



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

TESIS DE DOCTOR EN AGRONOMÍA

ESTUDIO AGROECOLÓGICO DE LAS MALEZAS

*Helianthus annuus* Y *Helianthus petiolaris*

MAURICIO JAVIER CASQUERO

BAHIA BLANCA

ARGENTINA

2014



## PREFACIO

Esta Tesis se presenta como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Doctor en Agronomía, de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el ámbito del Departamento de Agronomía durante el período comprendido entre el 22 de Septiembre de 2009 y el 9 de Mayo de 2014, bajo la dirección del Dr. Miguel Ángel Cantamutto.

.....



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

La presente tesis ha sido aprobada el ....../....../..... , mereciendo la calificación de..... (.....)



...A mi familia



## **AGRADECIMIENTOS**

Al Dr. Miguel Cantamutto (Bochi), director de mi tesis, por haber confiado en mí y permitirme ser parte de su grupo de trabajo. Por el esfuerzo y tiempo dedicado en mi formación profesional, así también como por su meticulosa revisión y corrección de la tesis.

Al Dr. Alejandro Presotto por haberme transmitido su joven, pero gran experiencia. Por su buena predisposición, colaboración permanente, apoyo incondicional y principalmente por ser un excelente amigo.

A las Dras. Mónica Poverene y Alicia Carrera por su apoyo y sus palabras de aliento en todo momento.

A mi familia, Nilda (mamá), Jorge (papá) y Regina (hermana) que me permitieron estudiar y me enseñaron los valores de la vida.

A mi esposa Sol por haberme bancado incondicionalmente durante todos estos años y por su permanente colaboración en la toma de datos.

A mis colegas y amigos Claudio Pandolfo, Marta Miravalles (Pelú) e Ivana Fernández-Moroni (Rusa) por los inolvidables almuerzos y diálogos compartidos, pero principalmente por haber estado siempre presentes.

A mi amiga la Dra. Soledad Ureta por sus sabias palabras, brindadas en el momento adecuado.

A los tesisistas y amigos Ignacio Salas, Christian Teyseire, Boris Vercellino, Matilde Cruz, Pamela Dorrnsoro, Ana Luisoni, Karen Kiehr, Gregorio Aagard, Marina Vallesi, Marcos Bongiovanni y Andrés Colombo por su invaluable colaboración en la toma de datos y por hacer que el trabajo sea más ameno.

A mi colega y gran amigo Francisco Blázquez (Pancho) por su colaboración en el trabajo de campo y por el apoyo brindado todos estos años.

A mis amigos y compañeros de trabajo Agustina Gutiérrez, Ana Mondón, Antonio Garayalde, Julieta Miranda-Zanetti por los buenos momentos compartidos.

A mis amigos del 4<sup>to</sup> piso, los Ing. Agr. Juan Manuel Martínez y Matías Duval por el asesoramiento brindado y por el humor aportado a la jornada laboral.

Al Ing. Agr. Pablo Errazu por informar al grupo de trabajo la presencia de un biotipo agrestal de *Helianthus annuus* en la localidad de Tres Arroyos, el cual fue de gran importancia para la realización de esta tesis.

A la Ing. Noemí Fritz y a la Cámara Arbitral de Cereales de Bahía Blanca por el análisis de materia grasa y perfil de ácidos grasos del material estudiado.

Al Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur por haberme facilitado las instalaciones utilizadas para llevar a cabo los ensayos.

A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por haber otorgado las becas de posgrado que posibilitaron la realización de esta tesis.

## RESUMEN

El género *Helianthus* incluye especies silvestres y cultivadas de importancia biológica, genética y económica. Entre ellas, *H. annuus* y *H. petiolaris* se encuentran naturalizadas en la región Central Argentina. Ambas especies pueden comportarse como maleza, invadir lotes de producción de granos, limitar la producción de semilla pura y, debido a la posibilidad de transferencia de genes del cultivo, constituyen una amenaza para la durabilidad de la tecnología de tolerancia genética a herbicidas.

El objetivo de la presente tesis fue registrar la distribución geográfica de malezas agrestales de *H. annuus* y *H. petiolaris* en la región Central Argentina, caracterizarlas fenotípicamente, determinar su viabilidad en el banco de semillas del suelo y sensibilidad a herbicidas. Asimismo, estudiar un proceso invasivo de un biotipo agrestal de *H. annuus*, determinar su posible origen y la interferencia ejercida sobre el cultivo de girasol. Finalmente, generar estrategias para prevenir la formación de poblaciones resistente a Imidazolinonas y desarrollar información técnica para el manejo de la tecnología.

En cinco provincias de la región Central Argentina se observaron más de un centenar de casos de malezas de las especies *H. annuus* y *H. petiolaris*. Su presencia estuvo altamente asociada al cultivo de girasol. La provincia más afectada fue La Pampa, principalmente con poblaciones agrestales de *H. petiolaris*. Más del 25 % de los casos se adjudicaron a plantas fuera de tipo, originadas a partir de semillas contaminadas genéticamente.

El estudio fenotípico no diferenció de forma consistente a plantas agrestales y ruderales para ambas especies. Las plantas agrestales de *H. annuus* adelantaron una semana el estadio R1 y todas sus inflorescencias finalizaron la floración más de un mes antes que las ruderales. Más del 20 % de la semilla podría permanecer viable durante 42 meses en el suelo.

Se observó un biotipo agrestal de *H. annuus* en la localidad de Tres Arroyos, en una región sin antecedentes de poblaciones ruderales. El biotipo agrestal fue fenotípicamente intermedio entre el ruderal y el girasol, por lo cual no se pudo descartar el origen exoferal.

El área invadida en el establecimiento del productor, aumentó de 8 a 45 ha en cuatro años y alcanzó la densidad de 11 malezas m<sup>-2</sup>. La maleza no modificó la fenología, la altura, ni el contenido de aceite del girasol, sin embargo los componentes de rendimiento fueron severamente afectados, observándose una disminución del 80 % del rendimiento con 10,7 malezas m<sup>-2</sup>.

Para prevenir la formación de poblaciones agrestales de *H. annuus* resistente a Imidazolinonas debería realizarse un manejo estratégico con herbicidas inhibidores de AHAS y glifosato, con los cuales se podría limitar el tamaño poblacional. Luego del cultivo de girasol tolerante a Imidazolinonas, el control de malezas debería ser realizado al menos durante cuatro ciclos sucesivos con herbicidas pertenecientes a otra familia química. De esa manera la probabilidad estimada de nacimiento de una planta introgresada por el cultivo fue menor al 5 %.

## ABSTRACT

The *Helianthus* genera include wild and crop species, with biological, genetic and economic importance. *H. annuus* and *H. petiolaris* are naturalized and widespread in Central Argentina. Both species behave as weed, may invade crop fields, put at risk the pure seed production and threaten the durability of the genetic herbicide tolerance technology, due to the possibility of crop genes transferring.

The aim of this thesis was to record the geographical distribution of agrestal *H. annuus* and *H. petiolaris* populations in the Central region of Argentina, characterize them phenotypically, determine their viability in the soil seed bank and their herbicide susceptibility. Also, studying an invasive process of an agrestal *H. annuus* biotype, determine its origin and the interference on sunflower. Finally, generate strategies to prevent the emergence of Imidazolinone resistant populations and develop technical information for the management of the technology.

Annual weeds of the *Helianthus* genus were found in more than a hundred fields, distributed in five Argentine provinces. The presence of agrestal plants was highly associated with the cultivation of sunflower. La Pampa was the most frequently invaded province, where *H. petiolaris* populations were mainly found. More than 25 % of the cases were allocated to "off-types" plants, originated in genetic seed contaminants.

The phenotypic study did not consistently differentiate between agrestal and ruderal plants of both species. The agrestal *H. annuus* plants reached the R1 stage one week and their inflorescences finished the flowering more than a month before the ruderal plants. Up to more than 20 % of the buried seed may remain viable for 42 months.

One agrestal biotype of *H. annuus* was found in Tres Arroyos, in a region with no history of ruderal populations. The agrestal biotype showed intermediate phenotype between ruderal and sunflower, therefore an exoferal origin could not be ruled out. In the crop field, the invaded area increased from 8 to 45 ha in four years and reached the density of 11 weeds m<sup>-2</sup> in densest patches. Weed competition did not alter the phenology, height and the oil content of sunflower, however the yield components were severely affected, showing a yield decrease of 80 % with 10.7 weeds m<sup>-2</sup>.

To prevent the emergence of Imidazolinone tolerant agrestal *Helianthus* populations, it should be done a strategic management of AHAS inhibiting herbicides and glyphosate, which could decreased population size. If Imidazolinone tolerant sunflower was cultivated, due to possible exchange of genes with biotype agrestal, the control should be conducted at least during four successive cycles. Thereby estimated probability of emergence of an introgressed plant was less than 5 %.

Certifico que fueron incluidos los cambios y correcciones sugeridas por los jurados.

Firma del Director



## ÍNDICE

PREFACIO .....	i
AGRADECIMIENTOS .....	v
RESUMEN.....	vii
ABSTRACT .....	ix
ÍNDICE DE FIGURAS.....	xvii
ÍNDICE DE TABLAS.....	xxi
ÍNDICE DE ECUACIONES .....	xxvi
ÍNDICE DE IMÁGENES.....	xxvii
ABREVIATURAS .....	xxix
CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL .....	1
CAPÍTULO 2: DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE POBLACIONES AGRESTALES DE <i>H. annuus</i> Y <i>H. petiolaris</i> EN LA REGIÓN CENTRAL ARGENTINA.....	19
INTRODUCCIÓN .....	22
HIPÓTESIS .....	26
OBJETIVOS:.....	26
MATERIALES Y MÉTODOS.....	27
RESULTADOS.....	31
DISCUSIÓN .....	49
CAPÍTULO 3: CARACTERIZACIÓN FENOTÍPICA DE POBLACIONES AGRESTALES DE <i>H. annuus</i> Y <i>H. petiolaris</i> DE ARGENTINA .....	53
INTRODUCCIÓN .....	55
HIPÓTESIS .....	61
OBJETIVOS .....	61
MATERIALES Y MÉTODOS.....	62
RESULTADOS.....	69
DISCUSIÓN .....	82
CAPÍTULO 4: PERMANENCIA DE POBLACIONES NATURALE DE <i>H. annuus</i> Y <i>H.</i> <i>petiolaris</i> EN EL BANCO DE SEMILLAS DEL SUELO.....	86
INTRODUCCIÓN .....	88
HIPÓTESIS .....	92

OBJETIVOS .....	92
MATERIALES Y MÉTODOS .....	93
RESULTADOS.....	97
DISCUSIÓN .....	104
<b>CAPÍTULO 5: SENSIBILIDAD DE POBLACIONES NATURALES DE <i>H. annuus</i> Y <i>H. petiolaris</i> A SEIS HERBICIDAS.....</b>	<b>110</b>
INTRODUCCIÓN .....	112
HIPÓTESIS .....	118
OBJETIVO .....	118
MATERIALES Y MÉTODOS.....	120
RESULTADOS.....	126
DISCUSIÓN .....	144
<b>CAPÍTULO 6: EXOFERALIDAD EN GIRASOL (<i>Helianthus annuus</i>): ESTUDIO DE UN CASO DE INTERFERENCIA INTRAESPECÍFICA PROMOVIDO POR LA ACTIVIDAD HUMANA .....</b>	<b>148</b>
INTRODUCCIÓN .....	150
HIPÓTESIS .....	152
OBJETIVOS .....	152
MATERIALES Y MÉTODOS .....	153
RESULTADOS.....	157
DISCUSIÓN .....	172
<b>CAPÍTULO 7: INTERFERENCIA EJERCIDA POR UN BIOTIPO AGRESTAL DE <i>H. annuus</i> SOBRE EL GIRASOL.....</b>	<b>176</b>
INTRODUCCIÓN .....	178
HIPÓTESIS .....	181
OBJETIVOS .....	181
MATERIALES Y MÉTODOS.....	182
RESULTADOS.....	185
DISCUSIÓN .....	197
<b>CAPÍTULO 8: SIMULACIÓN DE LA EXTINCIÓN DE INDIVIDUOS AGRESTALES DE <i>Helianthus annuus</i> LUEGO DE LA INTROGRESIÓN DE GIRASOL TOLERANTE A HERBICIDAS.....</b>	<b>200</b>
INTRODUCCIÓN .....	202

HIPÓTESIS .....	207
OBJETIVOS .....	207
MATERIALES Y MÉTODOS .....	208
RESULTADOS.....	222
DISCUSIÓN .....	226
CAPÍTULO 9: CONCLUSIONES .....	232
REFERENCIAS .....	242
ANEXO DE IMÁGENES .....	274



## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1: Localización de poblaciones naturales de <i>Helianthus</i> anuales en Argentina. Cada símbolo representa un departamento provincial donde la especie se encuentra presente (Poverene et al., 2002).....	13
Figura 2.1: Análisis de Componentes Principales de la localización de poblaciones agrestales de <i>H. annuus</i> y <i>H. petiolaris</i> y variables agroclimáticas.....	32
Figura 2.2: Distribución de poblaciones agrestales del género <i>Helianthus</i> en la región Central Argentina observadas en el período 2009-2013. a: todas las poblaciones; b: <i>H. annuus</i> ; c: <i>H. petiolaris</i> ; d: Contaminantes de semilla; e: Híbridos; f: Voluntarios. Cada punto representa un caso estudiado.....	34
Figura 2.3: Posicionamiento satelital de los procesos invasivos destacados de <i>H. annuus</i> (ANN) en la región Central Argentina. a- Tres arroyos, b- Colonia Barón, c- Relmó. ....	40
Figura 2.4: Posicionamiento satelital de los procesos invasivos destacados de <i>H. petiolaris</i> (PET) en la región Central Argentina. a- Lonquimay, b- Macachín, c- Catriló .....	47
Figura 3.1: Análisis de componentes principales de los rasgos morfológicos de la progenie de poblaciones naturales de <i>Helianthus annuus</i> y <i>H. petiolaris</i> . .....	70
Figura 3.2: Análisis de componentes principales de los rasgos morfológicos de la progenie de poblaciones naturales de <i>Helianthus annuus</i> . .....	72
Figura 3.3: Análisis de componentes principales de los rasgos morfológicos de la progenie de poblaciones naturales de <i>Helianthus petiolaris</i> . .....	74
Figura 3.4: Dendograma de agrupamiento de la progenie de poblaciones agrestales y ruderales de <i>Helianthus annuus</i> utilizando 14 caracteres métricos y 7 caracteres categóricos medidos en un jardín común, basado en la distancia de Gower. Las circunferencias indican cercanía entre poblaciones agrestales y ruderales de mismo ambiente. ....	80

Figura 3.5: Dendograma de agrupamiento de la progenie de poblaciones agrestales y ruderales de *Helianthus petiolaris* utilizando 14 caracteres métricos y 7 caracteres categóricos medidos en un jardín común, basado en la distancia de Gower. En el caso de la población CON-A se han excluido del análisis dos plantas fuera de tipo con indicios de hibridación interespecífica (ver Resultados). Las circunferencias indican cercanía entre poblaciones agrestales y ruderales de mismo ambiente. .... 81

Figura 4.1: Evolución temporal de la germinación, dormición y mortalidad de los taxas estudiados en el banco de semillas del suelo. 0 (cero) meses refleja la condición original de la semilla. a = *Helianthus annuus* (ANN), b = Línea HA89 x ANN (LxA), c = *H. petiolaris* (PET), d = Línea HA89 x PET (LxP), e = girasol domesticado (DOM). Letras distintas indican diferencias en el porcentaje de semillas germinadas entre períodos en el banco de semillas del suelo ( $p \leq 0,05$  para la prueba de LSD Fisher). .... 98

Figura 4.2: Evolución de la germinación de poblaciones de especies anuales del género *Helianthus* de Argentina (a = *H. annuus*; b = *H. petiolaris*) previo a ser incorporadas al suelo (t0) y luego de 18 (t18) y 42 (t42) meses de permanencia en el banco de semillas del suelo. .... 102

Figura 5.1: Daño observado (Escala en Tabla 5.4) en los biotipos de *Helianthus* anuales con la dosis de 0,5X de seis herbicidas de uso comercial. Para cada taxa, letras distintas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$  para la prueba de LSD Fisher). .... 127

Figura 5.2: Daño observado (Escala en Tabla 5.4) en los biotipos de *Helianthus* anuales con una dosis de 2X de seis herbicidas. Para cada taxa, letras distintas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$  para la prueba de LSD Fisher). .... 130

Figura 5.3: Análisis de componente principales de las poblaciones de especies anuales del género *Helianthus* evaluados según la respuesta a seis herbicidas de uso frecuente en la región Central Argentina. Los vectores corresponden al daño visual por encima del testigo provocado por los herbicidas aclonifen (Aclo), prosulfuron (Pros), metsulfuron (Mets), imazapir (Ima), imazapir+imazetapir (Ima+Ima) y glifosato (Glifo) evaluados a media (0,5X) y doble (2X) dosis comercial. Las elipses muestran los grupos formados según respuesta a herbicidas, diferenciados en el análisis de conglomerados (datos no mostrados). .... 132

Figura 5.4: Acumulación porcentual de biomasa aérea y radical de <i>Helianthus annuus</i> en respuesta a seis herbicidas. El tamaño de la bola indica la dosis utilizada (chica = 0,5X; grande = 2X). .....	136
Figura 5.5: Acumulación porcentual de biomasa aérea y radical de <i>Helianthus petiolaris</i> en respuesta a seis herbicidas. El tamaño de la bola indica la dosis utilizada (chica = 0,5X; grande = 2X). .....	140
Figura 5.6: Acumulación porcentual de biomasa aérea y radical de dos poblaciones de girasol domesticado (DK3880 y su F2) en respuesta a seis herbicidas. El tamaño de la bola indica la dosis utilizada (chica = 0,5X; grande = 2X). .....	142
Figura 6.1: Distribución y progreso de la invasión del biotipo agrestal (AGR) en el lote del productor. ....	159
Figura 6.2: Análisis de componentes principales mostrando la diferenciación morfológica entre los biotipos (AGR), ruderal (RUD) y el girasol (SUN). ....	163
Figura 6.3: Índice híbrido basado en caracteres cualitativos de 42 plantas de <i>H. annuus</i> ruderal (RUD), 36 agrestal (AGR) y 40 de girasol (SUN). ....	166
Figura 6.4: Análisis de componentes principales mostrando densidad de maleza (malezas m <sup>-2</sup> ) y caracteres reproductivos en los cinco experimentos. Los vectores corresponden a las variables más descriptivas. ....	168
Figura 6.5: Pérdida de rendimiento causada por el biotipo AGR, estimada por el programa NLREG (2008).....	171
Figura 7.1: Distanciamiento de las plantas de girasol respecto a la maleza bajo la menor densidad estudiada (0,2 malezas m <sup>-2</sup> ). Distribución utilizada para determinar el área de influencia de los biotipos agrestales del género <i>Helianthus</i> . ....	187
Figura 7.2: Evolución de la altura de la planta (a) y del área foliar por planta (b) del girasol (SUN) y biotipos maleza de <i>H. annuus</i> , bajo competencia intraespecífica (agrestal = AGR, ruderal = RUD y voluntario = VOL). Promedio de 0 a 7,4 malezas m <sup>-2</sup> y dos años. DDS = días	

desde la siembra. Las barras verticales indican el ES. Se indica el estado de desarrollo del girasol según Schneiter y Miller (1981). ..... 190

Figura 7.3: Humedad del segmento basal del tallo de las malezas (agrestal = AGR, ruderal = RUD, voluntario = VOL) en el estado de madurez comercial del girasol (SUN). Letras distintas indican diferencias significativas entre biotipos ( $p \leq 0,05$  para la prueba de LSD Fisher). ..... 196

Figura 8.1: Evolución de la germinación de poblaciones naturales de *Helianthus annuus* utilizadas para modelizar la extinción de individuos introgresados con girasol (Capítulo 4). ..... 213

Figura 8.2: Simulación de la evolución del número de plantas de *H. annuus* emergidas luego de un evento de hibridación con el girasol, sin limitaciones del área ocupada. Se representa el número de plantas no introgresadas (curva negra) y el de plantas introgresadas bajo el mayor (curvas rojas) y menor (curvas verdes) rango estimado. Los corchetes marcan el efecto del control químico de las cohortes emergidas durante el primer al cuarto ciclo (años) sucesivo. El número de plantas fue representado como  $X+1$  para poder ser graficado en escala logarítmica. .... 224

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.1: Especies del género <i>Helianthus</i> reconocidas como maleza (agrestales) por la legislación vigente en EE.UU. y Canadá (USDA, 2014). .....	6
Tabla 1.2: Interferencia ejercida por <i>H. annuus</i> y <i>H. petiolaris</i> sobre algunos cultivos. 17	
Tabla 2.1: Caracteres morfológicos y ecológicos utilizados para la clasificación de poblaciones agrestales de <i>Helianthus</i> . Adaptado de Heiser (1954, 1976); Seiler y Rieseberg (1997); Presotto et al. (2009) y Cantamutto et al. (2010a). .....	29
Tabla 2.2: Caracteres morfológicos utilizados para la clasificación de plantas fuera de tipo o contaminantes de semilla (CON) y plantas híbridas (HIB) o con características intermedias entre girasol (SUN), <i>H. annuus</i> (ANN) y <i>H. petiolaris</i> (PET). Adaptado de Poverene et al. (2002); Ureta et al. (2008b); Gutiérrez et al. (2010; 2011); Presotto et al. (2011). .....	30
Tabla 2.3: Casos registrados de plantas agrestales de <i>H. annuus</i> (ANN); <i>H. petiolaris</i> (PET); girasol voluntario (VOL); contaminantes de semilla (CON) y cruza híbridas (HIB) en la exploración realizada en la región Central Argentina durante 2009-2013. ....	36
Tabla 2.4: Frecuencia absoluta de casos con poblaciones o plantas agrestales <i>H. annuus</i> (ANN); <i>H. petiolaris</i> (PET); girasol voluntario (VOL); contaminantes de semilla (CON); híbrido o cruza (HIB) y características del hábitat invadido. ....	38
Tabla 2.5: Caracterización agroecológica de los procesos invasivos destacados de <i>H. annuus</i> en la región Central Argentina. ....	39
Tabla 2.6: Caracterización agroecológica de los procesos invasivos destacados de <i>H. petiolaris</i> en la región Central Argentina. ....	46
Tabla 3.1: Terminología utilizada para la clasificación de especies en los estudios de ecología invasiva de plantas (Adaptado de Richardson et al., 2000; Pyšek et al., 2004; Gressel, 2005; Booth et al., 2003). ....	56

