination ecology of junglerice (*Echinochloa colona*): a major weed of rice. *Weed Sci.* 57: 235-240.

Chauhan B.; D. Johnson. 2010. Growth and reproduction of junglerice (*Echinochloa colona*) in response to water stress. *Weed Sci.* 58:132-135.

Chou, C. H; Patrick, Z. A. 1976. Identification and phytotoxic activity of compound produced during decomposition of corn and rye residues in soil. *J. Chem. Ecol.* 2:369-387.

Chun, J. C; Moody, K. 1986. Growth, development, and morphological characteristic of *Echinochloa colona*. *Korean J. Weed Sci.* 6:1-6.

Cock, P. S. y Donald, C. M. 1973. The germination and establishment of two annual pasture grasses (*Hordeum leporinum* Link and *Lolium rigidum* Gaud.). *Aust J. Agric. Res.* 24: 1-10.

Cohn, M. A., Butera, D. L.; Hughes, J. A. 1983. Seed dormancy in red rice. III. Response to nitrite, nitrate, and ammonium ions. *Plant Physiol.* 73: 381-384.

Come, D.; Perino, C.; Ralambosoa, J. 1985. Oxygen sensitivity of apple (*Pyrus malus* L.) embryos in relation to dormancy. *Israel journal of botany* 34(1):17-23.

Come D.; Corbineau, F.; Soudain, P. 1991. Beneficial effects of oxygen deprivation on germination and plant development. In "Plant life under oxygen deprivation". Jackson M.B.; Davies D.D.; Lambers, H (Eds). 69-83p. SPB Academic Publ., The Hague, The Netherlands.

Confederación de Asociaciones de Productores Agropecuarios (FEDEAGRO). 2016. Estadísticas Agropecuarias. Cereales. 2014. <http://www.fedeagro.org/produccion/Rubros.asp>. [Consulta: Marzo, 2014].

Confederación de Asociaciones de Productores Agropecuarios (FEDEAGRO). 2016. Lo más relevante. Año 5 n°100. 30p. IPAF [en línea]. <http://www.fedeagro.org/fotos/file/IpafenLineaDic13Ene14.pdf>

Conn, J. S.; Farris, M. L. 1987. Seed viability and dormancy of 17 weed species after 21 months in Alaska. *Weed Sci.* 35:524–529.

Conn, J.; Werdin-Pfisterer, N. 2010. Variation in Seed Viability and Dormancy of 17 Weed Species after 24.7 Years of Burial: The Concept of Buried Seed Safe Sites. *Weed Sci.* 58(3):209-215.

Corbineau, F.; Bagnio, S.; Come, D. 1990. Sunflower (*Helianthus annuus*) seed dormancy and its regulation by ethylene. Israel J. Bot. 39:313-310.

Cresswell, E. G.; Nelsen, H. 1977. The effect of boron on the breaking, and possible control of dormancy of seed of *Themeda triandra* Fors. [s]k. Ann. Bot. 36:771-780.

Degiovanni; V. Degiovanni; C. Martínez; O. Motta. 2010. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) Cali, Colombia. 3-13p. [en línea]. http://ciat-library.ciat.cgiar.org/Articulos_Ciat/2010_Degiovanni-Produccion_eco-eficiente_del_arroz.pdf

De Prado, R.; Cubero, S. y Osuna, M.D. 2001. Biotipos resistentes a herbicidas. Distribución mundial. En: De Prado R. y J. V Jorrín, eds. Uso de herbicidas en la agricultura del siglo XXI. Córdoba, España. Servicio de publicaciones de la Universidad de Córdoba. 688p.

De Prado R. y H. Cruz-Hipolito. 2005. Mecanismos de resistencia de las plantas a los herbicidas. [Revista en línea] Disponible en http://www.inia.org.uy/estaciones/la_estanzuela/webseminariomalezas/articulos/depradorafael.pdf [Consulta abril, 20168].

Derkx, M.P.; Smidt, W. J.; Van der Plas, L. H.; Karsen, C.M. 1993. Changes in dormancy of *Sisymbrium officinale* seeds do not depend on changes respiratory activity. Philippines.

De Wet J.; K. Rao; M. Mengesha; D. Brink. 1983. Domestication of mawa millet (*Echinochloa colona*). Econo. Bot 37:283-291.

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(02), 43-48.

Egley, G. H. 1986. Stimulation of weed seed germination in soil. *Rev. Weed Science* 2:67-89.

Esashi, Y.; Tsukada, Y.; Ohhara, Y. 1978. Interrelations between low temperatura and anaerobiosis in the induction of germination of cockclebur seed. *Aust. J. Plant Physiol.* 5:337-345.

Espinoza, N; Díaz, J. 2005. Situación de la resistencia de malezas a herbicidas en cultivos anuales en Chile. 11p. [en línea]. <http://agrolluvia.com/wp-content/uploads/2014/03/SITUACION-DE-LA-RESISTENCIA-DE-MALEZAS-A-HERBICIDAS-EN-CULTIVOS-ANUALES-EN-CHILE.pdf>

Fardella, C. 2008. Evaluación de la resistencia de poblaciones de *Ischameum rugosum* provenientes de campos de arroz (*Oryza sativa L.*) a los herbicidas fenoxaprop-etilo y bispiribac-sodio. Trabajo de Grado. Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela. 46p.