Tabla 3.2: Características de la maleza de ciclo anual “ideal”. Adaptado de Baker (1965 y 1974). .....	60
Tabla 3.3: Poblaciones naturales utilizadas para la caracterización de biotipos agrestales de <i>Helianthus annuus</i> de Argentina. ....	64
Tabla 3.4: Poblaciones naturales utilizadas para la caracterización de biotipos agrestales de <i>Helianthus petiolaris</i> de Argentina .....	65
Tabla 3.5: Descriptores utilizados para la caracterización de la progenie de poblaciones agrestales del género <i>Helianthus</i> , cultivadas en un jardín común. ....	66
Tabla 3.6: Caracteres métricos de la progenie de poblaciones naturales de <i>Helianthus annuus</i> (Tabla 3.1). Observaciones realizadas en tres años (n = 10) de ensayo en un jardín común en el Departamento de Agronomía (UNS). ....	78
Tabla 3.7: Caracteres métricos de la progenie de poblaciones naturales de <i>Helianthus petiolaris</i> (Tabla 3.3). Observaciones realizadas en tres años (n = 10) de ensayo en un jardín común en el Departamento de Agronomía (UNS). ....	79
Tabla 4.1: Poblaciones naturales utilizadas para el estudio de la dinámica germinativa de <i>Helianthus annuus</i> de Argentina, segregadas por taxas.....	95
Tabla 4.2: Poblaciones naturales utilizadas para el estudio de la dinámica germinativa de <i>Helianthus petiolaris</i> de Argentina, segregadas por taxas. ....	96
Tabla 4.3: Evolución de la germinación, dormición y mortandad de taxas del género <i>Helianthus</i> en el banco de semillas del suelo. Para cada período de muestreo, letras distintas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ para la prueba de LSD Fisher). ...	100
Tabla 4.4: Tiempo a germinación del 50 % de las semillas (TG50) de poblaciones anuales del género <i>Helianthus</i> de Argentina, en la semilla fresca (Otoño 0) y luego de dos (Primavera 2) o cuatro ciclos invernales (Primavera 4) de permanencia en el banco del suelo. El TG50 está indicado en días y entre paréntesis se muestra el p-valor de la prueba de ajuste del modelo logístico con tres parámetros.....	104

Tabla 5.1 : Herbicidas recomendados para el control de plantas voluntarias de girasol (CASAFE, 2007). .....	119
Tabla 5.2: Poblaciones del género <i>Helianthus</i> evaluadas por sensibilidad a seis herbicidas bajo condiciones de invernadero. ....	121
Tabla 5.3. Herbicidas postemergentes evaluados en poblaciones de <i>H. annuus</i> y <i>H. petiolaris</i> naturalizadas en Argentina. p.a: principio activo, clasificación química, nombre comercial, dosis y cultivo recomendados (CASAFE, 2007). ....	124
Tabla 5.4: Escala cualitativa utilizada para describir la fitotoxicidad de los herbicidas sobre las poblaciones de <i>Helianthus annuus</i> y <i>H. petiolaris</i> criadas en invernadero.....	125
Tabla 5.5. Efecto de seis herbicidas de uso comercial sobre la biomasa aérea (BA), biomasa radical (BR) y relación BA/BR de los biotipos de <i>Helianthus</i> anuales. Para cada población, letras distintas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ para la prueba de LSD Fisher).135	
Tabla 6.1: Progreso de la invasión del biotipo agrestal (AGR) en el lote del productor durante cuatro años de observación, asociado con cultivos de verano. ....	158
Tabla 6.2: Descriptores utilizados para caracterizar al biotipo agrestal de <i>H. annuus</i> (AGR) en un jardín común. También se muestra los caracteres morfológicos de <i>H. annuus</i> ruderal (RUD) y de girasol (SUN) .....	161
Tabla 6.3: Rendimiento del cultivo de girasol (SUN) libre de malezas y parámetros estimados ( $\pm$ ES) para cada ambiente estudiado. ....	170
Tabla 7.1: Duración de las fases fenológicas (R, Schneiter y Miller, 1981) del girasol (SUN) y tres taxas de <i>H. annuus</i> (agrestal = AGR, ruderal = RUD y voluntario = VOL) en el estudio de interferencia (dos estaciones, promedio de 0, 0.2, 2.4 y 7.1 malezas m <sup>-2</sup> ). El período S-R1 representa a la etapa vegetativa.....	188
Tabla 7.2: Rasgos fisiológicos del girasol (SUN) expresados en tres etapas de desarrollo (Schneiter y Miller, 1981) bajo competencia con cuatro densidades (malezas m <sup>-2</sup> ) de tres biotipos de <i>H. annuus</i> (agrestal = AGR, ruderal = RUD y voluntarios = VOL). Se representa	

las medias  $\pm$  ES de dos ciclos de cultivo. Para cada biotipo y el control libre de malezas, letras distintas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$  para la prueba de LSD Fisher).189

Tabla 7.3: Parámetros estimados para los biotipos agrestal (AGR), ruderal (RUD) y voluntario (VOL) en competencia con girasol (SUN). Los biotipos AGR y RUD ajustaron al análisis hiperbólico rectangular. El biotipo VOL ajustó a la ecuación lineal, en consecuencia se muestran los parámetros a y b. Parámetros estimados por la ecuación de Cousens (1985) para el efecto depresivo de la competencia intraespecífica de malezas de tres biotipos. .... 193

Tabla 7.4: Efecto de una planta del biotipo agrestal sobre los rasgos morfológicos de las plantas de girasol situadas en la misma fila a menos de 1 m ( $n = 6$ ) o en las filas adyacente ( $n = 8$ ). Se muestra la media  $\pm$  ES para cada posición. En cada columna, letras distintas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$  para la prueba de LSD Fisher). .... 194

Tabla 7.5: Características reproductivas del girasol (SUN) y tres biotipos maleza de la misma especie (agrestal = AGR, ruderal = RUD y voluntarios = VOL). Se muestran las medias  $\pm$  ES de las densidades de maleza en dos estaciones de crecimiento. Para cada parámetro, biotipos con letra distinta son significativamente diferentes ( $p \geq 0,05$  LSD de Fisher).195

Tabla 8.1: Herbicidas de la familia Imidazolinonas disponibles en Argentina (CASAFE, 2007; Marzocca et al., 1976)..... 203

Tabla 8.2: Condiciones en las que se colectó la semilla de poblaciones naturales de *Helianthus annuus* de Argentina, consideradas en la modelización de la evolución poblacional de la introgresión del girasol..... 210

Tabla 8.3: Valores de hibridación y fitness considerados para modelizar la presencia de genes de girasol en una población agrestal de *Helianthus annuus*. .... 211

Tabla 8.4: Producción de propágulos en primera generación de los biotipos de *Helianthus annuus* considerados para la modelización de la evolución poblacional de la introgresión con girasol (Ver Capítulo 3). Estimación realizada bajo dos tasas extremas de hibridación con girasol. .... 215

Tabla 8.5: Estructura poblacional, generaciones, cruzamientos y descendencia consideradas en las cohortes de la población segregante originada a partir de la hibridación entre una planta de *Helianthus annuus* agrestal (AGR) y el girasol (SUN). ..... 217

Tabla 8.6: Propuesta de rotación de cultivos y herbicidas para minimizar los riesgos de emergencia de malezas resistentes a herbicidas IMI por flujo génico, luego del cultivo de un girasol CL en regiones con poblaciones naturales del género *Helianthus*. ..... 231

## ÍNDICE DE ECUACIONES

EC. 4.1:	$f [x, (b, a, e)] = \left\{ a \frac{1}{1 + \exp b [\log(x) - \log(e)]} \right\}$ .....	91
EC. 6.1:	$Y = Y_1 w f - Y_1 w f \times I (Wd / 100 \times (1 + I \times Wd / A)$ .....	153
EC. 8.1:	$S_{Cn}(F1) = \frac{SEMP \times Hibr}{100}$ .....	212
EC. 8.2:	$PL_{Cn}(b) = \frac{S_{Cmn}(b) \times Germ_{Cmn}}{100}$ .....	212
EC. 8.3:	$PS_{Cn}(I) = (PF_{AGR} \times PF_{F1}) \times 2 + (PF_{AGR} \times PF_{BC}) \times 2 + (PF_{BC} \times PF_{BC}) + (PF_{F1} \times PF_{F1})$ .	214
EC. 8.3.1:	$PF_{AGR} = PL_{AGR} \times F_{AGR}$ .....	214
EC. 8.3.2:	$PF_{BC} = PL_{BC} \times F_{BC}$ .....	214
EC. 8.3.3:	$PF_{F1} = PL_{F1} \times F_{F1}$ .....	214
EC. 8.4:	$PS_{Cn}(AGR) = (PL_{AGR} \times F_{AGR}) \times (PL_{AGR} \times F_{AGR})$ .....	214
EC. 8.5:	$P_{Cn}(I) = \frac{PS_{Cn}(I)}{PS_{Cn}(AGR) + PS_{Cn}(I)}$ .....	214
EC. 8.6:	$P_{Cn}(AGR) = \frac{PS_{Cn}(AGR)}{PS_{Cn}(AGR) + PS_{Cn}(I)}$ .....	215
EC. 8.7:	$S_{Cn}(I) = (PL_{AGR} + PL_{F1} + PL_{BC}) \times SPL \times P_{Cn}(I)$ .....	215
EC. 8.8:	$S_{Cn}(AGR) = (PL_{AGR} + PL_{F1} + PL_{BC}) \times SPL \times P_{Cn}(ANN)$ .....	215

## ÍNDICE DE IMÁGENES

Imagen 1: Proceso invasivo destacado de <i>H. annuus</i> , correspondiente al biotipo agrestal BRW-A, en la localidad de Tres Arroyos (Buenos Aires). Vista general del lote en el año 2009 (a) y 2011 (b).....	276
Imagen 2: Proceso invasivo destacado de <i>H. annuus</i> , correspondiente al biotipo agrestal REL-A, caracterizado en la localidad de Relmó (La Pampa) en el año 2012. a: planta juvenil de nacimiento otoñal con antocianinas en el tallo; b: vista general de lote de girasol cosechado con restos de plantas de REL-A. ....	278
Imagen 3: Cultivo de girasol invadido por plantas agrestales de <i>H. petiolaris</i> , correspondiente al biotipo agrestal LON-A. Proceso invasivo registrado en Lonquimay (La Pampa) en el año 2010. ....	280
Imagen 4: Monte forestal invadido por plantas agrestales de <i>H. petiolaris</i> , correspondiente al biotipo agrestal FOR-A. Proceso invasivo registrado en Catrilo (La Pampa) en el año 2010. a: Vista general del lote; b: plantas invadiendo las líneas no labradas de un monte forestal. ....	282
Imagen 5: Cultivo de girasol invadido por plantas agrestales de <i>H. petiolaris</i> , correspondiente al biotipo agrestal LIN-A en Macachín (La Pampa) en el año 2012. a: Vista general del lote; b: el Dr. Miguel Cantamutto y el autor dialogando con el productor Remigio Haberkon sobre los caracteres distintivos de <i>H. petiolaris</i> . ....	284
Imagen 6: Cultivo de girasol con presencia de plantas fuera de tipo o contaminantes de semilla. Proceso invasivo registrado en Miramar (Buenos Aires) en el año 2012. ....	286
Imagen 7: Cultivo de alfalfa invadido por plantas resultantes de la hibridación entre <i>H. petiolaris</i> y girasol. Proceso invasivo registrado en 2011 en Anguil (La Pampa). a: vista general del cultivo; b: detalle de una inflorescencia de una planta agrestal híbrida. .	288

Imagen 8: Plantas espontáneas de *H. annuus* posiblemente dispersadas por aves. a: individuo en los barrancos de la Avenida Cabrera donde habita el loro barranquero (*Cyanoliseus patagonus*); b: individuo debajo de arboleda en el departamento de Agronomía de la UNS (indicado por una flecha). ..... 289

## ABREVIATURAS

**A:** descriptores utilizados por el GRIN

A: Disminución del rendimiento del cultivo cuando la densidad de la maleza tiende a infinito

$\alpha$ : ordenada al origen (rendimiento del cultivo libre de malezas) de la ecuación lineal

**AB:** Alberta

ACP: Análisis de Componentes Principales

Aclo: aclonifen

AFIL: ancho de filaria

AGR: población agrestal

AHAS: acetohidroxiácido sintasa

AHOJ: ancho de hoja

ALIG: ancho de flor ligulada

**AK:** Alaska

**AL:** Alabama

ALS: acetolactato sintasa

ALT: altitud

ALTU: altura de planta

ANN: *Helianthus annuus*

ANG-A: *H. petiolaris* agrestal de Anguil

ANG-R: *H. petiolaris* ruderal de Anguil

ANOVA: análisis de la varianza

ANTO: antocianina

AP: ramificación apical

**AR:** Arkansas

AU: ausente

**AZ:** Arizona

$b$ : pendiente de la ecuación lineal

BA: biomasa aérea

BAI: Buenos Aires

BAR-A: *H. annuus* agrestal de Colonia Barón

BAR-R: *H. annuus* ruderal de Colonia Barón

**BC:** British Columbia

BC: retrocruzas o backcrosses

BHOJ: forma de la base de la hoja

BIOM: biomasa de semilla

BR: biomasa radical

BRW-A: *H. annuus* agrestal de Tres Arroyos

$C_n$ : Cohorte n

**CA:** California

CASAFE: Cámara de Sanidad Agropecuaria y Fertilizantes  
CDIS: color del disco  
CER-A: *H. petiolaris* agrestal de Cereales  
CER-R: *H. petiolaris* ruderal de Cereales  
CEXP: campo experimental  
CN: campo natural  
CL: Clearfield®  
CLHA-Plus: Clearfield® plus  
**CO**: Colorado  
CO: cordado  
CON: contaminante de semilla  
CON-A: *H. petiolaris* agrestal de Villa Mercedes  
CONABIA: Comisión Nacional de Biotecnología Agrícola  
COR: Córdoba  
CPRI: capítulo principal  
**CT**: Connecticut  
CU: cuneado  
CUE-R: *H. petiolaris* ruderal de Cuero de Zorro  
**DC**: District of Columbia  
DDS: días desde la siembra  
DDS1: días a R1  
DDS6: días a R6  
**DE**: Delaware  
DIAC: diámetro de capítulo  
DIA-R: *H. annuus* ruderal de Diamante  
DIAT: diámetro de tallo  
DICO-A: dicotiledónea anual  
DICO-P: dicotiledónea perenne  
DOM: girasol domesticado (grupo que incluye a girasol cultivado y sus voluntarios)  
EE: Entre Ríos  
EPPO: European and Mediterranean Plant Protection Organization  
EE.UU.: Estados Unidos  
EPSPS: enzima 5-enolpiruvilsikimato-3-fosfato sintasa  
ES: error estándar  
*F*: fitness  
F1: híbrido de primera generación  
F2: descendiente de F1  
FINF: Días en finalizar la floración  
FOR-A: *H. petiolaris* agrestal de Catriló  
FHOJ: forma de la hoja.  
**FL**: Florida

**GA:** Georgia  
*Germ<sub>cn</sub>*: es el porcentaje estimado de semillas quiescentes en la cohorte n  
Glifo: glifosato  
GRIN: Germplasm Resources Information Network  
**HI:** Hawaii  
HIB: Cruzas o híbridos entre biotipos *Helianthus*  
Hibr: Porcentaje de Hibridación  
HLF: hoja en parte posterior del capítulo  
I: Disminución del rendimiento del cultivo cuando la densidad de la maleza tiende a cero  
**IA:** Iowa  
**ID:** Idaho  
**IL:** Illinois  
**IN:** Indiana  
INTA: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria  
Ima: imazapir  
Ima+Ima: imazapir+imazetapir  
IMI: Imidazolinonas  
**KS:** Kansas  
**KY:** Kentucky  
L: liso  
LO: labranza cero  
LA: La Pampa  
**LA:** Louisiana  
LAT: latitud  
LC: labranza convencional  
LFIL: largo de filaria  
LHOJ: largo de hoja  
LIN-A: *H. petiolaris* agrestal de Macachín, establecimiento “El Linyera”  
LLIG: largo de flor ligulada  
LM: labranza mínima  
LON: longitud  
LON-A: *H. petiolaris* agrestal de Lonquimay  
LPEC: largo de pecíolo de la hoja  
LUI-R: *H. petiolaris* ruderal de Ing. Luiggi  
**M:** descriptores utilizados por el Banco Activo de Germoplasma del INTA Manfredi  
**MA:** Massachusetts  
MA: muy encrespada  
MAC-A: *H. petiolaris* agrestal de Macachín  
MAC-R: *H. petiolaris* ruderal de Macachín  
MAG-R: *H. annuus* ruderal de Media Agua

**MB:** Manitoba  
**MD:** Maryland  
**ME:** Maine  
Mets: metsulfuron  
MHOJ: margen de la hoja  
**MI:** Michigan  
**MN:** Minnesota  
**MO:** Missouri  
MONO-A: monocotiledónea anual  
MONO-P: monocotiledónea perenne  
**MS:** Mississippi  
MSGA: Montana Seed Growers Association  
**MT:** Montana  
NAT-A: *H. petiolaris* agrestal de Arizona  
**NB:** New Brunswick  
**NC:** North Carolina  
NCAP: número de capítulos  
**ND:** North Dakota  
**NE:** Nebraska  
NEA: Noreste Argentino  
NFIL: número de filarias  
**NH:** New Hampshire  
NHOJ: número de hojas  
**NJ:** New Jersey  
NLIG: Número de flores liguladas  
**NM:** New Mexico  
**NS:** Nova Scotia  
**NT:** Northwest Territories  
**NV:** Nevada  
**NY:** New York  
OECD: Organización para la Cooperación y el Desarrollo Económico  
**OH:** Ohio  
**OK:** Oklahoma  
**ON:** Ontario  
**OR:** Oregon  
PR: presente  
**PA:** Pennsylvania  
p.a.: principio activo  
P: perenne  
Pcal: precipitación media del trimestre más caluroso  
 $P_{Cn}$ : proporción de plantas de un tipo en la cohorte  $n$

**PE:** Prince Edward Island  
PE: poco encrespada  
PELO: pelos blancos en el capítulo  
PET: *Helianthus petiolaris*  
PFIL: punta de la filaria  
Pfrío: precipitación media del trimestre más frío  
pl: planta  
 $PL_{Cn}$ : número de plantas en la cohorte  $n$   
PMA: precipitación media anual  
Pros: prosulfuron  
 $PS_{Cn}$ : número relativo de semillas en la cohorte  $n$   
PUBT: pubescencia  
PUM-R: *H. annuus* ruderal de Púan  
**QC:** Quebec  
R1: botón floral visible  
R2: botón floral a menos de 2 cm de la última hoja  
R3: botón floral a más de 2 cm de la última hoja  
R4: flores liguladas visibles  
R5: floración  
R6: fin de floración  
R7: envés del capítulo amarillo pálido  
R8: envés del capítulo amarillo  
R9: madurez fisiológica  
RAMI: ramificación  
RCU-R: *H. annuus* ruderal de Río Cuarto  
REL-A: *H. annuus* agrestal de Relmó  
REL-1: *H. annuus* ruderal de Relmó  
REL-2: *H. annuus* ruderal de Relmó, cercana a REL-1  
**RI:** Rhode Island  
RIV-A: *H. petiolaris* agrestal de Rivera  
RR: Roundup Ready  
RUD: población ruderal  
S: siembra  
**SC:** South Carolina  
 $S_{Cn}$ : es el número de semillas producidas en la cohorte  $n$   
 $S_{C0}$ : número de semillas producidas en la cohorte cero  
**SD:** South Dakota  
SD: sin dato/Información no disponible  
SEMC: número de semillas por capítulo  
SEMP: número de semillas por planta  
SHOJ: superficie de hoja

SIN: sin ramificación  
SJ: San Juan  
**SK**: Saskatchewan  
SL: San Luis  
SOJ-A: *H. petiolaris* agrestal de Catriló  
SRO-R: *H. petiolaris* ruderal de Santa Rosa  
SUL: Sulfonilureas  
SUN: girasol cultivado  
T: ramificación total  
Tcal: temperatura media del mes más caluroso  
Tfrio: temperatura media del mes más frío  
TG50: tiempo de germinación del 50 % de las semillas  
**TN**: Tennessee  
TOL-R: *H. annuus* ruderal de Toledo  
**TX**: Texas  
UNS= Universidad Nacional del Sur  
UNS-1: *H. annuus* ruderal de Bahía Blanca  
UNS-2: *H. annuus* ruderal de Bahía Blanca, morfológicamente distinta a UNS-1  
UNS-P: *H. petiolaris* ruderal de Bahía Blanca  
USDA: United States Department of Agriculture  
**UT**: Utah  
**VA**: Virginia  
VBRC: Valle Bonaerense del Río Colorado  
VER-A: *H. petiolaris* agrestal de Vertiz  
VOL: voluntario de girasol  
V<sub>n</sub>: Estado vegetativo. n = número de hojas verdaderas de al menos 4 cm de longitud  
**VT**: Vermont  
**WA**: Washington  
**WI**: Wisconsin  
WSSA: Weed Science Society of America  
**WV**: West Virginia  
**WY**: Wyoming  
X: Dosis de herbicida recomendada  
Y<sub>wf</sub>: Rendimiento del cultivo libre de malezas

# **CAPÍTULO 1**

## **INTRODUCCIÓN GENERAL**



Las malezas son plantas perjudiciales o indeseables en determinado lugar y en cierto tiempo. Las malezas compiten con los cultivos por agua, nutrientes, luz, espacio y generalmente causan pérdidas económicas (Harlan y de Wet, 1965; van Heemst, 1985). Estas plantas indeseables son capaces de afectar la cantidad y calidad de los granos producidos por los cultivos, así como también interferir con la operación de cosecha. Los rasgos distintivos más destacados de las malezas incluyen germinación escalonada, rápido crecimiento inicial y alto grado de dispersión de disemínulos (De Wet y Harlan, 1975).