Faro, J.; Betancourt, L.; Macadam, J.; Puesme, R. 1988. Malezas comunes en el cultivo de Caña de Azúcar en el Oriente de Venezuela. Vol. 6(1): 5-21. [en línea]. sian.inia.gob.ve/repositorio/revistas_ci/canadeazucar/cana0601/texto/malezas.htm

Favier, J. F. 1995. A model for germination rate during dormancy loss in *Hordeum vulgare*. *Annals of Botany* 76(6):631-638.

Fenner, M. 1980. The induction of a light requirement in *Bidens pilosa* seeds by leaf canopy shade. *New Phytol.* 84:103-106.

Fielding, A.; Kristie, D. N.; Dearman, P. 1992. The temperature dependence of Pfr action governs the upper temperature limit for germination in lettuce. *Photochemistry and photobiology* 56(5):623-627.

Fischer A., E. Granados; D. Trujillo. 1993. Propanil tolerance in populations of junglerice. *Weed Sci.* 41:201-206.

Fischer, A. 1997. Capítulo 4: Manejo Integrado de Malezas en Arroz En: Pantoja, A. Fischer, A. F. Correa-Victoria, L. Sanint y A. Ramírez. *MIP en Arroz: Manejo integrado de plagas; Artrópodos, enfermedades y malezas.* CIAT. 30-49. [en línea]. <https://books.google.co.ve/books?id=CyQVgn5EYi0C&pg=PR2&lpg=PR2&dq=albert+fischer+malezas+fundaci%C3%B3n+polar+ciat&source=bl&ots=pK2kPlsIEU&sig=YLvbWbGjCs9vma-KKWqiwHBSgoI&hl=es&sa=X&ei=gl3PVL6DOtPYggSZ6YCoCg&ved=0CCwQ6AEwAg#v=onepage&q=malezas%20&f=false>

Fischer, A; Valverde, B. 2010. *Resistencia a herbicidas en malezas asociadas al arroz.* En: *Producción eco-eficiente del arroz en América Latina* Ed. B.

Flemion, F.; Poole, H. 1948. Seed viability test with 2,3,5 triphenil tetrazolium chloride. *Contrib. Boyce Thomp. Inst.* 15: 243-258.

Foley, M.E. 2001. Seed dormancy: An update on terminology, physiological genetics, and quantitative trait loci regulating germinability. *Weed Sci.* 49: 305–317.

Freeland, P. 1976. Test for viability of seeds. *J. Biol. Edu.* 10:57-64.

Fumero, L. 2012. Efecto del herbicida propanil (480 gL⁻¹) en el control de accesiones de *Echinochloa colona* (L) Link., proveniente de arrozales venezolanos. Trabajo de Grado. Universidad Central de Venezuela. Facultad de Agronomía. Maracay. 54 p.

Futuyma, D.J. 2013. Evolution. Sunderland, MA: Sinauer. 656 p.

Galon, L.; Agostinetto, D. 2009. Comparison of empirical models for predicting yield loss of irrigated rice (*Oryza sativa*) mixed with *Echinochloa* spp. Crop Prot. 28:825-830.

Gange, A. C; Brown, V. K; Farmer, L. M. 1992. Effects of pesticides on the germination of weed seeds; implications for manipulate experiments. J. Appl. Ecol. 29:303-310.

González, J.; Zelaya, R.; Arregoces, O. 1983. Principales Malezas en el cultivo del Arroz. Guía de estudio para ser usada como complemento de la unidad audiotutorial sobre el mismo tema. Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT. Cali, Colombia. Fundación W. K. Kellogg. 49p. [en línea]. https://books.google.co.ve/books?id=2zHQTx7L_aMC&pg=PA28&lpg=PA28&dq=importancia+de+las+malezas&source=bl&ots=yns1fmomnE&sig=ADJ6f8UucNx8Y2p7lQHzkE5u2u8&hl=es419&sa=X&ei=0pvNVJaeHlEoNp2pg8AE&ved=0CEEQ6AEwCA#v=onepage&q=importancia%20de%20las%20malezas&f=false

Gorski, T., Gorska, K.; Nowicki, J. 1977. Germination of seeds of various herbaceous species under leaf canopy. Flora Batava 166:249-259.

Grabe, D.F. 1970. Tetrazolium testing handbook for agricultural seed. Contribution N° 29 to the Handbook on Seed Testing Assoc. Offic. Seed Anal.

Greesel, J. 2002. Preventing, delaying and mitigation gene flow from crops-rice as example. In: Proceedings of the Seventh International Symposium on the Biosafety of Genetically Modified Organism, Beijing, China. 59-77p.

Griggs, F. T. 1976. Life history strategies of the genus *Orcuttia* (Gramineae). In “Vernal Pools, Their Ecology and Conservation”. (S. Jain. Eds). Institute of Ecology Publication N° 9. University of California, Davis. 57-62p.

Hartmann, K.M; W. Nežadal. 1990. Photocontrol of weeds without herbicides. *Naturwissenschaften*. 77: 158–163.

Heap, I. 2016. International survey of herbicide resistant weeds.[Documento en línea] Disponible en <http://www.weedscience.com> [Consulta: abril, 2016].

Hegazy, A.; Fahmy, G. Ali, M. Gomaa, N. 2005. Growth and phenology of eight common weed species. *J. Arid Environ*. 61:171-183.

Hilhorst, H.W. 1993. New aspects of seed dormancy. pp. 571–579. In Côme, D.; Corbineau, F. (Eds) Proceedings of the international workshop on seeds. Basic and applied aspects of seed biology, Angers, France, 20–24 July 1992, Vol. 2. Paris, Université Pierre et Marie Curie.

Hilhorst, H. W. 1995. A critical update on seed dormancy. I. Primary dormancy. *Seed Science Research* 5(2):61-73.

Hilton, J. R. 1984. The influence of temperature and moisture status on the photoinhibition of seed germination in *Bromus sterilis* L. by the far-red absorbing form of phytochrome. *New phytologist*, 97(3), 369-374.

Hintikka, V. 1988. Germination ecology and survival strategy of *Rumex acetosella* (Polygonaceae) on drought-exposed rock out-crops in South Finland. *Ann. Bot. Fennici* 27:205-215.

Holm L., D. Plucknett; J. Pancho; J. Herberger. 1991. *The World's Worst Weed: distribution and biology*. The University Press of Hawaii, Malabar. Florida. 609p.

Holm, R. E. 1972. Volatile metabolites controlling germination in buried weed seeds. *Plant Physiol*. 50:293-297.

Holt, J. y LeBaron, H. 1990. Significance and distribution of herbicide resistance. *Weed Technol.* 4:141-149

Honek, A.; Martinkova, Z. 1992. The induction of secondary seed dormancy by oxygen deficiency in a barnyard grass *Echinochloa crus-galli*. *Experientia* 48: 904-906.

Hopkin, H. T.; Toole, E. H. 1950. Effect of DDT on germination of certain seeds. *Bot. gaz.* 112:130-132.

Hou, J. Q.; Simpson, G. M.. 1990. Phytochrome action and water status in seed germination of wild oats (*Avena fatua*). *Can. J. Bot.* 68:1722-1727.

Hrusevar D.; Mitic, B. Sandev, D. Alegro, A. 2015. *Echinochloa colona* (L.) Link (Poaceae), a new species in the flora of Croatia. *Acta Bota. Croat.* 74:159-164.

International Rules for Seed testing (ISTA). Edition 2005. Annexe to Chapter Seed Health Testing Methods. EE.UU. 17 Chapter. D-12.

International Seed Testing Association (ISTA). 1993. International rules for seed testing. *Seed Sci. and Technol.* 4:4-117.

Karssen, C. M. 1980. Environmental conditions and endogenous mechanism involved in secondary dormancy of seeds. *Israel J. Bot.* 29:45-64.

Kaul, M. 1986. *Weed flora of Kashmir Valley*. Scientific Publishers, Joshpur. India. 422p.

Kogan M. y Pérez A. 2003. *Herbicidas Fundamentos fisiológicos y bioquímicos del modo de acción*. Santiago, Chile. Ediciones Universidad Católica de Chile. 333p.

Lazarides, M. 1980. The tropical grasses of South-east Asia. Strauss and Cramer aduz. 225p.

Li, B. and Foley, M.E. 1997. Genetic and molecular control of seed dormancy. Trends in Plant Science 2:384–389.

Lin, R.J.; Kuo, W.H.J. 1996. Seasonal changes in the germinability of buried seeds of *Echinochloa colonum* (L.) Link. and *Alopecurus aequalis* Sobol. var. *amurensis* Komar. Mem. Coll. Agric. Natl. Taiwan Univ. 36:232-244.

Lockerman, R. H; Putnam, A. R. 1979. Evaluation of allelopathic cucumbers (*Cucumis sativus*) as an aid to weed control. Eed Sci. 27:54-57.

Mandoli, D. F.; Ford, G. A.; Waldron, L. J.; Nemson, J. A.; Briggs, W. R. 1990. Some spectral properties of several soil types: implications for photomorphogenesis. Plant, Cell & Environment 13(3): 287-294.

Manidool, C. 1992. *Echinochloa colona* (L.) Link. In: Minute, L; Jones, R. M. (Eds). Plant Resources of South-east Asia. Pudoc Scientific Publisher. Wageningen. 303p.

Martínez, M.; Alfonso W, P. 2003. Especies de Malezas más importantes en siembras hortícolas del valle de Quibor, estado Lara, Venezuela. Bioagro volumen 15(2) 91-96. [en línea]. [www.ucla.edu.ve/bioagro/Rev15\(2\)/3.%20Especies%20de%20malezas.pdf](http://www.ucla.edu.ve/bioagro/Rev15(2)/3.%20Especies%20de%20malezas.pdf)

McGillion, T., Storrie, A. 2006. Integrated Weed Management in Australian Cropping Systems-a Training Resource for Farm Advisors. Cooperative Research Centre for Australian Weed Management, Adelaide, South Australia, 28p.