El disturbio, natural o antrópico, que interrumpe la sucesión ecológica, es considerado un factor desencadenante de las invasiones vegetales (Baker, 1965; Hobbs, 2000). Las malezas, que se desarrollan en los agroecosistemas, han sido seleccionadas en forma indirecta e inadvertida por las labores agrícolas. Las prácticas de labranza, fertilización y la aplicación de herbicidas, son agentes primarios de disturbio en los agroecosistemas (Dekker, 2005).

Las malezas pueden clasificarse por el ambiente que habitan. Las malezas agrestales son aquellas que aparecen dentro de los cultivos, mientras que las ruderales habitan lugares no cultivados, tal como bordes de caminos o canales (Warwick y Stewart, 2005). Plantas o poblaciones que ocupan hábitats no disturbados son consideradas silvestres.

El proceso de domesticación de las plantas está asociado a la pérdida de la capacidad de reproducirse en forma autónoma, con independencia de la actividad humana (Harlan, 1992). Si bien la mayor parte de las especies cultivadas han emergido a partir de la domesticación de formas silvestres, algunas de ellas, como la avena (*Avena sativa* L.) y el centeno (*Hordeum vulgare* L.), evolucionaron a partir de especies previamente consideradas malezas (Vavilov, 1951; Harlan, 1992; Heiser, 1978; Hancock, 2012).

A partir del desarrollo de la biotecnología vegetal, la bibliografía especializada refleja una creciente preocupación por el proceso evolutivo inverso a la domesticación, que puede ocurrir en forma natural. Este proceso, denominado dedomesticación, implica que a partir de plantas domesticadas, que no pueden vivir sin la ayuda antrópica, se desarrollan plantas capaces de formar poblaciones que persisten varios ciclos. Aquellas plantas resultantes de un proceso de dedomesticación son denominadas ferales (Gressel, 2005).

Las malezas emparentadas con los cultivos conforman un grupo muy complejo y peculiar. Se consideran que estas plantas podrían evolucionar a partir de la hibridación cultivo-silvestre o cultivo-maleza (Arnold, 2004). Este proceso es reconocido como una importante fuente de variabilidad para generar nuevas malezas nocivas (Campbell et al., 2006). La hibridación entre los cultivos y sus parientes de la flora natural ha sido observada en arroz, girasol, remolacha azucarera, colza, cebada y trigo (Ellstrand et al., 1999). Se considera que la cruce interespecífica entre sorgo cultivado, *Sorghum bicolor* y la especie silvestre *S. propinquum* habría originado al Sorgo de Alepo, *S. halepense*, una de las malezas exoferales más nocivas del mundo. La hibridación de rábano cultivado (*Raphanus sativus*) y rábano salvaje (*R. raphanistrum*), dio lugar a un biotipo de la primera especie considerado una malezas problemática en EE.UU, el nabón feral.

El arroz (*Oryza sativa* L.) integra un grupo taxonómico que incluye al cultivo y al arroz rojo, un biotipo de la misma especie que es una compleja maleza (Diarra et al., 1985). Por ser la misma especie que el cultivo, el arroz rojo es la maleza más perjudicial de los arrozales, pues disminuye el rendimiento, aun a baja densidad. También afecta la calidad del producto, debido a que sus frutos poseen pericarpio rojo que es castigado en la comercialización del grano.

Desde el 2004, el cultivo de arroz cuenta con variedades con resistencia genética a herbicidas, como la variedad Puita INTA CL desarrollada por el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) en Concepción del Uruguay (Proarroz, 2004). Aunque es una especie autógama, existe riesgo de transferencia de la tolerancia a herbicidas desde el cultivo a la maleza por flujo génico (Gealy et al., 2003; Estorninos et al., 2005). Ello podría derivar en la adquisición de resistencia genética a herbicidas por parte del biotipo maleza y aumentar las dificultades de control. Se considera que esta maleza deriva de un proceso exoferal iniciado a partir de la hibridación entre el arroz y su antecesor, *O. rufipogon* Griff., que se encuentra presente en Argentina (Instituto de Botánica Darwinion, 2013).

Otro caso de competencia intraespecífica es el del trigo tibetano (*Triticum aestivum* ssp. *Tibetanum* Shao), clasificado como una subespecie del trigo pan (*Triticum aestivum* L.) (Shao et al., 1980; Sun et al., 1998). Los granos de la maleza son predominantemente rojos, pero no se mezclan con los del cultivo pues caen antes de la cosecha. Ello es debido a la

dehiscencia de la espiga, que presenta raquis que se desarticula a la madurez. Ambos taxos pueden hibridar fácilmente y originar individuos fértiles, incluyendo algunos con las características indeseables de la maleza (Chen et al., 1998).

Dentro de la familia de las Asteráceas, el género *Helianthus*, es considerado uno de los de mayor biodiversidad e importancia económica (Heiser, 1978). El género, nativo de América del Norte, incluye 14 especies anuales y 37 perennes (Rieseberg et al., 1996; Schilling, 2006). Entre ellas, cuatro especies son reconocidas como malezas de Norteamérica (Tabla 1.1) y se encuentran incluidas dentro de los códigos de clasificación de la Organización Europea y Mediterránea de Protección Fitosanitaria (EPPO) en la lista de malezas de la Sociedad de Malezas de EE.UU (WSSA, 2014). El “common sunflower”, *H. annuus* L., considerado el ancestro del girasol, es la maleza más frecuente del grupo, que está descrita en más de 50 estados de EE.UU. y diez de Canadá.

Exceptuando La Antártida, varias especies del género *Helianthus* crecen en forma espontánea en todos los continentes. La especie perenne *H. tuberosus* L. es una invasora de márgenes de cursos de agua en Francia y Alemania (Faure et al., 2002; Kowarik, 2005). Las especies anuales *H. argophyllus* L. y *H. debilis* Nutt. están naturalizadas en Mozambique (Vischi et al., 2004). *H. petiolaris* ha sido registrada únicamente en Argentina (Cantamutto y Poverene, 2010).

Tabla 1.1: Especies del género *Helianthus* reconocidas como maleza (agrestales) por la legislación vigente en EE.UU. y Canadá (USDA, 2014).

Nombre científico	Nombre común	Código EPPO	Ciclo	Estados afectados	
				EE.UU.	Canadá
<i>H. annuus</i> L.	Girasol	HELAN	Anual	<b>AK; AL; AR; AZ; CA; CO; CT; DC; DE; FL; GA; HI; IA; ID; IL; IN; KS; KY; LA; MA; MD; ME; MI; MN; MO; MS; MT; NC; ND; NE; NH; NJ; NM; NV; NY; OH; OK; OR; PA; RI; SC; SD; TN; TX; UT; VA; VT; WA; WI; WV; WY</b>	<b>AB; BC; MB; NB; NS; NT; ON; PE; QC; SK</b>
	Girasol silvestre				
	Common sunflower				
<i>H. petiolaris</i> Nutt.	Girasolillo	HELPE	Anual	<b>AR; AZ; CA; CO; CT; IA; ID; IL; IN; KS; LA; MA; ME; MI; MN; MO; MT; NC; ND; NE; NJ; NM; NV; NY; OH; OK; OR; PA; RI; SC; SD; TN; TX; UT; VA; VT; WA; WI; WV; WY</b>	<b>AB; MB; ON; SK</b>
	Girasol silvestre				
	Prairie sunflower				
<i>H. ciliaris</i> DC.	Yerba parda	HELCL	Perenne	<b>AZ; CA; CO; IL; KS; NE; NM; NV; OK; TX; UT; WA</b>	-
	Texas blueweed				
	Blueweed				
<i>H. tuberosus</i> L.	Topinambur	HELTU	Perenne	<b>AL; AR; CA; CO; CT; DC; DE; FL; GA; IA; ID; IL; IN; KS; KY; LA; MA; MD; ME; MI; MN; MO; MS; MT; NC; ND; NE; NH; NJ; NY; OH; OK; OR; PA; RI; SD; TN; TX; UT; VA; VT; WA; WI; WV; WY</b>	<b>MB; NB; NS; ON; PE; QC; SK</b>
	Pataca				
	Jerusalem artichoke				

EE.UU.= **AK**= Alaska; **AL**= Alabama; **AR**= Arkansas; **AZ**= Arizona; **CA**= California; **CO**= Colorado; **CT**= Connecticut; **DC**= District of Columbia; **DE**= Delaware; **FL**= Florida; **GA**= Georgia; **HI**= Hawaii; **IA**= Iowa; **ID**= Idaho; **IL**= Illinois; **IN**= Indiana; **KS**= Kansas; **KY**= Kentucky; **LA**= Louisiana; **MA**= Massachusetts; **MD**= Maryland; **ME**= Maine; **MI**= Michigan; **MN**= Minnesota; **MO**= Missouri; **MS**= Mississippi; **MT**= Montana; **NC**= North Carolina; **ND**= North Dakota; **NE**= Nebraska; **NH**= New Hampshire; **NJ**= New Jersey; **NM**= New Mexico; **NV**= Nevada; **NY**= New York; **OH**= Ohio; **OK**= Oklahoma; **OR**= Oregon; **PA**= Pennsylvania; **RI**= Rhode Island; **SC**= South Carolina; **SD**= South Dakota; **TN**= Tennessee; **TX**= Texas; **UT**= Utah; **VA**= Virginia; **VT**= Vermont; **WA**= Washington; **WI**= Wisconsin; **WV**= West Virginia; **WY**= Wyoming.

Canadá= **AB**= Alberta; **BC**= British Columbia; **MB**= Manitoba; **NB**= New Brunswick; **NS**= Nova Scotia; **NT**= Northwest Territories; **ON**= Ontario; **PE**= Prince Edward Island; **QC**= Quebec; **SK**= Saskatchewan.

Debido a la capacidad invasora, asociada a una alta variabilidad fenotípica, *H. annuus* ha sido utilizada como especie modelo en estudios de dinámica poblacional y competencia interespecífica (Wang et al., 2004; Kane y Rieseberg, 2008; Buhler y Parochetti, 2011). Las poblaciones agrestales de *H. annuus* de España y Francia constituyen un serio problema para los cultivos de girasol y ocasionalmente sorgo (Muller et al., 2009). En Italia, las poblaciones agrestales afectan cultivos de girasol, maíz, tabaco y alfalfa, mientras que las ruderales crecen de manera espontánea a lo largo de rutas, al costado en zanjas y caminos (Vischi et al., 2006).

Se estima que las poblaciones invasoras de *H. annuus* en Europa se formaron a partir de contaminantes genéticos de la semilla introducidos junto a los primeros cultivares híbridos importados desde Texas, EE.UU. (Bervillé et al., 2005; Muller et al., 2010). En la República Checa, las poblaciones generalmente desarrollan en forma ruderal, pero recientemente también se las ha observado dentro de cultivos de girasol (Holec et al., 2005). En Serbia, las poblaciones ruderales de *H. annuus* persisten sub-espontáneamente a lo largo de caminos y en áreas no cultivadas en la vecindad de cultivos de maíz, soja, caña de azúcar, girasol, y en los lotes de producción de semilla híbrida de girasol (Stanković-Kalezić et al., 2008). También en Australia existen poblaciones naturales de *H. annuus*, caracterizadas por una gran variabilidad fenotípica y fuertes evidencias de introgresión de girasol (Dry y Burdon, 1986; Seiler, 2007).

El complejo taxonómico de *H. annuus* muestra una amplia variabilidad fenotípica que se expresa en las poblaciones naturales de América del Norte. Heiser et al. (1969) clasifica a las formas cultivadas en dos principales grupos: 1- *H. annuus* ssp. *annuus* L., cultivado como especie ornamental y 2- *H. annuus* ssp. *macrocarpus* L. que comprende al cultivo mundialmente conocido como girasol. Heiser (1954 y 1978) subdivide a las poblaciones espontáneas que crecen en forma natural en cuatro subespecies: 1- *H. annuus* ssp. *annuus* (maleza, agrestal); 2- *H. annuus* ssp. *jaegeri* (silvestre, ruderal); 3- *H. annuus* ssp. *texanus* (características distintivas obtenidas a partir de introgresión de *H. debilis* ssp. *cucumerifolius*) y 4- *H. annuus* ssp. *lenticularis* (silvestre/maleza). Se considera que algunos biotipos maleza de *H. annuus* podrían haber evolucionado a partir de la cruce entre poblaciones silvestres y el girasol (Kane y Rieseberg, 2008).

Las poblaciones naturales de *H. annuus* distribuidas en América del Norte constituyen un valioso recurso genético para el mejoramiento del girasol. Estas poblaciones poseen variabilidad de rasgos de interés agrícola, tal como la tolerancia a herbicidas de la familia de las Imidazolinonas (IMI) y Sulfonilureas (SU). El girasol IMI-tolerante, denominado comercialmente Clearfield (CL<sup>®</sup>), se obtuvo a partir de genes presentes en una población agrestal de Kansas, EE.UU., que había recibido siete años de tratamiento con imazetapir (Al-Khatib et al., 1998; Miller y Al-Khatib, 2002; Zollinger, 2003).

Las poblaciones invasoras también pueden constituir una reserva de genes de interés agrícola. Las poblaciones naturales *H. annuus* han sido fuente de genes de resistencia a roya negra (*Puccinia helianthi* Schw.) (Putt y Sackston, 1957). Una población ruderal de *H. annuus* localizada en la provincia de Córdoba (Argentina) fue utilizada para el desarrollo de una línea endocriada tolerante a herbicidas IMI y SU (Sala y Bulos, 2012).

La tolerancia genética a herbicidas IMI y SU del girasol, podría transferirse a las poblaciones naturales de *H. annuus* (Arias y Rieseberg, 1994; Ureta et al., 2008b). La introgresión y persistencia de los genes del girasol en las poblaciones naturales dependerá de la tasa de hibridación y de la presión de selección del agroecosistema (Cummings et al., 2002; Massinga et al., 2003). Se conoce que las fuerzas de selección impuestas por factores ambientales, ecológicos y antropogénicos puede conducir a la evolución a nuevos biotipos (Harlan, 1992). Aunque pueden ocurrir retrocruzamientos con los parientes naturalizados, la proporción de individuos IMI-tolerantes no se incrementa en ausencia de herbicida (Massinga et al., 2003). De lo contrario, la frecuencia de genes de tolerancia en la población aumentará, resultando en malezas de difícil control y la durabilidad de la tecnología se vería limitada (Ellstrand et al., 1999).

Existen varias hipótesis acerca de la localización geográfica de la domesticación del girasol (Heiser, 1978). Evidencias morfológicas, arqueológicas y geográficas indicarían que el girasol fue domesticado a partir del taxa *H. annuus* ssp. *annuus*, en la región que actualmente es el centro de EE.UU. (Harter et al., 2004; Blackman et al., 2011). Desde allí habría sido llevado hacia el Este y Sudeste (Heiser, 1951 y 1978; Arias y Rieseberg, 1995).

Se considera que durante el proceso evolutivo de *H. annuus* en su hábitat nativo, la dispersión de estaba asociada al movimiento del bisonte americano (*Bison bison*) (Seiler y

Rieseberg, 1997). En la actualidad, se estima que la dispersión de las poblaciones naturales estaría asociada a la actividad de vehículos y maquinarias agrícolas, que transportarían la semilla en forma inadvertida (Heiser, 2008; Cantamutto et al., 2010c).

En un estudio realizado en el campus de la Universidad Nacional del Sur, Departamento de Agronomía no pudo descartarse que las poblaciones anuales de *Helianthus* estuvieron sujetas a dispersión por aves (Casquero y Cantamutto, 2011). En ese estudio, se analizó la relación entre la distancia geográfica del punto de entrada en el campo experimental y cuatro fuerzas dispersoras: vientos predominantes, pendiente, tráfico humano y movimiento de las aves, estimado como la proximidad al árbol más cercano. La divergencia y convergencia, con respecto a la dirección de cada fuerza, se estimó a partir del seno y el coseno del ángulo resultante entre cada planta y el campo experimental más próximo. El estudio mostró que una fracción baja (< 5 %) de las plantas dispersadas se movieron siguiendo la actividad de las aves, y mostraron una localización similar a la de las especies con fruto drupáceo, dispersadas por aves.

En 2013 también se observó la aparición de una planta espontánea de *H. annuus* ssp. *annuus* en los barrancos de la Avenida Cabrera, debajo de un asentamiento de loro barranquero (*Cyanoliseus patagonus*). Esta especie nativa fue frecuentemente observada en el campo experimental cortando sectores de capítulos. La planta observada podría haber emergido de semilla transportada por estas aves para la alimentación de las crías (Imagen 8).

El girasol fue un importante recurso alimenticio, domesticado por los nativos norteamericanos quienes obtuvieron la variante monocéfala, de una única inflorescencia (Harlan, 1992; Burke et al., 2002). Las plantas de girasol se utilizaban con fines decorativos, medicinales y alimenticios. Luego del descubrimiento de América, en 1510 el girasol fue llevado por los españoles y cultivado en los Jardines Reales de Madrid. Posteriormente, la especie fue extendiéndose por todo el continente, particularmente como una planta ornamental (Putt, 1978).

Durante el siglo XVIII, en el territorio que es actualmente parte de Rusia, comenzó el reconocimiento del potencial oleaginoso del girasol. Inicialmente los agricultores seleccionaron plantas precoces y de capítulos grandes. A partir de 1860 comenzó en Rusia

una intensa labor de selección utilizando criterios científicos, con el fin de aumentar el contenido de aceite del grano. A principios de 1900, el grupo de mejoramiento liderado por el Dr. V.S. Pustovoit en Krasnodar (Rusia), obtuvo poblaciones de polinización abierta con un contenido de aceite en los granos superior al 50 % (Škorić, 1992; Seiler y Rieseberg, 1997; Harter et al., 2004; Jan y Seiler, 2007).

El girasol llega a Argentina en el siglo XIX importado por inmigrantes de origen hebreo, quienes lo sembraban para consumo familiar. En 1930 el área destinada al cultivo inició un proceso de expansión, junto al crecimiento la industria oleaginosa, que debía cubrir el desabastecimiento de aceite de oliva a causa de la segunda guerra mundial. Las primeras tareas de mejoramiento nacional fueron realizadas por el Ing. Agr. Klein, quien inscribió en 1939 la variedad, de gran difusión, que lleva su nombre (Giordano y de Senin García, 1967). El aumento de la importancia del cultivo fue tal, que hacia 1940 nuestro país ya exportaba una considerable cantidad de aceite de girasol (Melgarejo, 2003). A partir de esta década, cuando el interés por el cultivo de girasol alcanzó difusión mundial, comenzaron nuevos programas de mejoramiento genético en Canadá, Argentina y en varios países de Europa, que inicialmente liberaron variedades de polinización abierta.

En 1941, La Chacra Experimental La Previsión inscribió la variedad de polinización abierta La Previsión 9, de escasa uniformidad y plantas multifloras, mientras que La Estación Experimental Pergamino del Ministerio de Agricultura de la Nación propició la importación de variedades rusas para aumentar la base genética para la selección nacional. Como resultado de ese esfuerzo desarrolló la variedad Saratov M.A. sel. Pergamino a partir de la variedad Saratovsky, creada en Saratov, Rusia. En 1953, el criadero Massaux de Pirovano (Buenos Aires) obtiene una variedad seleccionada a partir de poblaciones cercanas al criadero, de buen rendimiento pero mal comportamiento a enfermedades. Entre 1960 y 1975, el INTA liberó variedades propias, como Manfredi e Impira INTA, con buen comportamiento frente a la roya negra, enfermedad que había causado fuertes mermas hacia fines de la década de 1950. Estas variedades surgieron de cruzamientos entre los materiales utilizados por los agricultores, algunas introducciones y polen de una población de girasol ruderal hallada en Río Cuarto (Báez y Mácola, 1954; Bertero y Vázquez, 2003).

Los primeros híbridos de girasol se difundieron extensamente luego de la obtención de una fuente estable de androesterilidad citoplasmática, a partir de la hibridación entre *H. petiolaris* x *H. annuus* (Leclercq, 1969) y el descubrimiento de genes restauradores de la fertilidad (Kinman, 1970). Se considera que los cultivares híbridos de girasol hicieron un aporte al rendimiento medio, estimado en más del 20 % de mejora respecto a las variedades de polinización abierta (Škorić, 1992).