McGraw, J.B; Day, T.A. 1997. Size and characterist of natural seed bank in Antartica. Artic and Alpine Research 29(2):213-216.

Menchari Y, Chauvel B, Darmency H, Delye C. 2008. Fitness costs associated with three mutant acetyl-coenzyme A 214 N Weed Science 63, Special Issue 2015 carboxylase alleles endowing herbicide resistance in black-grass *Alopecurus myosuroides*. J Appl Ecol 45:939–947.

Meneses C.R.; Gutiérrez Y. A.; García R.A.; Antigua P.G.; Gómez S.J.; Correa V.F.; Calvert L. 2001. Guía para el trabajo de campo en el manejo integrado de plagas del arroz. Cuarta edición. Bauta la Habana, Cuba; Cali, Colombia. 72p. [en línea]. https://books.google.co.ve/books?hl=es&lr=&id=_3meJCzC7A0C&oi=fnd&pg=PR3&dq=trabajos+sobre+echinochloa+colona&ots=V6zXRnJZEG&sig=-wirdeLNWygcg0SblrTH5I-7z9s#v=onepage&q=trabajos%20sobre%20echinochloa%20colona&f=false

Moss, S. R. 2002. Herbicide resistant weeds. *In*: Naylor, R. E. (ed.). Weed management handbook. 9th ed. British Crop Protection Council. Blackwell Publishing. Wiley-Blackwell. London, UK. p. 225-252.

Mullverstedt, R. 1963. Untersuchungen über die keimung von unkrautsamen in abhängigkeit vom sauerstoffpartialdruck. Weed Res. 3:154-163.

Murphy T.; Gosset, B. and Toler, J. 1986. Growth development of dinitroaniline-susceptible and-resistant goosegrass (*Eleusine indica*) biotypes under noncompetitive conditions. Weed Sci. 34: 704-710.

Nonogaki, H.; Bassel, G.W.; Bewley, J.D. 2010. Germination—still a mystery. Plant Sci. 179:574–81.

Noor, M; Khan, M. A. 1994. Allelopathic potential of *Albizia samans* Merr. Pakistan J. Bot. 26:139-147.

Nyunt, S.; Grabe, D.F. 1987. Induction of secondary dormancy in seeds of meadowfoam (*Limnathes alba* Benth). J. Seed Technol. 11:103-110.

Ortiz, A. 1997. Caracterización morfológica y quimiotaxonómica de eco tipos de arroz rojo y variedades de arroz en Venezuela. Tesis de Postgrado. Maracay, Ven. Universidad Central. Facultad de Agronomía. 117 p. [en línea]. http://www.researchgate.net/publication/48220670_Caracterizacin_morfofisiolgica_y_quimiotaxonmica_de_ecotipos_de_arroz_rojo_y_variedades_de_arroz_en_Venezuela

Ortiz, A.; López, A. 2014. Resistencia de *Echinochloa colona* (L.) Link al herbicida cyhalofop-butilo en arrozales de Venezuela. Revista de la Facultad de Agronomía (UCV) 40 (1): 1-8. [en línea]. revistaagronomiaucv.org.ve/revista/articulos/2014_40_1_1.pdf

Pacheco, J.; Pérez, A. 1992. Malezas de Venezuela. Aspectos Botánicos, ecológicos y formas de combate. Primera Edición 1989. San Cristóbal, Venezuela. 344p.

Papa, JC.; Tuesca, D.; Bacigaluppo, D. 2010. Detección reciente en la provincia de Santa Fe de accesiones de *Echinochloa colona* sospechosos de presentar resistencia a glifosato. INTA EEA OLIVEROS. 4- 91p. [en línea]. http://inta.gob.ar/documentos/deteccion-reciente-en-la-provincia-de-santa-fe-de-accesions-de-echinochloa-colona-sospechosos-de-presentar-resistencia-a-glifosato/at_multi_download/file/detecci%C3%B3n-reciente-en-la-provincia-de-santa-fe-de-accesions-de-echinochloa-colona.pdf

Paris, M; Roux, F.; Berard, A., Reboud, X. 2008. The effects of the genetic background on herbicide resistance fitness cost and its associated dominance in *Arabidopsis thaliana*. Heredity 101:499–506.

Peerzada A.; Bajwa A.; Ali H. Chauhan B. 2016. Biology, impact, and management of *Echinochloa colona* (L.) Link. Crop Protection 83:56-66.

Peraza, M. J. 2013. Evaluación del Control con el Herbicida Fenoxaprop-etilo de algunas accesiones de *Echinochloa colona* (L.) Link, provenientes de arrozales de Venezuela. Tesis de Grado. Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela. 42 p.

Pérez, F.; Pita, J. M. 2001. Viabilidad, vigor, longevidad y conservación de semillas. Universidad Politecnica de Madrid. Departamento de Biología Vegetal. E. U. I. Técnica Agrícola. Hojas divulgadoras n° 2112 HD. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid, España. 16p. [en línea]. <http://servicios.educarm.es/templates/portal/ficheros/websDinamicas/20/conservaci%C3%B3n%20semillas.pdf>

Pons, T. L. 1991. Dormancy, germination and mortality of seeds in a chalk-grassland flora. *Journal of Ecology*, 79: 765-780.