A fines de la década de 1990 el panorama nacional e internacional del mercado de girasol fue afectado por el aumento de la demanda de proteínas vegetales. Ello mejoró la competitividad de la soja RR pero produjo una disminución del precio del aceite. El marco económico desfavorable al cultivo afectó el área sembrada y desplazó al cultivo de girasol a regiones con menor potencial productivo (Ingaramo y Feoli, 2008).

El girasol es la segunda fuente oleaginosa del país luego de la soja. La producción nacional fue superior a 3,2 millones de t para la campaña 2012/2013, 11 % inferior a la lograda en el ciclo 2011/12, principalmente debido a la disminución de la superficie sembrada (Muñoz, 2013). Las regiones del NEA, Sudeste y Sudoeste de Buenos Aires y Sur de La Pampa son las que más participan en la producción de girasol (Bolcereaes, 2013). Otras regiones de cultivo, de menor importancia son el Centro-Norte de Santa Fe, Norte de La Pampa y Oeste de Buenos Aires.

De acuerdo al Catálogo de Plantas Vasculares del Instituto de Botánica Darwinion (2013), en Argentina se encuentran naturalizadas cuatro especies del género *Helianthus*. Entre las especies anuales, aparecen *H. annuus* y *H. petiolaris* (Zuloaga y Morrone, 1999). Estas especies forman poblaciones extensas en la región Central Argentina (Figura 1.1; Poverene et al., 2002). También la flora natural del país registra a las especies perennes *H. tuberosus* y *H. laetiflorus* Pers. (Sala et al., 1990).

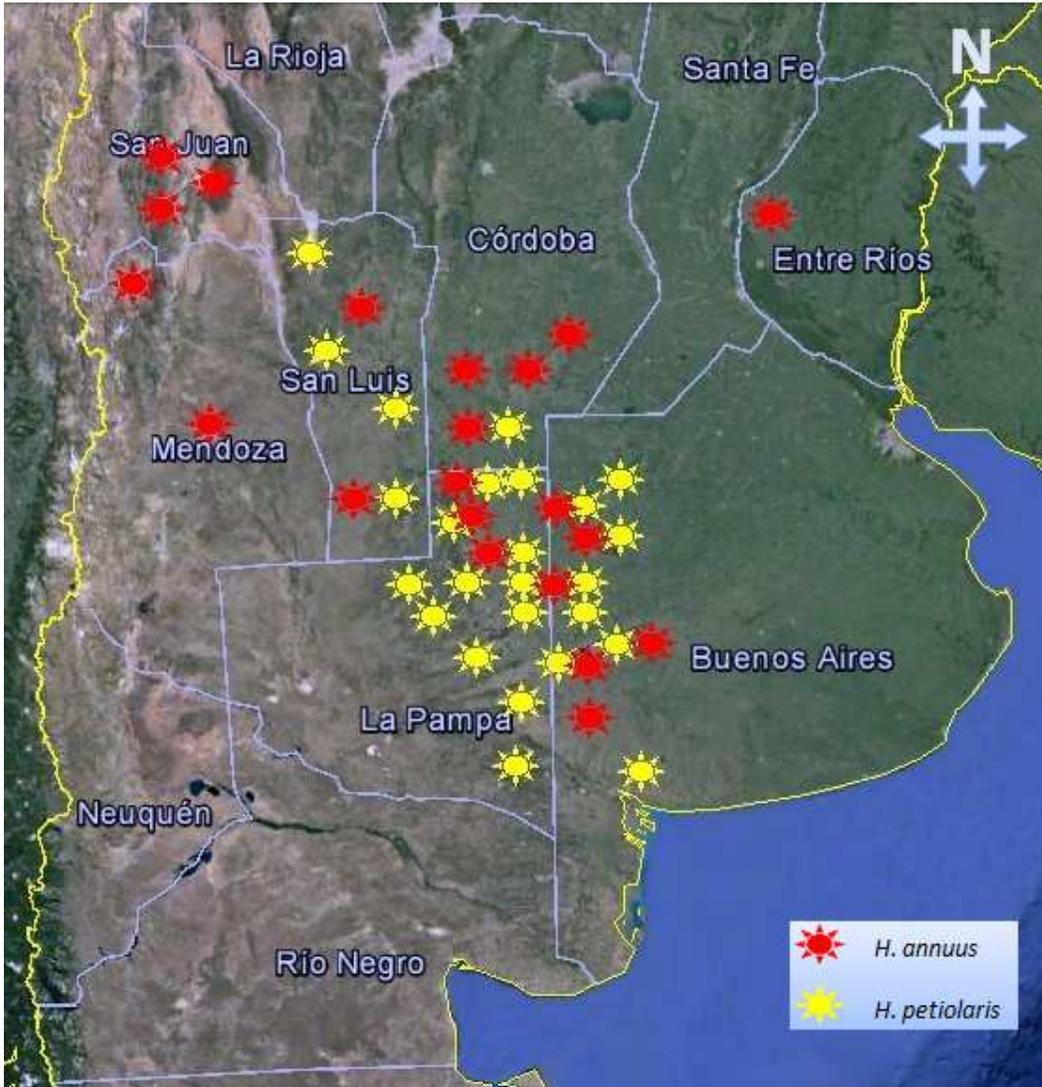
Existen evidencias de que la forma no domesticada de *H. annuus* habría sido introducido con fines forrajeros, antes de 1948 en la provincia de Córdoba (Bauer, 1991). Entre, las subespecies de *H. annuus* que se comportan como maleza, *H. annuus* ssp. *annuus* o common sunflower es la más difundido en EE.UU. y estaría presente en Argentina (Heiser, 1978; Poverene et al., 2008).

*H. petiolaris*, es vulgarmente conocida como “girasol silvestre”, “girasolillo”, “girasolcito del campo” o “prairie sunflower” (Troiani y Steibel, 1999). Poverene et al. (2002) considera que las poblaciones Argentinas corresponderían a *H. petiolaris* ssp. *petiolaris*, según la clasificación propuesta por Heiser (1961). Covas (1966) considera que el girasolillo habría sido introducido en Catrilo (La Pampa) en 1954, como contaminante físico de semilla de sorgo forrajero importada de Texas (Luciano, 1964). A pesar de estar presente en Argentina desde hace más de 50 años, Marzocca et al. (1976) y Marzocca (1994) no incluyen a *H. petiolaris* entre las malezas del país.

El Valle Bonaerense del Río Colorado (VBRC), con 8 a 10 mil ha de cultivo, es la zona productora de semilla híbrida de girasol más importante del país. Debido a las buenas condiciones agroecológicas para el girasol, el rendimiento de las líneas endocriadas en las que se produce la semilla híbrida, oscila entre 800 y 2500 kg ha<sup>-1</sup> (Agamennoni et al., 2011). Debido a que el agroecosistema del VBRC no difiere de las regiones invadidas por *H. annuus* ssp. *annuus* y *H. petiolaris* en Argentina, se considera que la región podría ser colonizada por estas dos especies anuales (Cantamutto et al., 2007). Si ello ocurriera, la producción de semilla híbrida de girasol resultaría seriamente limitada, dado que aumentaría el riesgo de originar plantas fuera de tipo, debido a la presencia de polen de las poblaciones naturales.

(Robinson, 1978a), debido a que las pérdidas de cosecha podrían ser elevadas, la densidad de voluntarios luego de un cultivo de girasol puede alcanzar niveles problemáticos (Gillespie y Miller, 1984; Pomsár y Reisinger, 2004; Bragachini et al., 2004; Gigon et al., 2008). Para el complejo taxonómico de *Helianthus*, los voluntarios podrían actuar como “puentes biológicos” entre las formas domesticadas y las silvestres, posibilitando el flujo génico entre ellas (Arias y Rieseberg, 1995; Burke et al., 2002; Massinga et al., 2003; Warwick y Stewart, 2005; Reagon y Snow, 2006; Ureta et al., 2008a).

Figura 1.1: Localización de poblaciones naturales de *Helianthus* anuales en Argentina. Cada símbolo representa un departamento provincial donde la especie se encuentra presente (Poverene et al., 2002).





Los voluntarios de girasol, originados a partir de semillas no germinadas o frutos caídos durante las operaciones de los cultivos anteriores, también son considerados malezas de importancia técnica (Marzocca et al., 1976). Si bien la labranza cero, que está en aumento en Argentina (Aapresid, 2012), disminuye la incidencia de los voluntarios. En el centro de origen, la evaluación del impacto productivo de las malezas anuales del género *Helianthus* sobre los cultivos, comenzó sobre fines de la década de 1970 (Tabla 1.2). Más tarde comenzó en Francia el estudio de la competencia intraespecífica de poblaciones agrestales de *H. annuus* sobre el girasol (Muller et al., 2009). Se considera que las poblaciones agrestales de *H. annuus* pueden ser hasta cinco veces más competitivas que las de *Abutilon theophrasti* (Schweizer y Bridge, 1982), 11 veces más que el *Sorghum bicolor* (Deines et al., 2004) y 15 veces más competitivas que *Setaria viridis* (Mesbah et al., 2004). Se halló que la depresión del rendimiento del girasol se asoció a mermas reproductivas, atribuidas al rápido crecimiento inicial, mayor altura y elevada área foliar de las plantas agrestales, que les conferirían mayor capacidad competitiva respecto a otras malezas.

A pesar que una década atrás las especies *H. annuus* y *H. petiolaris* no eran consideradas malezas en Argentina (Hopp, 2005), la presencia de poblaciones agrestales de *Helianthus* anuales pareciera estar en aumento (Poverene et al., 2008). Las invasiones biológicas serían facilitadas por la alta plasticidad fenotípica y reproductiva de las malezas (Richards et al., 2006). Tanto en el centro de origen, como en el hábitat invadido de Argentina, las poblaciones ruderales de *H. annuus* presentan una gran variabilidad morfológica, que denota una amplia variabilidad genética (Presotto et al., 2009).

La invasión de las malezas puede iniciarse a partir de unos pocos disemínulos que ingresan accidentalmente transportados por maquinarias agrícolas o como contaminantes físicos de las semillas de los cultivos (Shimono y Konuma, 2007). En otros casos las poblaciones de malezas pueden iniciarse a partir de contaminación genética, tal como se ha indicado para las poblaciones agrestales de *H. annuus* en Europa (Muller et al., 2009). La contaminación genética es más probable cuando la semilla de girasol híbrido es producida en regiones donde crecen en forma natural poblaciones invasoras de la misma especie. Aunque bajo condiciones de campo las plantas “fuera de tipo”, originadas por la fecundación incontrolada con polen de los biotipos invasores, se reconocen fácilmente (Presotto et al.,

2011), si no se eliminan antes que alcancen el estado reproductivo, podrían constituirse en el foco inicial de la infestación de los campos.

Una vez introducida en un agroecosistema, el área ocupada por una maleza invasora aumentará si coexisten dos condiciones; 1- las plantas invasoras poseen una alta producción de disemínulos y 2- las plantas invasoras presentan una elevada adaptación al nicho ocupado (Inderjit et al., 2005; Martínez-Ghersa y Ghersa, 2006). El establecimiento y fructificación de algunas pocas plantas en un lote agrícola podría originar una reserva abundante y de gran duración en el banco de semillas del suelo, si la viabilidad de los propágulos fuera elevada (Alexander y Schrag, 2003). La dormición es un rasgo evolutivo que ajusta el tiempo de germinación para aumentar la probabilidad de supervivencia de las plántulas en un hábitat dado (Li y Foley, 1997).

Para desarrollar estrategias de manejo, resulta necesario entender cómo se originan, dispersan y adaptan al agroecosistema las malezas. Si bien se conocen los determinantes abióticos que condicionan la difusión de los biotipos ruderales de *Helianthus* de Argentina (Cantamutto et al., 2008), se desconoce cuáles serían los factores ambientales asociados a la actividad invasiva de los biotipos agrestales. También se desconoce el rol de los biotipos agrestales del género *Helianthus* dentro de los agroecosistemas de la Argentina.

Para el diseño de estrategias de manejo resultaría de gran utilidad caracterizar fenotípicamente a los biotipos agrestales, detectar prácticas de manejo que facilitan el proceso invasivo y la persistencia en el banco de semillas del suelo. También resultaría de alta utilidad evaluar diferentes alternativas para el control con métodos químicos.

Tabla 1.2: Interferencia ejercida por *H. annuus* y *H. petiolaris* sobre algunos cultivos.

Cultivo afectado	País	Densidad (pl m <sup>-2</sup> )		Rendimiento		Referencia
		Cultivo <sup>1</sup>	Maleza	Control (g m <sup>-2</sup> )	Merma (%)	
<b><i>H. annuus</i></b>						
Soja	EE.UU.	42	220	325	94	Irons y Burnside, 1982
Remolacha	EE.UU.	18	1,5	3100	72,5	Schweizer y Bridge, 1982
Soja	EE.UU.	10	4,6	319	95-97	Geier et al., 1996
Alfalfa, algodón, soja, maíz, sorgo, avena, cebada, maní, caña de azúcar, chile, poroto, garbanzos, tomate, manzano, nogal, cítricos, uva	México	SD	SD	SD	SD	Villaseñor Ríos y Espinosa-García, 1998
Soja	EE.UU.	35	3	264	47-72	Allen et al., 2000
Trigo	México	360	32	375	75	Rosales-Robles et al., 2002
Poroto	EE.UU.	16	2	321	30,5	Mesbah et al., 2004
Maíz	EE.UU.	6	4	798	46	Deines et al., 2004
Girasol	Francia	SD	15	259	59	Muller et al., 2009
Girasol	Argentina	5	4-11	349	74	Casquero et al., 2013
<b>Voluntarios de <i>H. annuus</i> var <i>macrocarpus</i></b>						
Trigo	EE.UU.	SD	27	228	30	Gillespie y Miller, 1984
<b><i>H. petiolaris</i></b>						
Maní	EE.UU.	SD	SD	SD	SD	Grichar et al., 1999 y 2004

<sup>1</sup> Estimado en base a los siguientes valores de biomasa de semilla; soja: 160 mg; trigo: 33 mg; poroto: 400 mg

SD: Información no disponible en la referencia.

Por lo expuesto anteriormente se plantearon las siguientes hipótesis de trabajo:

- 1- En la región central Argentina existen poblaciones agrestales de *H. annuus* y *H. petiolaris* que se diferencian fenotípicamente de las ruderales.
- 2- Las poblaciones agrestales de *H. annuus* presentan rasgos morfológicos intermedios entre poblaciones ruderales y el girasol.
- 3- La interferencia ejercida por poblaciones agrestales de *H. annuus* disminuye el rendimiento y la calidad del cultivo de girasol.
- 4- La semilla de las poblaciones naturales de *H. annuus* y *H. petiolaris* de Argentina presenta dormición, lo cual posibilita la supervivencia por más de una estación de crecimiento en el banco de semillas del suelo.
- 5- El empleo de estrategias de manejo con herbicidas limita el crecimiento poblacional de *H. annuus* agrestal con resistencia a Imidazolinonas.

En consecuencia, los objetivos específicos de la presente tesis fueron:

- 1- Determinar la distribución geográfica de poblaciones agrestales de *H. annuus* y *H. petiolaris* en la región Central Argentina.
- 2- Caracterizar fenotípicamente poblaciones agrestales de *H. annuus* y *H. petiolaris* en comparación con poblaciones ruderales.
- 3- Estudiar la evolución de la viabilidad de poblaciones naturales de *H. annuus* y *H. petiolaris* en el banco de semillas del suelo durante un periodo de cuatro años.
- 4- Evaluar la sensibilidad de poblaciones naturales de *H. annuus* y *H. petiolaris* a herbicidas de uso generalizado en la región Central Argentina.
- 5- Determinar la interferencia ejercida por un biotipo agrestal de *H. annuus* sobre el rendimiento y calidad de los granos de girasol.
- 6- Desarrollar información técnica para limitar la evolución de poblaciones agrestales tolerantes a Imidazolinonas.

# **CAPÍTULO 2**

**DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE  
POBLACIONES AGRESTALES DE  
*H. annuus* Y *H. petiolaris* EN LA  
REGIÓN CENTRAL ARGENTINA**





## INTRODUCCIÓN

Dentro de la familia de las Asteráceas, el género *Helianthus* se distingue por presentar amplia biodiversidad genética y morfológica, que alcanza su máxima expresión en América del Norte (Heiser, 1978). En este continente, considerado el centro de origen del género, crecen naturalmente más de 50 especies, cuatro de las cuales se encuentran incluidas en los listados de malezas de importancia (Tabla 1.1). Entre ellas se incluye al antecesor silvestre del girasol (Seiler y Rieseberg, 1997), descrito como maleza en más de 50 estados de EE.UU. y en diez estados de Canadá.

Entre las Asteráceas anuales presentes en la flora natural de Argentina, aparecen *H. annuus* y *H. petiolaris* (Zuloaga y Morrone, 1999). También se registran especies perennes tales como *H. tuberosus* y *H. laetiflorus* Pers. (Sala et al., 1990). Estas especies naturalizadas de acuerdo al Catálogo de Plantas Vasculares del Instituto de Botánica Darwinion (2013), no son considerada maleza en los agroecosistemas Argentinos (Hopp, 2005).

La condición de “maleza” ha sido definida de múltiples modos (Baker, 1965 y 1974; Harlan y de Wet, 1965; Grime y Hunt, 1975; Grime, 1977; Booth et al., 2003). Una maleza es toda planta indeseable que causa perjuicio en determinado lugar y tiempo (Marzocca et al., 1976). Las malezas requieren la interrupción de la sucesión ecológica mediante alguna clase de disturbio, como acontece en los ecosistemas modificados por la actividad humana (De Wet y Harlan, 1975). Aquellas plantas que ocurren dentro de los cultivos son denominadas agrestales, mientras que las que se encuentran en espacios no agrícolas disturbados como canales, bordes de caminos, basurales, etc., reciben la denominación de ruderales (Holzner, 1978; Warwick y Stewart, 2005). Especies o poblaciones que no ocupan hábitats disturbados son consideradas silvestres o “no-malezas”.

Se considera que *H. annuus* incluye al menos dos subespecies que crecen como malezas, con comportamiento agrestal; *H. annuus ssp. lenticularis* y *H. annuus ssp. annuus* (Heiser, 1978; Rieseberg y Seiler, 1990). Si bien la clasificación taxonómica se encuentra en continua discusión, la maleza “common sunflower” es un biotipo agrestal de la subespecie *H. annuus ssp. annuus* (Heiser, 1978). De acuerdo a Poverene et al., (2008) las poblaciones naturales de Argentina corresponden a esta subespecie.

Se considera que los biotipos agrestales de *H. annuus* (*H. annuus* ssp. *annuus*) de América del Norte podrían haber surgido a partir del aumento de la frecuencia de rasgos adaptativos que estaban presentes en las poblaciones ruderales (Kane y Rieseberg, 2008). Los biotipos agrestales de *H. annuus* de Francia constituyen un problema en los cultivos de girasol, mientras que en España también ocurren dentro de cultivos de sorgo (Muller et al., 2009). En Italia, estas malezas invaden cultivos de girasol, maíz, tabaco, alfalfa (Vischi et al., 2006). En la República Checa, esporádicamente aparecen en cultivos de girasol (Holec et al., 2005), mientras que en Serbia, las poblaciones naturales de *H. annuus* ocurren en la vecindad de cultivos de maíz, soja, caña de azúcar, girasol y en los campos de producción de semilla híbrida (Stanković-Kalezić et al., 2008). En todos los países señalados también se registran casos de poblaciones ruderales.

La otra especie anual del género *Helianthus* naturalizada en Argentina, *H. petiolaris*, comprende a las subespecies *H. petiolaris* ssp. *petiolaris* y *H. petiolaris* ssp. *fallax* (Heiser, 1978). La especie fue descrita por primera vez en el país en la década de 1950 por Covas (1966). Considerando la clave taxonómica de Heiser (1961), Poverene et al. (2002) consideran que las poblaciones Argentinas corresponden a *H. petiolaris* ssp. *petiolaris*.

De acuerdo a González Roelants et al. (1997), en la década del 90 las poblaciones naturales de *H. annuus* y *H. petiolaris* eran reducidas y aparecían solo en las provincias de Buenos Aires y La Pampa. Los estudios realizados en el nuevo milenio, a pedido de la Comisión Nacional de Biotecnología Agrícola (CONABIA), cuando las empresas semilleras propiciaban la liberación de girasol transgénico, mostraron que las dos especies formaban poblaciones extendidas no solo en esas provincias, sino que también en Córdoba, San Luis, Mendoza, Entre Ríos y San Juan (Poverene et al., 2002; Cantamutto y Poverene, 2010). Estas especies invasoras fueron posiblemente introducidas de manera accidental, como impurezas en lotes de semilla de especies forrajeras (Cabrera, 1963; Covas, 1966).

En América del Norte, el “common sunflower” afecta notoriamente el rendimiento de los cultivos de trigo, maíz, poroto y sorgo (Tabla 1.2). En ese continente, el “prairie sunflower”, *H. petiolaris*, es considerado una maleza del maní (Grichar et al., 1999 y 2004). Fuera del centro de origen, esta especie solo es considerada maleza en China (Weber et al., 2008). A

pesar de estar presente en Argentina desde la década del 60', Marzocca et al. (1976) y Marzocca (1994) no consideran a esta especie como una maleza de importancia nacional.

Las plantas voluntarias del girasol, originadas de la semilla no nacida o de grano caído durante el cultivo anterior, son históricamente reconocidas como malezas problemáticas de consideración agronómica (Marzocca et al., 1976). Dado que las pérdidas de cosecha de girasol puede ser mayor a 200 granos por m<sup>2</sup> (Pomsár y Reisinger, 2004; Bragachini et al., 2004), la densidad de voluntarios de girasol en cultivos posteriores limitaría la producción (Robinson, 1978a). Estas plantas voluntarias, que podrían aparecer aun luego de tres años de su dispersión, pueden ocasionar serias pérdidas en el cultivo de trigo que sigue al girasol en la rotación agrícola (Marzocca et al., 1976; Blamey et al., 1997).

Se desconoce cómo ha sido el proceso evolutivo de las poblaciones ruderales en Argentina (Cantamutto et al., 2010b). El flujo génico con el girasol podría haber generado un aumento de la biodiversidad de las poblaciones naturales y haber facilitado el proceso invasivo. La amplia variabilidad intraespecífica debido al flujo génico con el girasol explicaría el alto grado de naturalización de *H. annuus* en diversos ecosistemas de Argentina (Cantamutto et al., 2008).

Generalmente los procesos invasivos de malezas se inician accidentalmente, a partir de disemínulos que ingresan en forma no-intencional, acarreados por las maquinarias agrícolas o como impurezas físicas de las semillas (Shimono y Konuma, 2007). Luego de ello, una maleza se constituirá en invasora si coexisten dos condiciones; 1- alta producción de disemínulos y 2- adaptación nicho-especie (Inderjit et al., 2005; Martínez-Ghersa y Ghersa, 2006). Si bien se conocen los determinantes abióticos que condicionan la difusión de las poblaciones ruderales de Argentina (Cantamutto et al., 2008), se desconoce cuáles serían los factores ambientales asociados al proceso invasivo de poblaciones agrestales de las especies anuales de *Helianthus*.

Debido a las condiciones de producción, la semilla híbrida de girasol puede presentar contaminantes genéticos originados por el flujo de polen desde poblaciones agrestales o ruderales de la misma especie (Anfinrud, 1997). Si bien el primer híbrido de girasol se introdujo en el mercado de Canadá en 1946 (Putt, 1962), la adopción de cultivares híbridos aumentó luego de la década de 1970, cuando se liberó semilla producida mediante

androesterilidad citoplasmática (Leclercq, 1969) y genes de restauración de la fertilidad (Kinman, 1970).

En el sistema creado a partir de Leclercq (1969), la línea materna es homocigota recesiva para los genes nucleares de restauración, mientras que la línea paterna debe ser homocigota dominante para ese carácter (Fick y Miller, 1997; Vear, 2010). Por lo tanto, la progenie (híbrido comercial) será androfértil, asegurando la cosecha del productor. Generalmente el parental masculino es ramificado, pues produce mayor cobertura temporal de polen, debido al escalonamiento de la floración (Moutous et al., 1989).

En la producción de semilla híbrida de girasol, las hileras de plantas hembras y machos se encuentran generalmente en proporción de 3 a 1 o más, dependiendo de la capacidad de polinización del parental masculino (Cubero, 2003). Las plantas de la línea masculina se eliminan al finalizar la etapa de antesis, con la finalidad de cosechar solo la hembra, que dispone de la semilla híbrida deseada.

Para asegurar la ausencia de polen de parentales diferentes al del híbrido bajo producción, la legislación exige una distancia de aislamiento no inferior a 1500 m hasta otra fuente de polen diferente (OECD, 2012). La fecundación de las líneas hembras con polen de poblaciones invasoras origina la aparición en la progenie de individuos “fuera de tipo”, que se castigan en la comercialización (OECD, 2012). Las plantas fuera de tipo son aquellas que se desvía en una o más características de la variedad objetivo, puede incluir plantas de otras variedades; plantas resultantes de la polinización cruzada por otros tipos o variedades, plantas resultantes de la auto-polinización no controlada durante la producción de semillas híbridas, o segrega a partir de cualquiera de las plantas superiores (MSGA, 2014; [www.ag.montana.edu](http://www.ag.montana.edu)). Las plantas fuera de tipo también ocurren en lotes comerciales debido a la mezcla física con semillas de otras variedades o especies, mutaciones genéticas y también por hibridación espontánea (Lee et al., 2013).

Las plantas fuera de tipo provenientes de la fecundación de la línea materna del híbrido por polen de biotipos invasores se identifican fácilmente, ya que son altas, plurifloras, poseen capítulos pequeños y el período de floración es más amplio que el cultivo (Presotto et al., 2011). Las plantas fuera de tipo de este origen podrían ser distinguidas y eliminadas

con facilidad. Si ello fuera así, sería poco probable que se constituyan en el núcleo inicial para la evolución de poblaciones agrestales.

El área ocupada por las especies anuales del género *Helianthus* en Argentina, que abarca al menos siete provincias del país, podría estar en expansión (Poverene et al., 2002). En el área productora de girasol, donde las poblaciones naturales de las dos especies generalmente aparecen bajo el hábito ruderal, pero se desconoce la frecuencia en que lo hacen en la forma agrestal.

El diseño de la investigación fue realizado para responder las siguientes preguntas: ¿Existen poblaciones agrestales de *H. annuus* y *H. petiolaris* en Argentina? ¿Con qué frecuencia aparecen en la región central del país? ¿Qué cultivos y prácticas de manejo están asociados a su aparición? ¿Existen problemas de contaminantes genéticos en la semilla de girasol? ¿Con qué frecuencia? ¿Qué tipo de contaminantes aparecen?

## **HIPÓTESIS**

Las poblaciones agrestales de *H. annuus* y *H. petiolaris* están presentes en la región Central Argentina y su presencia se asocia al tipo de laboreo, cultivo antecesor y actual.

## **OBJETIVOS:**

Registrar la distribución geográfica de poblaciones agrestales de *H. annuus* y *H. petiolaris* en la región Central Argentina y caracterizar el hábitat que ocupan a través del tipo de laboreo, antecesor y cultivo actual.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Las observaciones se realizaron en 23 misiones de campo, en la región Central Argentina durante los meses de Diciembre de 2009 a Marzo de 2013. Las misiones se realizaron a través de rutas nacionales, provinciales y caminos vecinales, comprendiendo una distancia superior a 25000 km. Las rutas principales de desplazamiento fueron consideradas transectas, en las que se contabilizaron los lotes cultivados con girasol.

La presencia de malezas de las especies *H. annuus* y *H. petiolaris* fue documentada considerando las condiciones de aparición y la morfología de las plantas (Tabla 2.1). Cada caso fue georeferenciado con un posicionador satelital (GPS Garmin eTrex vista HCx) y mapas provinciales. Los sitios fueron localizados en un mapa utilizando el programa informático Google Earth (2013).

Mediante observación directa de cada caso se describieron los componentes del hábitat. A partir del reconocimiento del material vegetal vivo y muerto sobre la superficie del suelo, se estimó el cultivo antecesor y actual. A partir del grado de remoción del suelo, la presencia de cobertura vegetal y restos de cultivos en pie se estimó el sistema de labranza aplicado, clasificado en:

- Convencional: remoción total del suelo; menos del 10 % cobertura vegetal sobre la superficie.
- Mínimo: remoción parcial del suelo; menos del 50 % cobertura vegetal sobre la superficie.
- Labranza cero (o siembra directa): sin remoción del suelo; más de 80 % de cobertura vegetal sobre la superficie.

La superficie total del lote y del área invadida se estimó visualmente según los siguientes rangos; < 10; 10-50; 51-100; > 100 ha. Considerando el posicionamiento geográfico, en una muestra de 10 % de los casos, la superficie de los lotes se midió utilizando el programa Google Earth (2013), con la finalidad de estimar la precisión de la estimación visual. En cada lote invadido, el tamaño poblacional se estimó visualmente según los siguientes rangos: < 10; 10-300; 301-1000; 1001-100000; > 100000 individuos.

La distribución de la maleza en el lote invadido se asignó a la siguiente escala, de acuerdo al agrupamiento y disposición de las mismas: aislada, parche o total. Se consideró distribución 1- total: densidad mayor a 10 pl ha<sup>-1</sup>, distribuidas en toda la superficie del lote; 2- parche: densidad mayor a 10 pl ha<sup>-1</sup>, distribuidas solo en una parte del lote; 3- aisladas: densidad menor a 10 pl ha<sup>-1</sup>. La densidad de plantas agrestales fue estimada contando los individuos situadas dentro de un círculo de 2 m de radio alrededor del observador (n = 5), a lo largo de una transecta con forma de "W" dentro del área invadida (Cantamutto et al., 2010c). Se registró la presencia de poblaciones ruderales del mismo género próximas a los lotes donde se ubicaron las plantas agrestales.

Las plantas fuera de tipo (CON) y las plantas con rasgos intermedios entre girasol, ANN y PET (HIB) fueron clasificadas de acuerdo a rasgos taxonómicos asociados al presunto origen (Tabla 2.2).

Los datos agroclimáticos de cada sitio fueron estimados a partir de su posicionamiento respecto a la localidad con registros agroclimáticos más cercana según De Fina (1992). Los parámetros considerados fueron: temperatura media del mes más cálido y más frío, precipitación media anual y precipitación media del trimestre más cálido y más frío. Los valores obtenidos se expresaron en términos absolutos o como frecuencia, según caso. Se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) utilizando los parámetros cuantitativos de cada sitio (InfoStat, 2013).

Tabla 2.1: Caracteres morfológicos y ecológicos utilizados para la clasificación de poblaciones agrestales de *Helianthus*. Adaptado de Heiser (1954, 1976); Seiler y Rieseberg (1997); Presotto et al. (2009) y Cantamutto et al. (2010a).

	<i>H. annuus</i> (ANN)	<i>H. petiolaris</i> (PET)	Contaminantes (CON)	Voluntarios (VOL)	Híbrido (HIB)
Distribución en el lote	Al azar	Al azar	Reemplazando a una planta de girasol	Al azar	Al azar
Altura (cm)	≤ 400	≤ 200	≤ 400	≤ 150	≤ 400
Tipo de ramificación	Total	Total	Apical	Sin ramificación o apical	Apical o total
Capítulo principal	Ausente	Ausente	Presente o ausente	Presente	Presente o ausente
Capítulos (n)	> 30	> 50	< 50	< 10	< 50
Color del disco	Rojo o amarillo	Rojo	Amarillo o rojo	Amarillo	Amarillo o rojo
Diámetro de capítulo (cm)	< 6	< 3	< 20	> 8	< 10
Tamaño semilla (cm)	< 7	< 3	< 7	7-20	< 7
Forma filarias o brácteas <sup>1</sup>	Acuminadas	Agudas	Acuminadas	Acuminadas	Intermedias
Ancho filarias o brácteas (mm)	> 5	< 5	> 5	> 15	> 5
Antocianinas en tallo y pecíolos	Presente	Presente	Presente o ausente	Generalmente ausente	Presente o ausente

<sup>1</sup> Forma de filaria intermedia: Corresponde a morfología intermedia entre acuminada y aguda.

Tabla 2.2: Caracteres morfológicos utilizados para la clasificación de plantas fuera de tipo o contaminantes de semilla (CON) y plantas híbridas (HIB) o con características intermedias entre girasol (SUN), *H. annuus* (ANN) y *H. petiolaris* (PET). Adaptado de Poverene et al. (2002); Ureta et al. (2008b); Gutiérrez et al. (2010; 2011); Presotto et al. (2011).

	CON			HIB		
	Línea R	Línea A x ANN	Línea A x PET	SUNxANN/ANNxSUN	SUNxPET/PETxSUN	ANNxPET/PETxANN
Altura (cm)	= cultivo	> cultivo (< 30 %)	> cultivo (< 15 %)	> cultivo (< 20 %)	> cultivo (< 15 %)	> cultivo (< 15 %)
Tipo de ramificación	Apical	Sin o Apical	Total	Total o Apical	Total	Total o Apical
Capítulo principal	Ausente	Presente o ausente	Ausente	Presente o ausente	Ausente	Ausente
Capítulos (n)	< 15	1 o > 5	> 5	> 5	> 10	> 5
Color del disco	Amarillo	Rojo	Rojo	Amarillo o rojo	Rojo	Rojo
Diámetro de capítulo (cm)	< 10	3-20	3-5	< 10	3-5	3-7
Forma filarias o brácteas <sup>1</sup>	Acuminadas	Acuminadas	Intermedia	Acuminadas	Intermedias	Intermedias
Ancho filarias o brácteas (mm)	> 10	> 10	5-15	> 15	5-15	5-20
Antocianinas en tallo y pecíolos	Ausente	Presente	Presente	Presente	Presente	Presente

<sup>1</sup> Forma de filaria intermedia: Corresponde a morfología intermedia entre acuminada y aguda.

## RESULTADOS

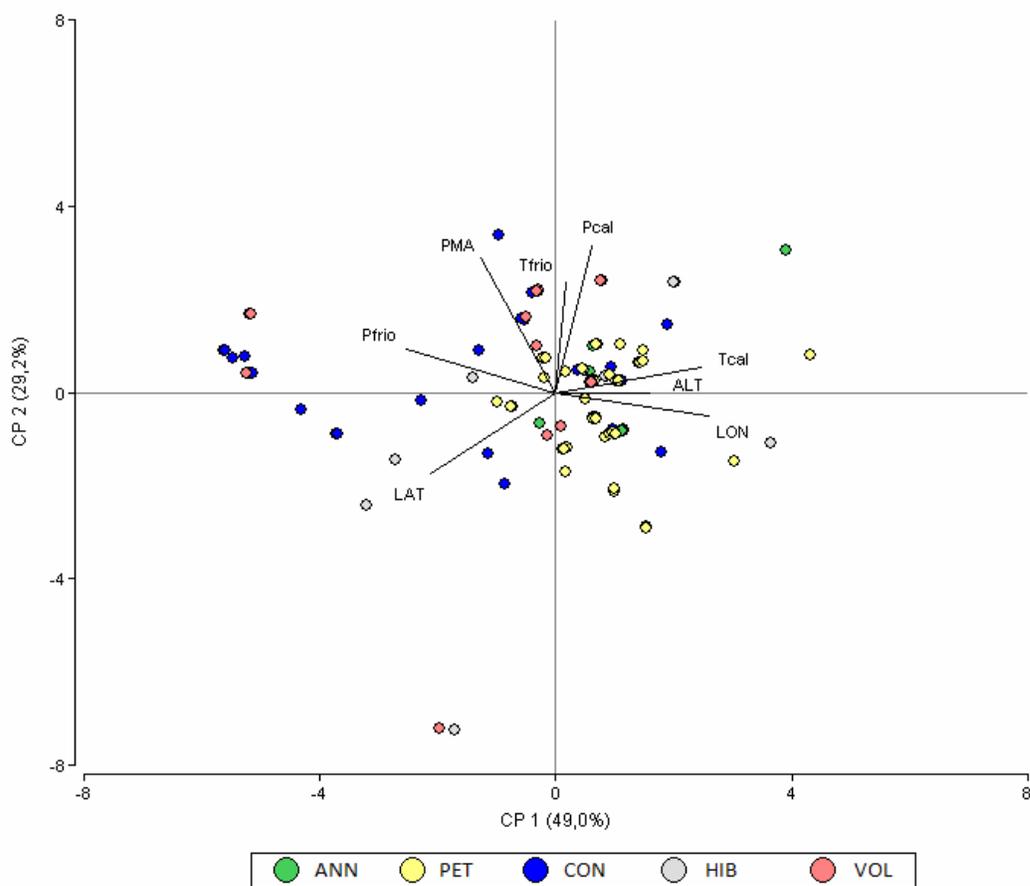
La exploración abarcó más de 650 lotes cultivados con girasol. Durante el período estival que comprendió la evaluación, se detectaron más de un centenar de casos con plantas agrestales de *H. annuus* y *H. petiolaris*, en lotes localizados en el sector semiárido y subhúmedo de la región Central Argentina. Los casos comprendieron plantas de ANN, de morfología muy variable y otras de PET, morfológicamente más uniformes.

El área de distribución de los poblaciones agrestales varió desde 25°15'S hasta 40°42'S, 58°7'O hasta 66°16'O y una altitud entre 17 y 515 msnm. La temperatura del mes más cálido osciló entre 18,4 y 25,1 °C, mientras que la del mes más frío desde 6,3 a 8,6 °C. El registro pluviométrico anual de los sitios fluctuó entre 292 y 840 mm.

Las variables agroclimáticas consideradas no se asociaron con la distribución geográfica de plantas agrestales de *Helianthus* (Figura 2.1). Los primeros dos componentes del ACP, que explicaron el 78 % de la varianza, mostraron que las plantas agrestales de ANN, PET e HIB se observaron en regiones agroecológicas con temperatura estival cálida, menor precipitación, mayor longitud (hacia el oeste) y altitud. Por su parte, las plantas agrestales de VOL y CON se hicieron más frecuentes hacia zonas de mayor latitud (hacia el sur), con temperaturas del mes más cálido bajas y mayor precipitación.

Los 139 casos con malezas anuales del género *Helianthus* se distribuyeron en las provincias de La Pampa (59 %), Buenos Aires (34 %), San Luis, Córdoba y Río Negro (7 %) (Figura 2.2 y Tabla 2.3). En el año 2011, en Molinos (Salta), se encontraron dos lotes de cebolla y maíz invadidos por plantas agrestales de ANN. Ambos casos presentaron un número menor a 50 malezas, que estaban distribuidas de forma aislada. Estos registros no fueron considerados en el análisis debido a que se encontraban fuera de la región Central Argentina.

Figura 2.1: Análisis de Componentes Principales de la localización de poblaciones agrestales de *H. annuus* y *H. petiolaris* y variables agroclimáticas.



ANN: *H. annuus*; PET: *H. petiolaris*; CON: contaminante de semilla; VOL: girasol voluntario; HIB: híbridos o cruza; LAT: latitud; LON: longitud; ALT: altitud; Tcal: temperatura media del mes más caluroso (enero); Tfrío: temperatura media del mes más frío (julio); PMA: precipitación media anual; Pcal: precipitación media del trimestre más caluroso; Prio: precipitación media del trimestre más frío.



Figura 2.2: Distribución de poblaciones agrestales del género *Helianthus* en la región Central Argentina observadas en el período 2009-2013. a: todas las poblaciones; b: *H. annuus*; c: *H. petiolaris*; d: Contaminantes de semilla; e: Híbridos; f: Voluntarios. Cada punto representa un caso estudiado.

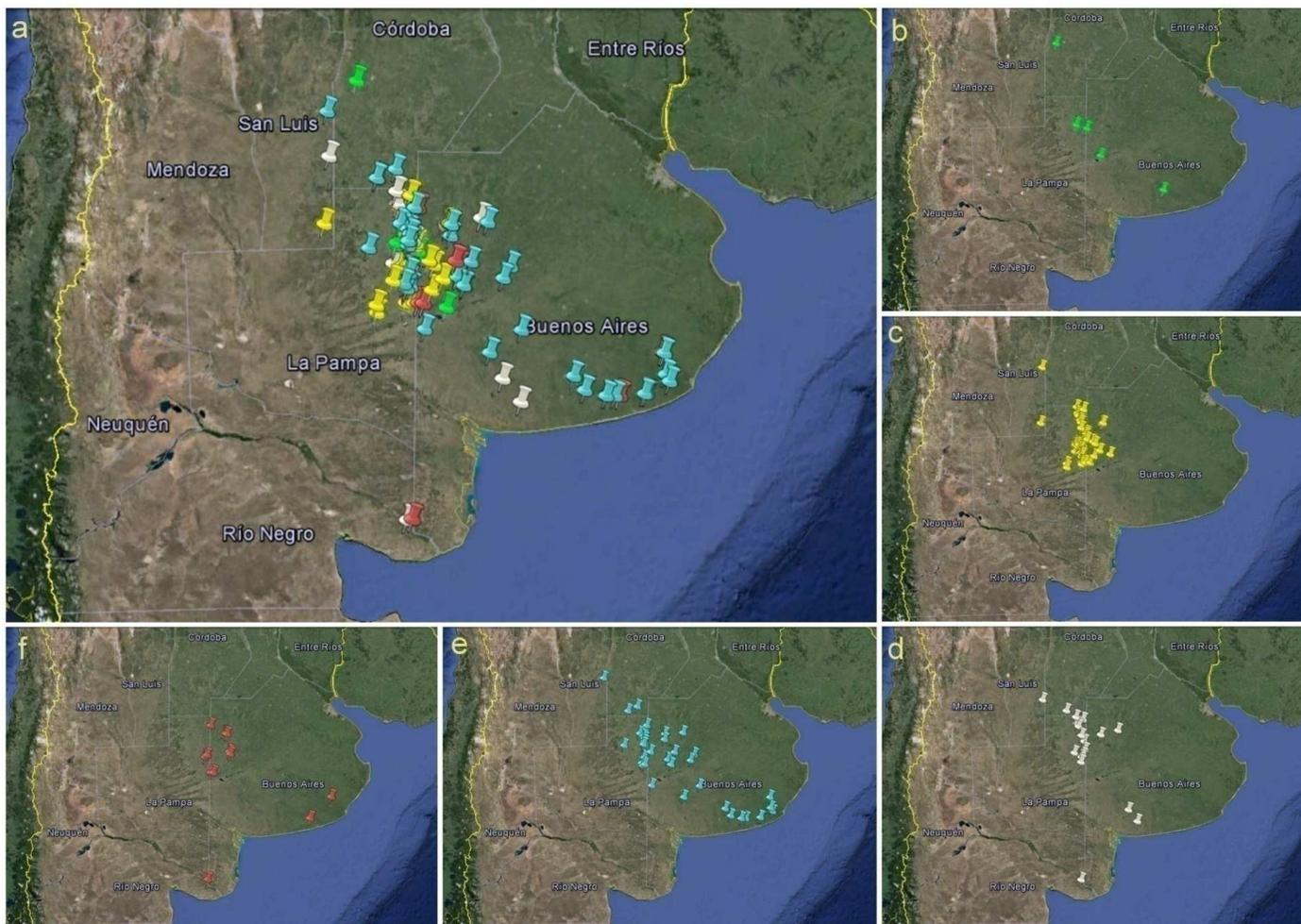




Tabla 2.3: Casos registrados de plantas agrestales de *H. annuus* (ANN); *H. petiolaris* (PET); girasol voluntario (VOL); contaminantes de semilla (CON) y cruza híbridas (HIB) en la exploración realizada en la región Central Argentina durante 2009-2013.