Popay, A. I; Roberts, E. H. 1970. Factors involved in the dormancy and germination of *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik and *Senecio vulgaris* L. *J. ecol* 58:103-122.

Powell, A.D.; Leung, D. W.; Bewley, J. D. 1983. Long-term storage of dormant Grand Rapids lettuce seeds in the imbibed state. Physiological and metabolic changes. *Planta* 159:182-188.

Powles, S. y Howat, P. 1990. Herbicide-resistant weed in Australia. *Weed Technol.* 4:178-185.

Powles, S B.; Preston, C. 2006. Evolved glyphosate resistance in plants: biochemical and genetic basis of resistance. *Weed Technology* 20 (6):282-289.

Powles, S., C. Preston; I. Bryan and A. Jutsum. 1997. Herbicide resistance: Impact and management. *Adv. agron.* 58: 57-93.

Primack, R.B.; Hyesoon, K. 1989. Measuring fitness and natural selection in wild plant populations. *Annu Rev Ecol Syst* 20:367–396.

Raju, R.A.; Reddy, M.N. 1989. Control of jungle rice in the Godavari delta. *Indian Farm* 39: 30-31.

Ramachandra, C.; Denesh, G.R.; Ramachandra, P.T.V. 2012. Chemical weed control in dry rice nursery. In: Proceedings of the Biennial Conference of Indian Society of Weed Science on Weed Threat to Agriculture, Biodiversity and Environment, Indian Society of Weed Science. Kerala Agricultural University, Thrissur, Kerala, India. 91p.

Rao A.; D. Johnson; B. Sivaprasad; J. Ladha; A. Mortimer. 2007. Weed managment in direct-seeded rice. *Adv. Agron.* 93:153-255.

Renton, M.; Owen, M.; Michael, P; Steadman, K.; Powles, S. 2011. Towards large-scale prediction of *Lolium rigidum* emergence. II. Correlation between dormancy and herbicide resistance levels suggests an impact of cropping systems. Volume 51. *WeedResearch*51. [en línea]. onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-3180.2010.00835.x/abstract

Reznick, D. N. y K.G. Cameron. 2001. The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetic* 112-113: 183-198.

Richter, D. D.; Markwitz, D. 1995. How deep is soil? *BioScience* 45:600-609.

Roberts, E. H. 1972. Dormancy: A factor affecting seed survival in the soil. In “Viability of Seeds”. Roberts, E. H. (Ed). Syracuse. Univ. Press. Syracuse. NY. 321-359p.

Rodríguez, P. 1988. Aspectos Fisiológicos y Morfológicos de las Malezas. 44p. [en línea]. academic.uprm.edu/rodriguezp/HTMLobj95/aspectosfisiologicosymorfologicosdemalezas.pdf

Roff, D.A. 2002. Life History Evolution. Sunderland, MA: Sinauer, 465 p.

Rojas, M.; Agüero, R. 1996. Malezas asociadas a canales de riego y terrenos colindantes de Arroz anegado en fincas el cerrito, Guanacaste. Costa Rica. Agronomía Mesoamericana 7(1): 9-19. [en línea]. www.mag.go.cr/rev_meso/v07n01_009.pdf

Roux F; Camilleri, C.; Bérard A., Reboud, X. 2005. Multigenerational versus single generation studies to estimate herbicide resistance fitness cost in *Arabidopsis thaliana*. Evolution 59:2264–2269.

Samimy, C. and Khan, A. A. 1983. Secondary dormancy, growth regulator effects, embryo growth potential in curly dock (*Rumex crispus*) seeds. Weed Sci. 31:153-158.

Sanint, L.R. 2010. Nuevos retos y grandes oportunidades tecnológicas para los sistemas arroceros: Producción, seguridad alimentaria y disminución de la pobreza en América Latina y el Caribe. En: Producción eco-eficiente del arroz en América Latina Ed. B.

Sata. 2009. Herbicidas, Cyhalofop-butil. [en línea]. http://www.laguiasata.com/joomla/index.php?option=com_content&view=article&id=288:cihalofop-butil&catid=45:principios-activos&Itemid=57

Schenee, L. 1984. Plantas comunes de Venezuela. Colección Ciencias Biológicas VIII. Ediciones de la biblioteca. Caracas. 822p.

Simpson, G.M. 1966. A study of germination in the seed of wild rice (*Zizania aquatica*). Can. J. Bot. 44:1-9.

Simpson, G. M. 2007. Seed dormancy in grasses. Cambridge University Press.

Solórzano, J. 2015. Caracterización Morfofisiológicas y Evaluación de Dos Accesiones de *Echinochloa colona* (L.) Link al Herbicida Quinclorac. Trabajo de Grado. Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela. 29 p.

Stearns S.C. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Funct Ecol* 3:259–268.

Taylorson, 1979. Response of weed seeds to ethylene and related hydrocarbons. *Weed Sci.* 27:7-10.