Clasificación	Provincia					Total
	La Pampa	Buenos Aires	San Luis	Córdoba	Río Negro	
	Casos registrados (n)					
ANN	8	3	-	1	-	12
PET	42	12	2	-	-	56
VOL	4	7	-	-	1	12
CON	15	22	1	1	-	39
HIB	14	4	1	-	1	20
Total	83	48	4	2	2	139

PET fue la maleza anual del género *Helianthus* más predominante, con 40 % de los casos. La especie ANN solo fue observada como maleza en 9 % de los casos. Ambas malezas fueron observadas principalmente (75 %) en La Pampa. Se hallaron plantas VOL en solo 12 sitios. Más del 25 % de los casos con malezas del género, localizados principalmente en la provincia de Buenos Aires, fueron adjudicados a CON. Las plantas HIB, con rasgos intermedios entre girasol, ANN y PET se observaron con una frecuencia menor al 15 %.

Las malezas anuales del género *Helianthus* fueron encontradas, en más del 75 % de los casos en cultivos de girasol (Tabla 2.4). La densidad media de las malezas en los cultivos de girasol fue  $4,7 \pm 1,8$  plantas  $m^{-2}$ . Las malezas también se hallaron en cultivos de maíz, sorgo, soja, alfalfa, cebolla, cultivos invernales no cosechados y forestaciones. En general, las malezas estaban distribuidas de manera aislada, o invadiendo la totalidad del lote. Solo en el 20 % de los casos se distribuyó en parches. La superficie de la mayor parte de los lotes afectados por malezas anuales del género *Helianthus* no superaban 100 ha y el sistema de labranza utilizado era siembra directa o labranza mínima. Como antecesores predominaron los cultivos de verano maíz, girasol y soja. La mayor parte de las poblaciones no superaban las 1000 plantas, sin embargo se observaron siete casos con un tamaño población superior al millón de individuos.

En más del 60 % de los casos las malezas ANN se encontraron asociadas al cultivo de girasol (Tabla 2.4). La mayoría de los lotes afectados tenían una superficie mayor a 50 ha y la labranza utilizada era convencional. La distribución de las plantas dentro del lote y el tamaño poblacional fueron variables. Los dos procesos invasivos de ANN más graves fueron observados en las localidades de Tres Arroyos (Buenos Aires) y Colonia Barón (La Pampa), en lotes cultivados con girasol (Tabla 2.5 y Figura 2.3).

Tabla 2.4: Frecuencia absoluta de casos con poblaciones o plantas agrestales *H. annuus* (ANN); *H. petiolaris* (PET); girasol voluntario (VOL); contaminantes de semilla (CON); híbrido o cruza (HIB) y características del hábitat invadido.

Hábitat	Clasificación					TOTAL
	ANN	PET	VOL	CON	HIB	
Casos registrados (n)						
<b>Cultivo</b>						
Girasol	9	33	6	39	19	106
Sorgo	1	2	1	-	-	4
Maíz	1	3	1	-	-	4
Campo natural	1	10	1	-	-	12
Otro	2	8	3	-	1	13
<b>Sistema de labranza</b>						
Convencional	6	3	2	6	5	20
Mínima	3	23	2	11	7	46
Cero o siembra directa	4	20	7	22	8	61
Campo natural	1	10	1	-	-	12
<b>Cultivo antecesor</b>						
Cereal de invierno	2	11	5	5	1	24
Girasol	2	10	5	2	6	24
Sorgo	-	3	-	4	1	8
Maíz	4	10	-	12	10	36
Soja	3	8	1	12	1	25
Campo natural	1	10	-	4	-	15
Otro	2	4	1	-	1	7
<b>Distribución</b>						
Total	6	20	7	17	-	50
Parche	1	24	2	-	2	29
Aisladas	7	12	3	22	18	60
<b>Superficie lote invadida (ha) <sup>1</sup></b>						
< 10	2	3	1	-	-	4
10-50	4	15	3	6	7	35
51-100	7	33	5	29	9	83
> 100	1	5	3	4	4	17
<b>Tamaño poblacional (n)</b>						
< 10	4	3	-	15	10	31
10-300	4	22	6	18	8	57
301-1000	1	20	4	5	2	32
1001-100000	3	6	2	1	-	12
> 100000	2	5	-	-	-	7

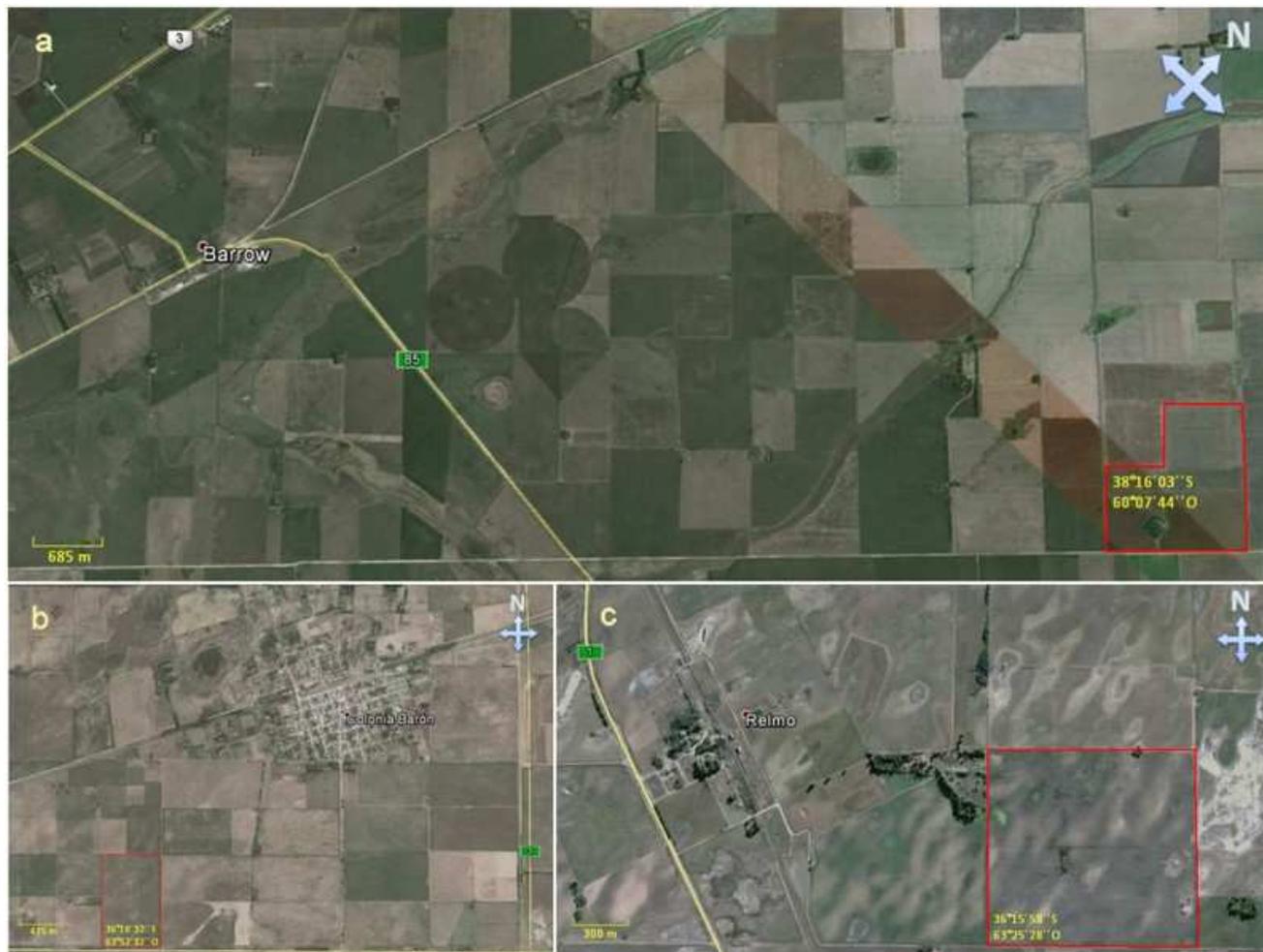
<sup>1</sup> El rango de superficie designado visualmente a los lotes, se correlacionó con aquellos calculados con el programa informático Google Earth (2013).

Tabla 2.5: Caracterización agroecológica de los procesos invasivos destacados de *H. annuus* en la región Central Argentina.

Año	Superficie invasada (ha)	Distribución de la maleza	Cultivo invasado	Cultivo antecesor	Sistema de Labranza	Densidad cultivo (pl m <sup>-2</sup> )	Densidad maleza (pl m <sup>-2</sup> )	Tamaño poblacional (n)	Cercanía a población ruderal (km)
<b>Tres Arroyos (Buenos Aires; 38°16'03''S, 60°07'44''O) Adaptado de Tabla 6.1 (Capítulo 6)</b>									
2009	8	Parche	Girasol	Trigo	LC	5,0 ± 1,2	4,2 ± 3,0	3,4 10 <sup>5</sup>	240
2010	< 1	Aisladas	Girasol	Soja	LO	4,8 ± 1,1	Aisladas	2,0 10 <sup>2</sup>	240
2011	26	Total	Girasol	Soja 2da	LO	5,1 ± 0,9	1,8 ± 1,6	4,7 10 <sup>5</sup>	240
2012	10	Total	Girasol	Soja	LO	4,1 ± 1,3	4,8 ± 4,7	4,8 10 <sup>5</sup>	240
<b>Colonia Barón (La Pampa; 36°10'32''S, 63°52'32''O)</b>									
2004	< 0,5	Aisladas	Girasol	Girasol	LC	4,3 ± 1,1	Aisladas	< 10	0,01
2009	< 2	Aisladas	Girasol	Maíz	LC	3,4 ± 0,7	Aisladas	100	0,01
2011	70	Total	CN	CN	CN	-	4,7 ± 1,6	2,6 10 <sup>6</sup>	0,01
<b>Relmó (La Pampa; 36°15'58''S, 63°25'28''O)</b>									
2012	20	Total	Girasol	Maíz	LO	4,1 ± 1,0	4,2 ± 1,2	8,4 10 <sup>5</sup>	0,1

LO: labranza cero; LC: labranza convencional; CN: campo natural.

Figura 2.3: Posicionamiento satelital de los procesos invasivos destacados de *H. annuus* (ANN) en la región Central Argentina. a- Tres arroyos, b- Colonia Barón, c- Relmó.







En Enero de 2009, los establecimientos de Colonia Barón y de Tres Arroyos se encontraban severamente invadidos en más de 50 ha, observándose sectores con 11 malezas m<sup>2</sup>. La observación por más de cuatro años mostró un crecimiento del área invadida. Otro proceso invasivo más reciente, descrito en Marzo de 2012, estaba ubicado en la localidad de Relmó (La Pampa). La población agrestal se encontró invadiendo tres lotes de más de 70 ha cada uno, cultivados con girasol bajo diferentes situaciones de manejo.

PET se halló invadiendo más de 50 lotes de producción, siendo la maleza anual del género *Helianthus* más frecuente en Argentina. Principalmente fue observada en el Este de la provincia de La Pampa, sobre el centro y el Norte de la misma. En el Oeste de la provincia de Buenos Aires fueron descritos más de diez casos y solo dos en San Luis. En más de la mitad de los casos enmalezados con PET, el cultivo afectado también era girasol. Solo el 18 % de los casos se encontró en condiciones de campo natural o durante el período de barbecho. En más del 75 % de los lotes enmalezados con PET, los individuos se distribuían en el total del área o estaban agrupados en parches, mientras que en la minoría de los casos (< 25 %), las plantas se encontraban distribuidas de manera aislada. La mayor parte de las poblaciones observadas tenían entre 10 y 1000 individuos, distribuidas en lotes de 50-100 ha. Menos del 10 % de los casos superaron 100 ha de superficie y un millón de plantas.

Los procesos invasivos de PET destacados fueron observados en la provincia de La Pampa (Tabla 2.6 y Figura 2.4). En Marzo de 2010 en la localidad de Lonquimay, un lote de girasol de 100 ha, con líneas distanciadas a 52 cm y bajo labranza mínima, presentó el 40 % de la superficie invadida por más de un millón de plantas de PET. A 20 km de este establecimiento, en la localidad de Catriló, se observó el proceso invasivo que de acuerdo a los registros orales sería uno de los más antiguos de la región Central Argentina. Allí, la población agrestal de PET, de más de un millón de individuos, fue observada por más de tres años sucesivos (2009-2012) ocupando los espacios no labrados entre las líneas de plantas de un establecimiento forestal de 100 ha.

En Marzo de 2012, se observó un lote de 60 ha en la localidad de Macachín, que estaba severamente invadido por PET. La población, de más de un millón de individuos, se encontraba distribuida de manera generalizada en el lote, que estaba cultivado con girasol

confitero bajo el sistema de labranza cero. La invasión, iniciada en el año 2004, estaba afectando a un cultivo de girasol, el cual había sido tratado con los herbicidas fluorocloridona y acetoclor, sin resultados satisfactorios (Remigio Haberkon, com. pers.).

En los cultivos de girasol, las plantas fuera de tipo, adjudicadas a contaminantes genéticos de las semillas (CON), se distribuyeron de manera aislada o total, según el grado de contaminación de la semilla. En general los lotes contaminados tenían una superficie entre 50-100 ha, con sistema de labranza mínima o cero. El tamaño poblacional de CON fue menor a 300 plantas. En 14 de los casos observados, una o más plantas fuera de tipo contaban con el disco central del capítulo de color rojo, antocianinas en tallo y pecíolos, indicando posible hibridación con *Helianthus* naturalizado. También se observaron dos casos de androesterilidad.

El caso más severo de invasión por CON fue registrado en Febrero de 2012 en Miramar (Buenos Aires), en un lote de girasol de 80 ha, con más de 50 pl ha<sup>-1</sup>. Debido a que en las plantas CON predominaba la presencia de antocianinas en tallos y pecíolos, ramificación total y color de disco rojo, se estimó que se trataba de semilla contaminada genéticamente con *H. annuus*, ruderal o agrestal.

En proximidades de la localidad de Necochea (Buenos Aires), se observó un lote de girasol de 80 ha de superficie que presentaba una planta CON muy particular. Esta planta maleza, que por su posición había surgido de una semilla plantada durante la operación de siembra, presentaba ramificación total, antocianinas en tallo y pecíolos y color de disco rojo. La presencia de pelos blancos en el centro del disco impidió que pudiera descartarse que se tratase de una planta CON surgida de la hibridación entre la línea parental femenina fecundada con polen de PET.

Las plantas HIB, con rasgos indicativos de formar parte de generaciones avanzadas luego de la hibridación entre girasol, ANN y PET, fueron observadas predominantemente en cultivos de girasol. Los casos estaban compuestos por menos de diez individuos HIB, distribuidos de manera aislada en lotes con superficie y sistema de labranza variable.

En Febrero de 2011 se observó en Anguil (La Pampa) un lote cultivado con alfalfa invadido por plantas HIB. Este cultivo, que se encontraba en buen estado de implantación,

presentaba 30 ha invadidas por una población menor a 50 individuos con características morfológicas indicativas de hibridación PET x SUN. Las plantas presentaban rasgos de PET e intermedios a ambas especies. Entre ellas se destacó la presencia de antocianinas, ramificación total y de pelos blancos en el centro del capítulo, así también como diámetro del capítulo de 3,5 cm y filarias de 9 mm y de forma intermedia.

Tabla 2.6: Caracterización agroecológica de los procesos invasivos destacados de *H. petiolaris* en la región Central Argentina.

Año	Superficie invasada (ha)	Distribución de la maleza	Cultivo Invasado	Cultivo antecesor	Sistema de labranza	Densidad cultivo (pl m <sup>-2</sup> )	Densidad maleza (pl m <sup>-2</sup> )	Tamaño poblacional (n)	Cercanía a población ruderal (km)
<b>Lonquimay (La Pampa; 36°29'02''S, 63°37'45''O)</b>									
2010	40	Parche	Girasol	Girasol	LM	2,5 ± 1,6	20,6 ± 8,4	8,2 10 <sup>6</sup>	0,5
2012	60	Total	CN	CN	CN	-	25,0 ± 8,9	15 10 <sup>6</sup>	0,5
<b>Macachín (La Pampa; 37°07'5''S, 63°41'10''O)</b>									
2012	60	Total	Girasol	Girasol	L0	4,3 ± 0,9	1,9 ± 0,9	1,1 10 <sup>6</sup>	0,5
<b>Catriló (La Pampa; 36°20'50''S, 63°26'26''O)</b>									
2010	100	Total	Conífera	Conífera	-	0,07	18,7 ± 7,4	5,5 10 <sup>6</sup>	0,5

L0: labranza cero; LM: labranza mínima; CN: campo natural.

Figura 2.4: Posicionamiento satelital de los procesos invasivos destacados de *H. petiolaris* (PET) en la región Central Argentina. a- Lonquimay, b- Macachín, c- Catriló





## DISCUSIÓN

El cultivo de girasol ha sido tradicionalmente de gran importancia en Argentina, superando los cuatro millones de ha sembradas distribuidas en más de seis provincias hacia el final de la década de 1990 (MinAgri, 2013). Durante ese período destacado del cultivo, las poblaciones anuales del género *Helianthus* no eran consideradas un problema para la producción agrícola, debido principalmente a que crecían en las banquinas de rutas y caminos vecinales, en su forma ruderal. En los últimos 25 años, las poblaciones ruderales encontraron un ambiente favorable y se difundieron en hábitats semiáridos y suelos arenosos de Argentina (Poverene et al., 2002).

Las poblaciones ruderales de *H. annuus* se hallaron distribuidos en un gran rango de latitudes, con puntos extremos en los alrededores de la localidad de Puán al sur; el límite del área de riego de la ciudad de San Juan, en el extremo noroeste y la población de Diamante, Entre Ríos, al este (Cantamutto y Poverene, 2003). Las poblaciones de PET se hallaron con mayor abundancia en suelos sueltos en el este de La Pampa y el oeste de Buenos Aires, pero se observaron extensas poblaciones desde Villa Mercedes hacia el sur de San Luis. Ambas especies comparten varias áreas de Buenos Aires, La Pampa y Córdoba, donde la presencia de individuos intermedios indica hibridación entre ellas (Covas y Vargas López, 1970; Poverene et al., 2002).

Actualmente la superficie cultivada con girasol ha disminuido significativamente, no superando los dos millones de hectáreas para la campaña 2012/2013 ([www.bolcereales.com.ar](http://www.bolcereales.com.ar)). El cultivo fue desplazado hacia zonas marginales de la provincia de La Pampa, Buenos Aires y San Luis, en coincidencia con las regiones donde habitan las poblaciones naturales del género *Helianthus*, estimándose una superposición con el cultivo del 50 % (Poverene et al., 2002). Considerando los lotes de girasol observados (más de 650) y el número de casos estudiados en cada año, se estimó que entre el 10 % y el 30 % de los lotes presentaban plantas de *H. annuus* y *H. petiolaris*.

En Argentina, el proceso invasivo de biotipos agrestales de ANN es reciente. Si bien se observaron plantas agrestales de ANN en cultivos de girasol en las provincias de La Pampa, Buenos Aires y Córdoba, los casos más destacados estuvieron concentrados en las localidades de Tres Arroyos, Colonia Barón y Relmó. Debido a que es una especie alógama

autoincompatible (Harter et al., 2004), los caracteres de ramificación, presencia de antocianas en el tallo y color de las semillas mostraron gran variabilidad entre los individuos de las poblaciones. Esta variación también podría aparecer como resultado de la frecuente hibridación con girasol (Casquero et al., 2013).

La observación periódica (> cuatro años) de los procesos invasivos más graves, en las localidades de Tres Arroyos (Buenos Aires) y Colonia Barón (La Pampa), confirmó el aumento del área invadida. Dado que en Colonia Barón conviven poblaciones ruderales de ANN y PET (Cantamutto et al., 2008), el flujo génico entre ellos y el cultivo podría haber facilitado la emergencia de rasgos para el comportamiento agrestal. Ello también podría ser un factor facilitador del proceso invasivo descrito en 2012 en la localidad de Relmó (La Pampa), donde también conviven poblaciones naturales de las dos especies. Los biotipos agrestales se encontraban invadiendo tres lotes de más de 100 ha, cultivados con girasol bajo situaciones diversas de manejo.

En América del Norte se considera que las formas agrestales de ANN evolucionaron a partir de poblaciones ruderales cercanas al girasol (Kane y Rieseberg, 2008). Dado que en la zona de Tres Arroyos no se registraron poblaciones ruderales, la invasión podría haberse iniciado a partir de diseminulos transportados por máquinas cosechadoras desde regiones invadidas con plantas ruderales (Ver capítulo 6). Debido a la presencia de grupos empresariales que producirían tanto en esta zona como en la localidad de Relmó (Propietario de establecimiento "Las Varillas", com. pers.), no podría descartarse a Relmó como posible origen de la población de Tres Arroyos. En el nuevo hábitat, la semilla podría haber ingresado acarreada por las máquinas agrícolas. A partir del foco inicial el crecimiento poblacional estuvo asociado a una alta frecuencia de girasol en el establecimiento (Casquero et al., 2013).