Taylorson, E. B. 1980. Aspects of seed dormancy in fall panicum (*Panicum dichotomiflorum*). *Weed Science* 28: 64-67.

Taylorson, R. B.; Hendricks, S. B. 1976. Interactions of phytochrome and exogenous gibberellic acid on germination of *Lamium amplexicaule* L. seeds. *Planta*, 132(1), 65-70.

Thornby, D., Werth, J.; Walker, S. 2014. Patch management solves early infestations of glyphosate resistant awnless barnyard grass. In: Zydenbos, S. (Ed). *Proceedings of Nineteenth Australasian Weeds Conference*. New Zealand Plant – Protection Society, Christchurch, New Zealand. 214-217p.

Toole., E.; Hendricks, S. B.; Borthwick, H. A.; Toole, V. K. 1956. Physiology of seed germination. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 7:299-324.

Toole, V. K. 1938. Germination requirements of seed of some introduced and native range grasses. *Proc. Assoc. Offic. Seed Anal.* 30:227-243.

Torres, S. 2013. Evolución de mecanismo de Resistencia de algunas accesiones de *Ischaemon rugosum* Salisl. a herbicida bispiribac – sodio. Comisión de estudios de

Postgrado en Agronomía. Maracay, Venezuela. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. 46 p.

Unidad de Servicios Integrados Climatológicos para la Investigación en Agricultura y Ambiente (USICLIMA). 2014. Cátedra de Climatología Agrícola. Facultad de Agronomía-UCV. Maracay. 2p.

United States Department of Agriculture (USDA). 2015. Natural Resources Conservation Service. [Disponible en línea]. <http://plants.usda.gov/core/profile?symbol=Ecco2>. [Consultado: 4/12/2015].

United States Department of Agriculture (USDA). 2016. Natural Resources Conservation Service. [Disponible en línea]. <http://plants.usda.gov/core/profile?symbol=Ecco2>. [Consultado: 4/3/2016].

Uremis, I.; Uygur, F. 1999. Minimum, optimum and maximum germination temperatures of some important weed species in the Cukurova region of Turkey. Turk. Herb. Der. 2:1-12.

Valverde, B.; C. Riches y J. Caseley. 2000. Prevención y manejo de malezas resistentes a herbicidas en arroz: experiencias en América Central con *Echinochloa colona* L. Link. San José, Costa Rica, Cámara de Insumos Agropecuarios. 138 p.

Van der Schaar, W., Alonso-Blanco, C., León-Kloosterziel, K.M., Jansen, R.C., Van Ooijen, J.W.; Koornneef, M. 1997. QTL analysis of seed dormancy in *Arabidopsis* using recombinant inbred lines and MQM mapping. Heredity 79:190–200.

Vencill, W. 2002. Herbicide handbook. Weed Science Society of America. 8^{va} edición. Champaign, USA, Lawrence. 493 p.

Vergara, J. 1989. Los Herbicidas: grupos químicos, modo de actuar, selectividad y usos con énfasis en Colombia. COMALFI16: 35-47.

Vidaver, W.; Hsiao, A. I. 1975. Secondary dormancy in light-sensitive *Lactuca* seeds incubated anaerobically or at elevated temperature. *Can. J. Bot.* 53:2557-2560.

Vila-Aiub, M, Gundel; P.E; Preston, C. 2015. Experimental Methods for Estimation of Plant Fitness Costs Associated with Herbicide-Resistance Genes *Weed Science* 2015 Special Issue:203–216.

Vila-Aiub, M. M., Neve, P., Powles, S.B. 2005. Resistance cost of a cytochrome P450 herbicide metabolism mechanism but not an ACCase target site mutation in a multiple resistant *Lolium rigidum* population. *New Phytol* 167:787–796.

Vincent, E. M and Roberts, E. H. 1977. The interactions of light and alternating temperature in promoting the germination of dormant seeds of common weed species. *Seed Sci. Technol.* 5:659-670.

Wagner, W.; Herbst, D.M Sohmer, S. 1999. Manual of the flowering plants of Hawaii. Revised Edition. University of Hawaii Press, Honolulu. 1990p.

Wang, W.; Xia, H.; Yang, X.; Xu, T.; Si, H.J.; Cai, X. X.; Wang, F.; Su, J.; Snow, A. A.; Lu, B-R. 2013. A novel 5-enolpyruvylshikimate-3- phosphate (EPSP) synthase transgene for glyphosate resistance stimulates growth and fecundity in weedy rice (*Oryza sativa*) without herbicide. *New Phytol.* 202:679–688 doi:10.1111/ nph.12428.

Waterhouse, D. 1993. The Major Arthropod Pests and Weeds of Agriculture in Southeast Asia. ACIAR Monograph N° 21. Australian Centre for International Agricultural Research. Canberra, Australia. 141p.

Widell, K. O.; Sundqvist, C.; Virgin, H. I. 1985. Characterization of SAN 9789-estimate lettuce (*Lactuca sativa*) seed germination. *Weed Sci.* 33: 60-164.

Wiederholt, R. and Stoltenberg, D. 1996. Absence o differential fitness between giant foxtail (*Setaria faberi*) accessions resistant and susceptible to acetyl-coenzyme A carboxylase inhibitors. *Weed Sci.* 44:18-24.

Wilk, M.; Shapiro, S. 1965. Contraste de normalidad. Prueba de normalidad. Apéndice A. 4p. [en línea]. http://www.ub.edu/aplica_infor/spss/cap5-6.htm ; http://webdelprofesor.ula.ve/ciencias/segninis/Docencia/ANEXO_A_Sahapiro-Wilks.pdf

Witztum, A.; Gutterman, Y.; Evenari, M. 1969. Integumentary mucilageas an oxygene barrier during germination of *Blepharis persica* (Burn) Kuntze. *Bot. Gaz.* 130:238-241.

Woolley, J. T.; Stoller, E. W. 1978. Light penetration and light-induced seed germination in soil. *Plant Physiology* 61(4): 597-600.

Wu, H.; S. Walker; V. Osten; L. Taylor; B. Sindel. 2004. Emergence and persistence of barnyard grass (*Echinochloa colona* L. Link) and its management options in Sorghum. In: B. Sindel; B. S. Johnson (Eds). *Proceedings of the 14th Australian Weeds Conference.* Weed Society of New South Wales. Sydney. 538-541p.

Yabuno, T. 1962. Cytotaxonomic studies on two cultivated species and the wild relatives in the genus *Echinochloa*. *Cytologia* 27:296-305.

Young, J. A.; Evans, R.A. 1973. Mucilaginous seed coats. *Weed Science* 21: 52-54.

Zimdahl, R.; Lubigan R., Moody, K. Mabbayad, M. 1989. Seeds and seedlings of weed in rice in south and Sotheast Asia. *International Rice Research Institute, Manila, Phillipines.* 63p.

Zita P., G. 2012. Resistencia de malas hierbas a herbicidas inhibidores de la enzima ACCasa. . (Tesis Doctoral). Universidad De Córdoba. Departamento de Edafología y Química Agrícola. Pág. 208.

ANEXOS

Anexo 1. Resultados del análisis de varianza y prueba de medias de los datos de altura de planta hasta la hoja más larga de dos accesiones de *E. colona*, EC114A susceptible y EC33P resistente a herbicidas.

Accesión	26DDT	33DDT	40DDT	47DDT	54DDT	61DDT	68DDT	75DDT
EC114A (S)	39.00	89.90 a	91.70 a	91.70 a	91.7	91.70 b	91.70 b	91.70 b
EC33P (R)	37.00	48.40 b	61.80 b	83.30 b	98.6	114.50 a	135.30 a	135.30 a
CME	20000	8611.25	4470.05	352.80	238.05	2599.2	9504.8	9504.8
P	0.4825	0.000001	0.000001	0.0144	0.0786	0.000001	0.000001	0.000001
CV (%)	16,41	9,07	8,08	7,93	8,70	7,22	7,35	7,35

CME: Cuadrado medio del error. P: probabilidad. CV: coeficiente de variación.

Anexo 2. Resultados del análisis de varianza y prueba de medias de los datos de número de macollos por planta hasta la hoja más larga de dos accesiones de *E. colona*, EC114A susceptible y EC33P resistente a herbicidas.

Accesión	26DDT	33DDT	40DDT	47DDT	54DDT	61DDT	68DDT	75DDT
EC114A(S)	8.8	11.6	14.8	15,10	15.9	16	16	16
EC33P(R)	7.5	11.3	14.1	14,80	14.8	14.8	14.8	14.8
CME	8.45	0.45	2.45	0.45	6.05	7.2	7.2	7.2
P	0.098	0.7272	0.4987	0.7604	0.3582	0.3117	0.3117	0.3117
CV (%)	20,47	16,53	15,69	14,49	17,00	16,74	16,74	16,74

CME: Cuadrado medio del error. P: probabilidad. CV: coeficiente de variación.

Anexo 3. Resultados del análisis de varianza y prueba de medias de los datos de días a floración del primer y segundo macollo, longitud de la panícula, peso de granos/planta y número de granos/planta de dos accesiones de *E. colona*, EC114A susceptible y EC33P resistente a herbicidas.

Accesión	Días a floración en el primer macollo (DDT)	Días a floración en el segundo macollo (DDT)	Longitud de panícula del tallo principal (cm)	Peso de los granos/ planta	Número de granos/planta
EC114A(S)	27.80 b	43.80 b	19.50 a	13.21 b	10090 b
EC33P(R)	63.70 a	71.80 a	18.20 a	27.24 a	21261 a
CME	6444.05	3920.00	8.45	983.36	6.24E+08
P	0.000001	0.000001	0.4228	0.000001	0.000001
CV (%)	6,18	6,44	18.8	14,57	15,56

CME: Cuadrado medio del error. P: probabilidad. CV: coeficiente de variación.



Anexo 4. Revisión del experimento.



Anexo 5. Entresaque de plántulas de *E. colona* en cada pote (unidad experimental).



Anexo 6. Macollamiento de las accesiones de *E. colona* evaluadas en este experimento.



Anexo 7. Vista del experimento sobre multiplicación de semillas de las accesiones de *E. colona* evaluadas en este trabajo de investigación.