Debido a que se trata de una misma especie, ANN hibrida fácilmente con el girasol (Arias y Rieseberg, 1994, Ureta et al., 2008b). En América del Norte, la tasa de hibridación entre las formas cultivadas y ruderales alcanza un 42 % (Whitton et al., 1997) y los alelos del girasol persisten en frecuencias hasta 38 % en las poblaciones simpátricas (Linder et al., 1998). Aunque la hibridación interespecífica con el girasol es más compleja, algunas poblaciones

ruderales de PET también presentaron signos de hibridación e introgresión del girasol (Poverene et al., 2002).

El flujo génico entre el girasol y sus dos parientes presentes en la flora natural de Argentina se observó en toda el área de distribución, con una frecuencia de hibridación que pueden alcanzar el 18 % para ANN y 1,3 % en PET (Poverene et al., 2008; Ureta et al., 2008b). Las plantas F1 originadas a partir de la hibridación entre girasol y alguno de estas dos especies naturalizadas son vigorosas y fértiles, aunque producen menos inflorescencias que el taxa naturalizado y por lo tanto, menos semilla (Snow et al., 1998).

La problemática de las plantas VOL, emergidas de semilla no nacida o diseminada durante la cosecha, incluye a especies cultivadas tales como girasol, maíz, colza, trigo, poroto adzuki y lino, entre otros (Wall y Smith, 1999; Anderson y Soper, 2003; Kramer et al., 2010; Bushong et al., 2011; Marquardt et al., 2012; Krato y Petersen, 2012). El efecto negativo incluye no solo la competencia con el cultivo por recursos. En el caso del girasol, los VOL pueden actuar como intermediarios o “puente biológicos” entre el cultivo y las poblaciones espontáneas (Reagon y Snow, 2006). Esta función también se conoce en cultivos de colza, trigo y remolacha azucarera (Colbach et al., 2001; Arnaud et al., 2003; Anderson y Soper, 2003). A pesar de que los frutos de las plantas VOL podrían ser cosechados y aportar al rendimiento del cultivo, si pasan a formar parte del banco de semillas del suelo, podrían germinar, florecer y exponer al flujo génico a las poblaciones espontáneas.

Las plantas VOL fueron observados en 12 establecimientos, de los cuales más de la mitad se ubicaban en la provincia de Buenos Aires. Estas malezas no serían un serio problema debido a su escasa frecuencia en lotes de producción. Sin embargo, debido a que es frecuente observarlos en su forma ruderal en banquinas o caminos vecinales de la región Central Argentina (Poverene et al., 2002), podrían aportar genes de las formas cultivadas a los parientes silvestres. En ese supuesto, la introgresión de genes de tolerancia a herbicidas sería agroecológicamente alarmante (Ellstrand, 2003).

Las plantas de las poblaciones naturales de ANN pueden hibridar fácilmente con las líneas parentales androestériles durante la producción de semilla híbrida y comprometer así la pureza de la simiente (Cantamutto et al., 2007; Muller et al., 2009). Las plantas fuera de tipo de ese origen, serían fácilmente reconocidas por presentar una o más de las siguientes

características; centro del disco color rojo, antocianinas en tallo y pecíolos y androesterilidad (Poverene et al., 2002; Ureta et al., 2008b; Presotto et al., 2011). Al menos 14 de los casos con plantas CON, presentaban individuos con alguno de estos rasgos. En los restantes, las plantas CON mostraban centro de disco amarillo y no presentaban antocianinas en tallo y pecíolos, indicando que posiblemente eran descendientes de las líneas restauradoras de la fertilidad, utilizadas en la producción de semilla híbrida de girasol.

Si bien el grado de aparición de CON fue llamativo, la densidad de plantas fuera de tipo observada en la región Central Argentina estuvo debajo del nivel tolerado por la OECD (2012). Según estas normas, la semilla híbrida de girasol podría producir menos del 5 % de plantas fuera de tipo. De esta manera, la tolerancia legal admite hasta 2000 plantas fuera de tipo por ha, considerando que la densidad recomendada ronda 40000 pl ha<sup>-1</sup>. De acuerdo a datos propios (no publicados) una densidad de 0,3 CON m<sup>-2</sup>, que representa 4,2% de plantas fuera de tipo para una densidad de siembra de 71000 pl ha<sup>-1</sup>, podría disminuir hasta un 20 % la producción del girasol. Esta densidad está por debajo del valor máximo admitido en el comercio internacional de semillas híbridas de girasol (OECD, 2012).

El presente estudio alerta sobre el potencial problema asociado a la presencia de malezas de las especies *H. annuus*, *H. petiolaris* y sus formas intermedias que era subestimado por el sector científico-tecnológico agropecuario dos décadas atrás. Ni el sistema de laboreo, ni el cultivo antecesor se asociaron a la presencia de malezas de *H. annuus* y *H. petiolaris*. En la región Central Argentina, la aparición de poblaciones agrestales de *H. annuus* y *H. petiolaris* estuvo altamente asociadas al cultivo de girasol. La alta frecuencia de plantas fuera de tipo, adjudicadas a contaminantes de semillas, puso en evidencia defectos en los controles y sistemas de depuración de los lotes de producción de semilla híbrida. También podría adjudicarse a que la producción de semillas se habría realizado en regiones en las que existen poblaciones espontáneas de *Helianthus* anuales. La localización de más de 140 lotes invadidos con estas malezas en los cuatro años estudiados marca la elevada la capacidad invasiva de estos biotipos.

# **CAPÍTULO 3**

## **CARACTERIZACIÓN FENOTÍPICA DE POBLACIONES AGRESTALES DE *H. annuus* Y *H. petiolaris* DE ARGENTINA**



## INTRODUCCIÓN

El creciente interés en el estudio de las invasiones biológicas ha impulsado la revisión del léxico utilizado en la bibliografía especializada (Richardson et al., 2000). Se considera introducida a una planta no-nativa que ha ingresado a un área, atravesando una barrera geográfica como resultado de la actividad humana (Tabla 3.1). Algunas plantas introducidas son casuales, pues no forman poblaciones estables y su nueva ocurrencia depende de continuas re-introducciones. Las especies que son capaces de reproducirse en forma autónoma en el nuevo hábitat son conocidas como naturalizadas o espontáneas. Un subgrupo de las especies naturalizadas, que se dispersan más allá del área en el cual fueron introducidas, son consideradas invasoras. Previo a la etapa de incremento del área ocupada, una especie invasora debe pasar por las etapas de introducción, colonización y naturalización (Radosevich et al., 2003; Richardson y Pyšek, 2012).

Solo el 10 % de las especies trasladadas fuera de su hábitat nativo son efectivamente introducidas en nuevos hábitats, y solo el 10 % de ellas llega a naturalizarse (Williamson y Fitter, 1996). Entre el 50 y 80 % de las plantas invasoras alcanzan el estatus o denominación de maleza (Rejmánek, 2000; Richardson et al., 2000).

En el comienzo del proceso de domesticación, las plantas cultivadas eran indistinguibles de sus parientes silvestres. Con el desarrollo de la agricultura, la actividad humana seleccionó rasgos agronómicamente útiles para los sistemas productivos, dando por resultado plantas cultivadas que difieren de sus parientes silvestres (Harlan et al., 1973; Warwick y Stewart, 2005; Hancock, 2012). Entre los rasgos de domesticación más frecuentes se observa el mayor porte, fertilidad, velocidad de germinación, crecimiento determinado, indehiscencia y alta producción por unidad de superficie.

Tabla 3.1: Terminología utilizada para la clasificación de especies en los estudios de ecología invasiva de plantas (Adaptado de Richardson et al., 2000; Pyšek et al., 2004; Gressel, 2005; Booth et al., 2003).

Término	Sinónimos	Definición
Población		Grupo de individuos de la misma especie que comparten tiempo y espacio
Biotipo		Grupo de individuos con similar estructura genética pero responden al ambiente de manera distinta a otros grupos de la misma especie
Nativas	Indígenas	Originada en un área dada o llegada a ella sin intervención humana
No-nativas	Exóticas Aliens No-nativas No-indígenas	Su presencia en un área determinada está dada por su introducción, accidental o intencional, como resultado de la actividad humana. También se la denomina
Casuales	Subespontáneas Efímeras Ocasionales	No-nativas que pueden florecer, ocasionalmente reproducirse, pero no pueden formar poblaciones auto-sostenidas
Naturalizadas	Espontáneas Establecidas	No-nativas capaces de mantener una población por al menos 10 años sin intervención humana directa.
Invasoras		Naturalizadas capaces de producir descendencia a distancias considerables de sus parentales, por lo tanto tienen la capacidad de dispersarse
Malezas	Nocivas Problemáticas Perjudiciales	Plantas que crecen en sitios no deseados y tienen impacto económico y/o ambiental
Agrestales	Segetal	Maleza de tierra agrícola
Ruderales		Maleza de tierras no cultivadas. Se encuentran en lugares abandonados, así como bordes de caminos, canales, vías férreas, basurales
Feral	Dedomesticado	Planta que han perdido parcial o totalmente rasgos de domesticación, surgida a partir de plantas domesticadas, con capacidad de perpetuarse sin ayuda humana directa
Endoferal		Planta feral surgida a partir de mutaciones espontáneas de parientes domesticados
Exoferal		Planta feral surgida a partir de cruzamiento entre los cultivos y los parientes que crecen en forma natural

Algunas plantas domesticadas recobran la capacidad de reproducirse en estado silvestre, por un proceso evolutivo denominado feralidad. A diferencia de las cultivadas, las plantas ferales son capaces de reproducirse en forma autónoma, sin depender de prácticas agrícolas (Gressel, 2005). Pueden distinguirse dos caminos por los cuales una especie puede evolucionar hacia la feralidad: a través de la “endoferalidad”, donde la especie se dedomestica debido a la aparición de mutaciones espontáneas, o a través de la “exoferalidad”, donde los parientes de la flora natural contribuyen con genes que facilitan la adaptación al ambiente en el que se reproducen sin ayuda humana directa.

Existen múltiples formas de definir el término “maleza” (Baker, 1965 y 1974; Harlan y de Wet, 1965; Grime y Hunt, 1975; Grime, 1977; Booth et al., 2003). Se reconoce como malezas a aquellas plantas perjudiciales o indeseables en determinado lugar y en cierto tiempo (Marzocca et al., 1976). Las malezas que ocurren dentro de los cultivos en tierras agrícolas son denominadas agrestales, mientras que las que se encuentran en espacios abandonados, como bordes de caminos, vías férreas, canales, reciben la denominación de ruderales (Holzner, 1978; Warwick y Stewart, 2005). Especies o poblaciones que no ocupan hábitats disturbados son consideradas silvestres o “no-malezas”.

Se ha sugerido que la competencia, el estrés y el disturbio son determinantes de la vegetación herbácea. Según su importancia relativa de cada uno de ellos, es posible distinguir tres tipos de estrategias reproductivas (Grime, 1974). La “estrategia competitiva” incluye aquellos atributos que mejoran la captura y utilización de recursos, tales como elevada área foliar. Esta estrategia generalmente se observa en especies invasoras que ocupan extensas áreas desplazando a otras. Las especies con “estrategia de tolerancia a estrés” en general poseen baja tasa de crecimiento y estatura, mientras que las que poseen “estrategia ruderal” tienen la capacidad de establecerse y crecer rápidamente, así también como priorizar la producción de semillas a expensas del crecimiento vegetativo.

Comparando especies cultivadas y malezas de un mismo género, Baker (1965 y 1974) discutió varios caracteres asociados a las malezas (Tabla 3.2). Una especie dada, con presencia de solo algunos de estos caracteres, es poco probable que se convierta en una maleza exitosa. Por el contrario, cuanto más de estos caracteres presenta, aumentan las probabilidades de que resulte una maleza exitosa.

Las malezas constituyen una de las adversidades bióticas más complejas de la agricultura que han evolucionado a partir de fuerzas selectivas, para evitar ser eliminadas por el hombre (Vigueira et al., 2013). La proporción de especies vegetales que pueden ser malezas es muy elevada, estimada en un 10 % de las 260000 especies de plantas vasculares son potencialmente invasoras (Rejmánek, 2000). El entendimiento de cómo y por qué ciertos rasgos biológicos promueven la invasividad, sería una importante herramienta para aplicar en técnicas de prevención y erradicación.

Algunos caracteres fenotípicos que pueden diferenciar a poblaciones agrestales y ruderales son la tasa de germinación, tiempo térmico a floración y respuesta a herbicidas (Hermanutz y Weaver, 1991 y 1994), aunque estos parámetros pueden ser inconsistentes (Hermanutz, 1991). Rendón y Núñez-Farfán (2000) encontraron diferencias en el crecimiento, fenología y destino de la biomasa entre poblaciones agrestales y ruderales de malva cimarrona (*Anoda cristata*). En general, las plantas de poblaciones agrestales crecieron más rápido, se reprodujeron antes y destinaron mayor biomasa a la reproducción (semillas más grandes) que los ruderales. Los estudios sobre los caracteres fenotípicos, asociados al éxito de algunas especies para invadir tierras agrícolas, son escasos y de resultados no conclusivos.

Las invasoras-exitosas del Mediterráneo cuentan con hojas grandes, largo período de floración, dispersión anemófila o por vertebrados y floración estival (Lloret et al., 2005). En ellas prevalece la reproducción vegetativa, mientras que la presencia de estructuras de defensa y toxicidad no es indispensable. Baker (1965) encontró que los biotipos maleza de los géneros *Eupatorium* y *Ageratum* fueron más precoces que los biotipos silvestres. Entre más de 19000 especies de EE.UU., Sutherland (2004) encontró que las consideradas malezas fueron mayormente plantas herbáceas, anuales o bianuales, autocompatibles e intolerantes al sombreado. Las plantas malezas no se diferenciaron de las silvestres en el tipo de sexualidad, ni en la dependencia del proceso de polinización.

Dos especies anuales del género *Helianthus*; *H. annuus* (ANN) y *H. petiolaris* (PET), están naturalizadas en Argentina (Poverene et al., 2002). En el centro de origen el taxa agrestal de ANN ha sido identificado como maleza nociva en más de 20 cultivos (Tabla 1.2). Aunque PET se comporta como maleza en más de 40 estados de Norteamérica (USDA, 2014), en Argentina no era considerada una maleza (Poverene et al., 2002). Sin embargo, en los

últimos años esta especie también se la ha encontrado interfiriendo cultivos en Argentina (Belmonte et al., 2007).

Ambas especies se encuentran distribuidas en la parte Central Argentina, en un área que se superpone en un 50 % con la del cultivo de girasol (Poverene et al., 2004). A pesar de la gran habilidad competitiva que presenta el girasol, las malezas pueden disminuir su rendimiento e interferir en el proceso de cosecha (Blamey et al., 1997). Las malezas también disminuyen la calidad comercial e industrial del cultivo, cuando sus órganos reproductivos aparecen como cuerpos extraños de los granos cosechados (Booth et al., 2003).

La caracterización biológica, ecológica y de los condicionantes geográficos de las especies invasoras es una herramienta útil para estimar las áreas y ecosistemas susceptibles de ser invadidos (Pheloung et al., 1999). La detección temprana de procesos invasivos de plantas puede facilitar la erradicación anticipada de la especie y evitar la aplicación de estrategias defensivas, que en general son económicamente desfavorables (Rejmánek y Pitcairn, 2002). La detección temprana, también maximiza el control a largo plazo y minimiza el impacto sobre el medioambiente (Lass et al., 2005). A pesar de reconocerse la importancia de la caracterización biológica de las malezas, los estudios realizados con el objetivo de encontrar caracteres o atributos que distingan a todas las especies invasoras no han sido conclusivos (Rejmánek y Richardson, 1996).

Más de la mitad de los 139 casos estudiados en La Pampa (59 %), Buenos Aires (34 %), Córdoba, San Luis, Río Negro (7 %) presentaron plantas agrestales de ANN, híbridos entre biotipos o voluntarios del girasol. El resto de los casos estuvieron constituidos por PET (Capítulo 2). Los biotipos agrestales de especies anuales del género *Helianthus* de Argentina pueden afectar el rendimiento y la calidad del girasol. Si se detectaran rasgos fenotípicos distintivos de los biotipos agrestales podría actuarse con mayor certeza para limitar su difusión.

Tabla 3.2: Características de la maleza de ciclo anual "ideal". Adaptado de Baker (1965 y 1974).

---

Capacidad de germinar en un amplio rango de condiciones

Germinación escalonada y semillas longevas

Rápido crecimiento entre la fase vegetativa-reproductiva

Producción de semilla continua, mientras las condiciones de crecimiento lo permitan

Autocompatibilidad, pero no completa autogamia o apomixis

Alógamas con polinizadores no-específicos

Gran producción de semillas bajo condiciones ambientales favorables

Producción de semillas en un amplio rango de condiciones ambientales: plasticidad y tolerancia

Capacidad de dispersarse a corta y largas distancias

Capacidad de desplazar a otras especies por mecanismos especiales; crecimiento en roseta, producción de aleloquímicos, crecimiento explosivo

---

## **HIPÓTESIS**

Las poblaciones agrestales de *H. annuus* y *H. petiolaris* de Argentina se diferencian de las ruderales por rasgos fenotípicos.

## **OBJETIVOS**

Caracterizar fenotípicamente plantas agrestales y ruderales de *H. annuus* y *H. petiolaris* halladas en condiciones naturales de la región Central Argentina.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se caracterizó en el campo experimental a plantas agrestales de las dos especies invasoras de Argentina; ANN y PET, a partir de semilla recolectada bajo condiciones naturales. La observación fue realizada en un jardín común en el departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur (UNS), (38°41'46"S, 62°14'55"O), durante tres ciclos estivales, incluyendo los años 2010 a 2012. Como controles se cultivó la progenie de plantas de poblaciones ruderales de las dos especies anuales.

El estudio constó de 18 poblaciones naturales de PET (11 agrestales y 7 ruderales) y 13 ANN (3 agrestales y 10 ruderales) (Tabla 3.3 y 3.4). Las poblaciones fueron colectadas en 23 viajes de relevamiento en la región Central Argentina (Capítulo 2). Se consideró agrestal a aquellas poblaciones o plantas que se encontraron dentro de un cultivo. Las plantas que estaban fuera del cultivo, en bordes de caminos, alambrados y banquetas no cultivadas, fueron consideradas ruderales.

Las poblaciones fueron sembradas en bandejas multicelda con sustrato comercial Growmix (Multipro) y criadas en invernáculo con luz natural, riego diario y a temperatura de 20-25 °C. En el estado de cuatro hojas verdaderas (V4; Schneiter y Miller, 1981), en el mes de Noviembre, las plantas fueron trasplantadas al campo experimental, bajo un marco de plantación de 0,3 x 2 m.

En el estadio R6, la progenie (n = 10) de las poblaciones naturales (n = 31) fue caracterizada mediante 20 rasgos métricos y 11 categóricos (Tabla 3.3). Se siguió la fenología considerando las fechas de los estadios R1, R6 en primer capítulo desarrollado y R9 en

último capítulo desarrollado (fin de floración). Con la finalidad de evitar predación por aves, en R6 se tapó con bolsas de malla de poliacrilamida un conjunto representativo de capítulos ( $n > 10$ ) de cada progenie.

En el estadio R9, los capítulos fueron cosechados y secados al aire en condiciones de laboratorio. Se determinó el diámetro del capítulo, número, peso y biomasa de las semillas. El número de semillas por planta se estimó considerando el número de semillas/capítulo y el número de capítulos/planta. La biomasa de semilla se obtuvo, en cada capítulo, como cociente entre el número de achenios y peso de los mismos.

Tabla 3.3: Poblaciones naturales utilizadas para la caracterización de biotipos agrestales de *Helianthus annuus* de Argentina.