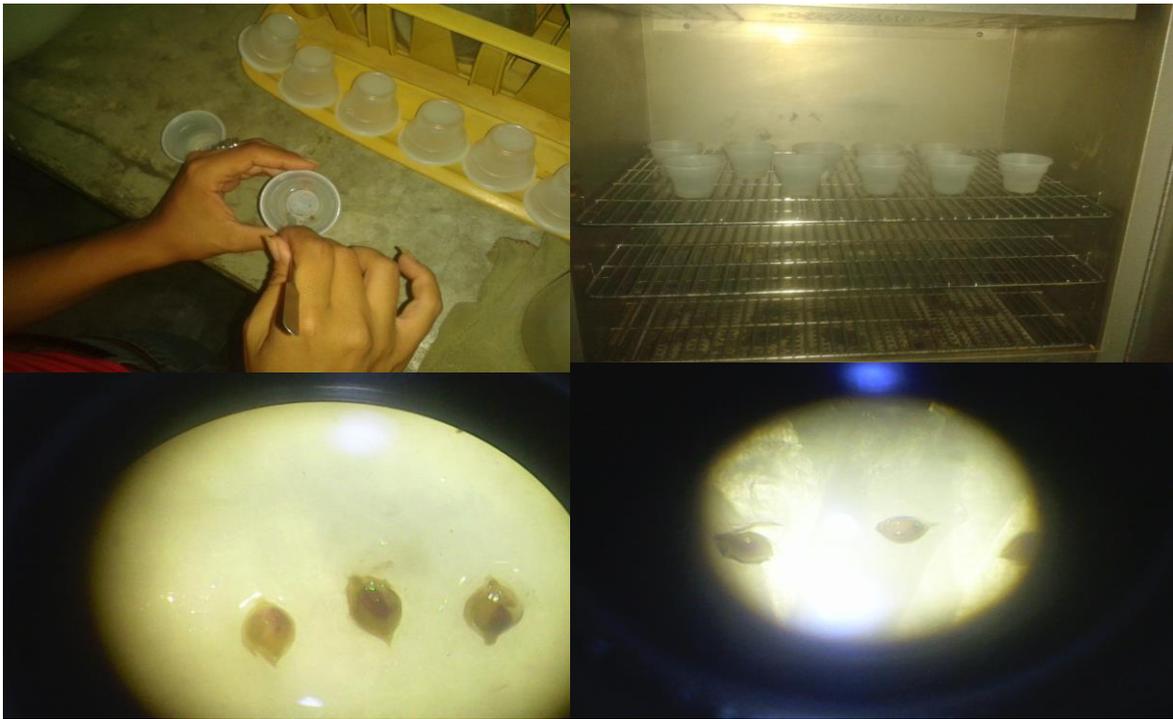
Anexo 8. Medición de la altura de planta y número de macollos en plantas de *E. colona*. Las plantas se cubrieron con tela de tul para garantizar la recolección de las semillas de cada tratamiento.



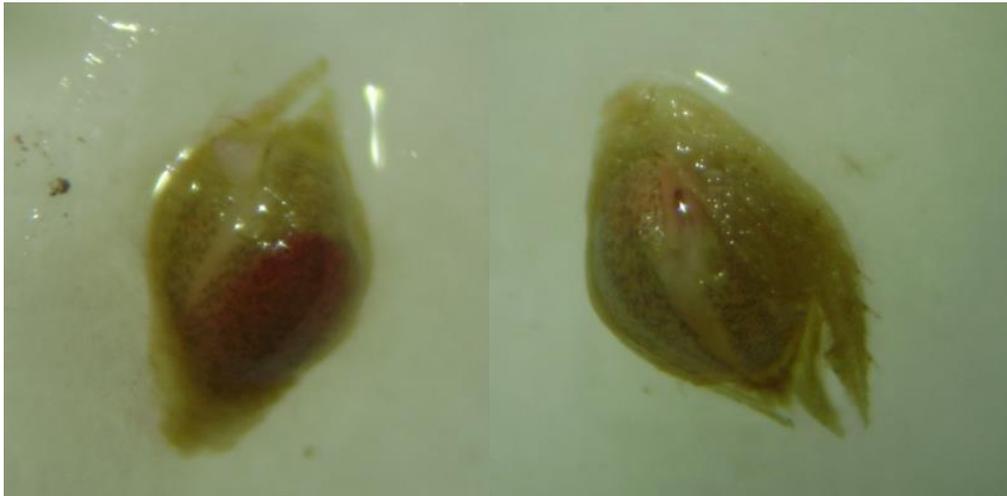
Anexo 9. Cámara de germinación a $30^{\circ} \pm 3^{\circ}\text{C}$.



Anexo 10. Pruebas de germinación de las accesiones EC114A (S) y EC33P (R) de *E. colona*.



Anexo 11. Prueba de viabilidad con tetrazolio en las accesiones EC114A (S) y EC33P (R) de *E. colona*.



Anexo 12. La semilla del lado izquierdo está viva (embrión coloreado de rojo) y la de la derecha está muerta (embrión no coloreado).