Acrónimo	Origen <sup>1</sup>	Departamento/ Partido	Hábitat	Tamaño Poblacional (n)	Área Ocupada (ha)	Año de primer registro
<b><i>H. annuus</i> AGRESTAL</b>						
BAR-A	Colonia Barón (LP)	Quemú Quemú	Cultivo de girasol	10 <sup>6</sup>	50-100	2000
REL-A	Relmó (LP)	Quemú Quemú	Cultivo de girasol	> 10 <sup>5</sup>	50-100	2012
BRW-A	Tres Arroyos (BAI)	Tres Arroyos	Cultivo de girasol	10 <sup>6</sup>	50-100	2009
<b><i>H. annuus</i> RUDERAL</b>						
BAR-R	Colonia Barón (LP)	Quemú Quemú	Camino de tierra	10 <sup>3</sup> -10 <sup>4</sup>	0,5	2000
REL-1	Relmó (LP)	Quemú Quemú	Próximas a lote invadido por REL-A	10 <sup>2</sup> -10 <sup>3</sup>	0,2	2012
REL-2	Relmó (LP)	Quemú Quemú	Población cercana a REL-1	10 <sup>2</sup> -10 <sup>3</sup>	1,5 x 10 <sup>-2</sup>	2012
PUM-R	Puán (BAI)	Puán	Lindera a canal de desagüe de Maltería Puán	10 <sup>3</sup> -10 <sup>4</sup>	1,5	2000
UNS-1	UNS (BAI)	Bahía Blanca	Debajo de arboleda	< 10	Aisladas	2010
UNS-2	UNS (BAI)	Bahía Blanca	Debajo de arboleda	< 10	Aisladas	2010
TOL-R	Toledo (COR)	Santa María	Banquina sin cultivar	10-10 <sup>2</sup>	1,5 x 10 <sup>-2</sup>	2010
RCU-R	Río Cuarto (COR)	Río Cuarto	Lindera al Aeroclub	10 <sup>6</sup>	200	2000
DIA-R	Diamante (EE)	Diamante	Barranca del río	> 10 <sup>4</sup>	10	2000
MAG-R	Media Agua (SJ)	Sarmiento	Cercana a cortina de álamos en área de riego por inundación	> 10 <sup>4</sup>	40	2000

<sup>1</sup>LP= La Pampa, BAI= Buenos Aires, SL= San Luis, COR= Córdoba, EE= Entre Ríos, SJ= San Juan

Tabla 3.4: Poblaciones naturales utilizadas para la caracterización de biotipos agrestales de *Helianthus petiolaris* de Argentina

Acrónimo	Origen <sup>1</sup>	Departamento/ Partido	Hábitat	Tamaño Poblacional (n)	Área Ocupada (ha)	Año de primer registro
<b><i>H. petiolaris</i> AGRESTAL</b>						
LON-A	Lonquimay (LP)	Catriló	Campo natural intensamente invadido	10 <sup>6</sup>	50-100	2010
FOR-A	Catriló (LP)	Quemú Quemú	Monte forestal Dos años de seguimiento	10 <sup>6</sup>	50-100	2010
SOJ-A	Catriló (LP)	Catriló	Cultivo de soja	< 10	Aisladas	2010
RIV-A	Rivera (LP)	Adolfo Alsina	Banquina cultivada con girasol	10 <sup>2</sup> -10 <sup>3</sup>	< 10	2010
ANG-A	Anguil (LP)	Capital	Cultivo de girasol	10 <sup>2</sup> -10 <sup>4</sup>	< 10	2011
CER-A	Cereales (LP)	Atreucó	Cultivo de girasol recientemente cosechado	10 <sup>3</sup> -10 <sup>4</sup>	50-100	2012
MAC-A	Macachín (LP)	Atreucó	Cultivo de girasol	10 <sup>3</sup> -10 <sup>4</sup>	10-50	2012
LIN-A	Macachín (LP)	Atreucó	Cultivo de girasol severamente invadido.	10 <sup>6</sup>	50-100	2012
VER-A	Vertiz (LP)	Chapaleufú	Cultivo de girasol	10 <sup>2</sup> -10 <sup>3</sup>	50-100	2011
CON-A	Villa Mercedes (SL)	General Pedermera	Cultivo de girasol confitero	10 <sup>2</sup> -10 <sup>3</sup>	50-100	2011
NAT-A	Arizona (SL)	Gobernador Dupuy	Rastrojo de maíz del año anterior	10 <sup>2</sup> -10 <sup>3</sup>	50-100	2011
<b><i>H. petiolaris</i> RUDERAL</b>						
SRO-R	Santa Rosa (LP)	Capital	Banquina relativamente aislada de lotes de girasol	> 10 <sup>5</sup>	100	2000
LUI-R	Ing. Luiggi (LP)	Realicó	Linderas a un cultivo de girasol	> 10 <sup>5</sup>	200	2002
MAC-R	Macachín (LP)	Atreucó	Próximas a lote invadido por MAC-A	10 <sup>2</sup>	3 x 10 <sup>-2</sup>	2012
CER-R	Cereales (LP)	Atreucó	Próximas a lote invadido por CER-A	10 <sup>2</sup>	3 x 10 <sup>-2</sup>	2012
ANG-R	Anguil (LP)	Capital	Próximas a lote invadido por ANG-A	10 <sup>2</sup>	3 x 10 <sup>-2</sup>	2011
CUE-R	Cuero de Zorro (BAI)	Trenque Lauquen	Borde de camino de tierra, introgresión de cultivo	10 <sup>4</sup>	1,5	2002
UNS-P	UNS (BAI)	Bahía Blanca	Debajo de arboleda	< 10	Aisladas	2010

<sup>1</sup>LP= La Pampa, BA= Buenos Aires, SL= San Luis

Tabla 3.5: Descriptores utilizados para la caracterización de la progenie de poblaciones agrestales del género *Helianthus*, cultivadas en un jardín común.

Sigla	Descriptores	Procedencia	Tipo	Detalle
<b>Caracteres de la planta</b>				
PUBT	Pubescencia	M	Catagórico	Presencia o ausencia de pelos en el tallo a madurez fisiológica
RAMI	Ramificación	A y M	Catagórico	Según ubicación en la planta: SIN: sin ramificación; BS: solo en la base; AP: solo en la parte superior; T: en toda la planta
ALTU	Altura	A y M	Métrico	Altura de la planta (cm) en madurez fisiológica
DIAT	Diámetro de tallo	M	Métrico	Diámetro de tallo (cm) en la mitad del mismo, en madurez fisiológica
CPRI	Capítulo principal	A	Catagórico	Presencia o ausencia de algún capítulo con dominancia sobre el resto
NCAP	Número de capítulos	A	Métrico	Producto entre el número total de ramificaciones por planta y el número promedio de capítulos por ramificación, a madurez fisiológica
ANTO	Antocianina	A	Catagórico	Nivel de pigmentación rojiza en tallo y pecíolos, característica de las antocianinas. Rango de 0 a 5, intensidad creciente
<b>Caracteres de la hoja</b>				
NHOJ	Número	M	Métrico	Número total de hojas presentes en el tallo principal
AHOJ	Ancho	M	Métrico	Ancho mayor de la hoja (cm).
LHOJ	Largo	A	Métrico	Largo de la hoja (cm).
LPEC	Largo del pecíolo	A	Métrico	Largo del pecíolo de la hoja (cm).
BHOJ	Forma de la base	A	Catagórico	Según forma de la base: cuneadas o cordadas
FHOJ	Forma de la hoja	A y M	Catagórico	Según forma de la hoja: oblonga, lanceolada, triangular, cordiforme, redondeada
SHOJ	Superficie	A y M	Catagórico	Según tipo de superficie: lisa: lamina sin ondulaciones; poco encrespada: lamina con suaves ondulaciones; muy encrespada: lamina con fuertes ondulaciones
MHOJ	Margen de la hoja	A y M	Catagórico	Según margen: Liso, débilmente aserrado o muy aserrado

Continuación tabla 3.5

Sigla	Descriptores	Procedencia	Tipo	Detalle
<b>Caracteres de la inflorescencia</b>				
NLIG	Número de flores liguladas	A	Métrico	Número de flores liguladas presentes
ALIG	Ancho de flor ligulada	A	Métrico	Ancho mayor de las flores liguladas (cm)
LLIG	Largo de flor ligulada	A	Métrico	Largo de las flores liguladas (cm)
NFIL	Número de filarias	A	Métrico	Número de brácteas o filarias situadas en el dorso del capítulo
PFIL	Punta de filarias	A	Categórico	Según forma de la punta de las filarias en: agudas o acuminadas
LFIL	Largo de filarias	A	Métrico	Largo de las filarias (cm)
AFIL	Ancho de filarias	A	Métrico	Ancho basal de las filarias (cm)
DIAC	Diámetro de capítulo	M	Métrico	Diámetro del capítulo (cm)
CDIS	Color del disco	A	Categórico	Según color de la corola de las flores: amarillo o rojo
PELO	Pelos blancos en el capítulo	A	Categórico	Presencia o ausencia de pilosidad blanca en el centro del capítulo
SEMC	Semillas por capítulo		Métrico	Número de semillas producidas por capítulo (n).
SEMP	Semillas por planta		Métrico	Número de semillas producidas por planta (n). Obtenido a partir de SECAP y NUCAP.
BIOM	Biomasa de semilla		Métrico	Biomasa de las semillas (mg). Obtenida a partir del peso y el número de semillas.
<b>Caracteres fenológicos</b>				
DDS1	Días a R1	M	Métrico	Días en alcanzar el estadio reproductivo R1 (inicio de floración)
DDS6	Días a R6	M	Métrico	Días en alcanzar el estadio reproductivo R6 (fin de floración)
FINF	Días en finalizar la floración	M	Métrico	Días en alcanzar el estadio reproductivo R9 por el último capítulo desarrollado
<b>M:</b> descriptores utilizados por el Banco Activo de Germoplasma del INTA Manfredi.				
<b>A:</b> descriptores utilizados por el GRIN-Germplasm Resources Information Network (2012).				

Se utilizó un diseño completamente aleatorizado. Los datos fueron analizados mediante análisis de componentes principales (ACP), dendograma de agrupamiento basado en la distancia de Gower y ANOVA, utilizando como fuente de variación los años de evaluación y los grupos de poblaciones de cada especie (agrestal vs ruderal). Las medias fueron comparadas con el test de Fisher ( $p < 0,05$ ), utilizando el programa estadístico InfoStat (2013).

El estudio comprendió la caracterización de la progenie de plantas agrestales y ruderales de cinco ambientes; Relmó, Anguil, Colonia Barón, Cereales y Macachín (Tablas 3.3 y 3.4). En estos casos (dos ANN y tres PET) se realizaron comparaciones independientes.

## RESULTADOS

El ACP puso de manifiesto las marcadas diferencias fenotípicas entre las dos especies anuales del género *Helianthus* de la flora natural de Argentina. Los dos primeros autovectores, que explicaron más del 80 % de la variabilidad medida, separaron claramente a las dos especies invasoras (Figura 3.1). En general, ANN desarrolló plantas con mayor altura y diámetro de tallo. Las hojas, de mayor tamaño, eran principalmente cordiformes, mientras que en PET prevaleció la forma lanceolada. PET presentó plantas más ramificadas, con mayor número de capítulos por planta y de menor tamaño. También presentó pubescencia blanquecina en las paleas del centro del capítulo y pubescencia en el tallo a la madurez. Esta especie alcanzó el estado reproductivo con anterioridad a ANN, sin embargo el período de floración fue prolongado y finalizó la floración luego que ANN.

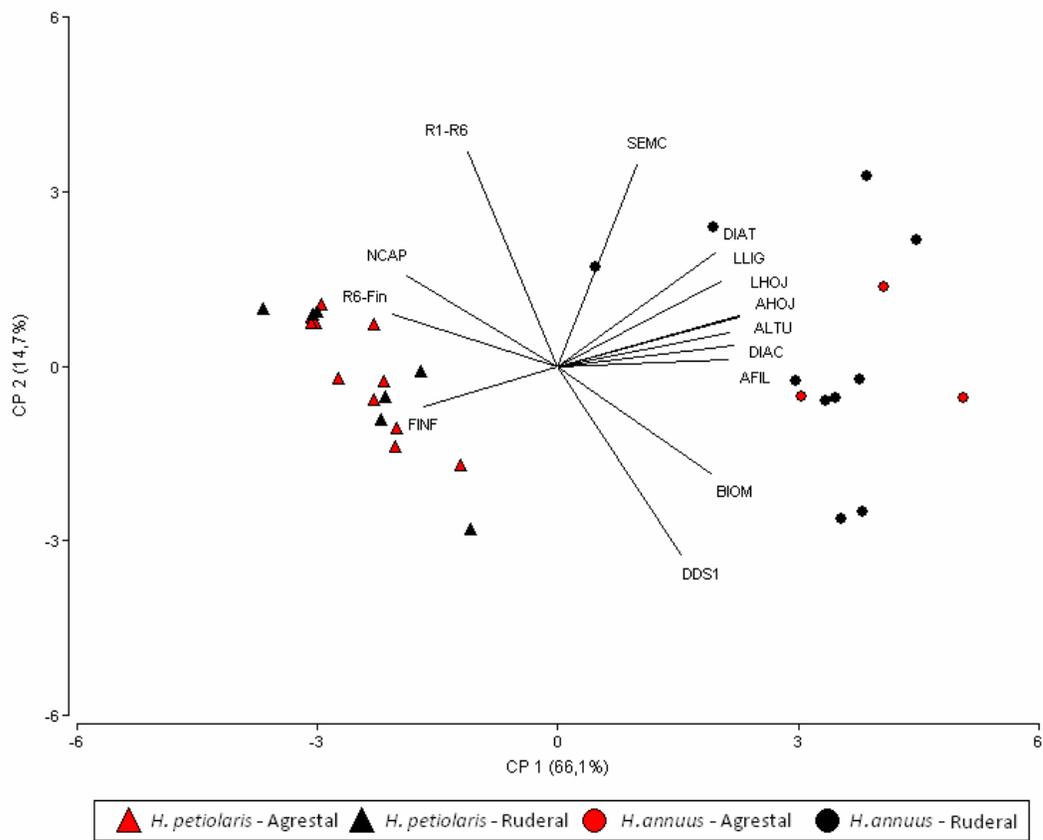
### ***Helianthus annuus***

El ACP de los rasgos morfológicos de las poblaciones estudiadas en el jardín común, con 62,2% de la varianza retenida en los dos primeros autovectores, no diferenció la progenie de las poblaciones agrestales de las ruderales de ANN (Figura 3.2). Solamente se observó en el cuadrante inferior derecho que dos poblaciones ruderales no mostraron similitud a las poblaciones agrestales de la especie. Estas poblaciones, DIA-R y MAG-R, alcanzaron el estadio reproductivo visible (R1) antes que las demás, mientras que los demás estadios fenológicos tuvieron mayor duración, al igual que el total del ciclo de vida. También se observó un mayor número de capítulos por planta, menor ancho de la filaria y menor biomasa de semilla. En los demás cuadrantes del biplot del ACP, se posicionaron en forma conjunta la progenie de las poblaciones agrestales con el de las ruderales.

### ***Helianthus petiolaris***

El biplot del ACP, con los dos primeros autovectores que retuvo el 65,9% de la varianza, mostró que la progenie de las poblaciones agrestales se disponían en los cuatro cuadrantes de la figura, sin diferenciarse de la progenie de las poblaciones ruderales (Figura 3.3).

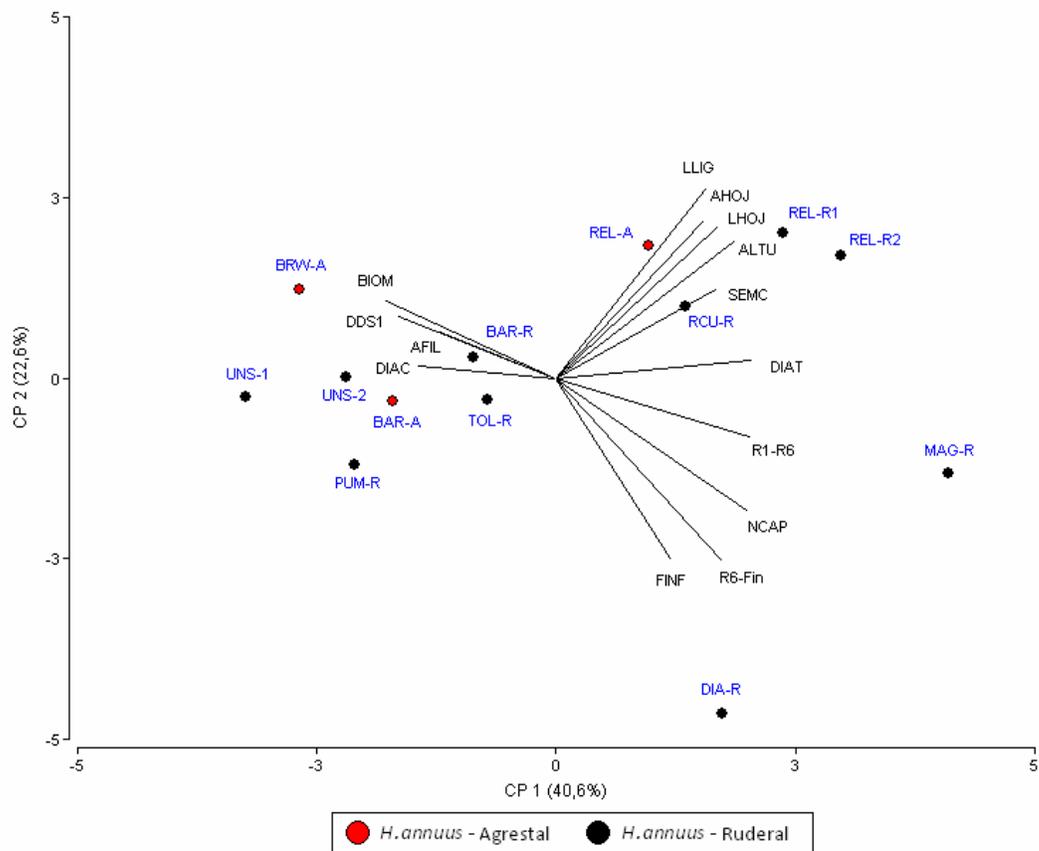
Figura 3.1: Análisis de componentes principales de los rasgos morfológicos de la progenie de poblaciones naturales de *Helianthus annuus* y *H. petiolaris*.



ALTU: altura de planta (cm); DIAT: Diámetro del tallo (cm); LHOJ: Largo de hoja (cm); AHOJ: ancho de hoja (cm); NCAP: número de capítulos (n); SEMC: Semillas por capítulo (n); BIOM: Biomasa de semilla (mg); LLIG: largo de flor ligulada (mm); AFIL: ancho de filaria (mm); DIAC: diámetro de capítulo (cm); DDS1: Días en alcanzar el estadio reproductivo R1; FINF: Días en finalizar la floración; R1-R6: Días desde estado reproductivo R1 y R6; R6-Fin: Días desde estado reproductivo R6 y fin de la floración.



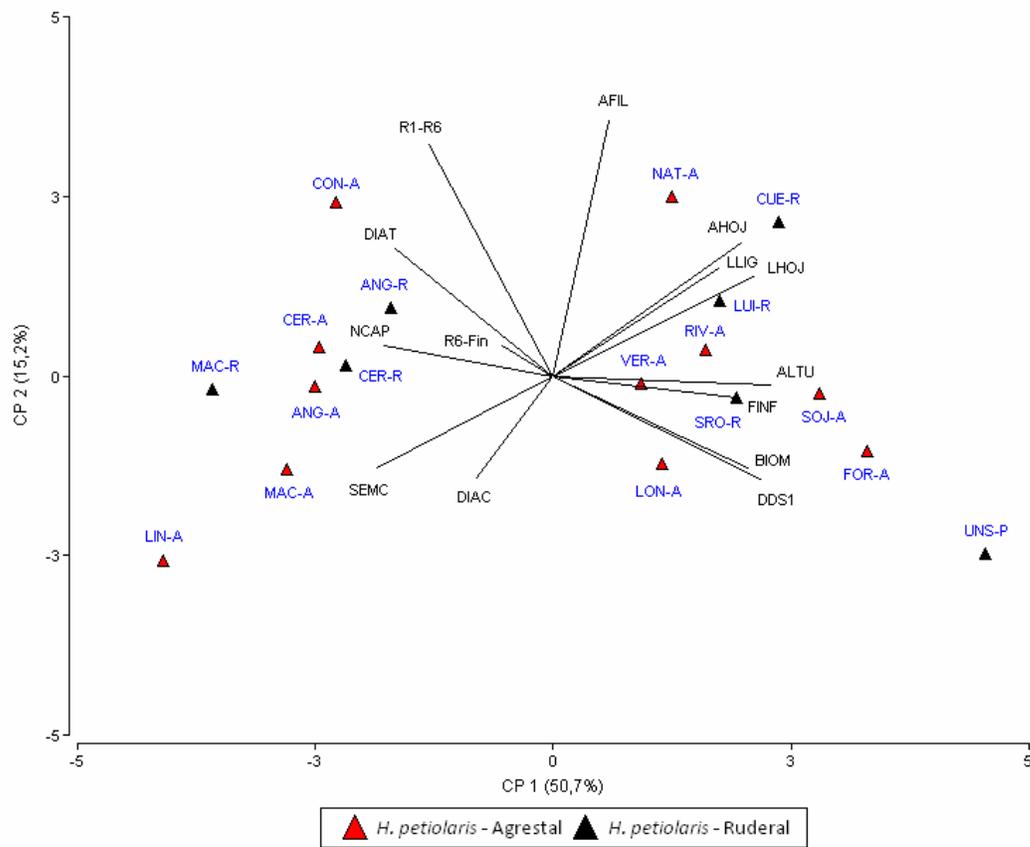
Figura 3.2: Análisis de componentes principales de los rasgos morfológicos de la progenie de poblaciones naturales de *Helianthus annuus*.



ALTU: altura de planta (cm); DIAT: Diámetro del tallo (cm); LHOJ: Largo de hoja (cm); AHOJ: ancho de hoja (cm); NCAP: número de capítulos (n); SEMC: Semillas por capítulo (n); BIOM: Biomasa de semilla (mg); LLIG: largo de flor ligulada (mm); AFIL: ancho de filaria (mm); DIAC: diámetro de capítulo (cm); DDS1: Días en alcanzar el estadio reproductivo R1; FINF: Días en finalizar la floración; R1-R6: Días desde estado reproductivo R1 y R6; R6-Fin: Días desde estado reproductivo R6 y fin de la floración.



Figura 3.3: Análisis de componentes principales de los rasgos morfológicos de la progenie de poblaciones naturales de *Helianthus petiolaris*.



ALTU: altura de planta (cm); DIAT: Diámetro del tallo (cm); LHOJ: Largo de hoja (cm); AHOJ: ancho de hoja (cm); NCAP: número de capítulos (n); SEMC: Semillas por capítulo (n); BIOM: Biomasa de semilla (mg); LLIG: largo de flor ligulada (mm); AFIL: ancho de filaria (mm); DIAC: diámetro de capítulo (cm); DDS1: Días en alcanzar el estadio reproductivo R1; ; FINF: Días en finalizar la floración; R1-R6: Días desde estado reproductivo R1 y R6; R6-Fin: Días desde estado reproductivo R6 y fin de la floración.



### **Agrestales vs ruderales**

La progenie de las poblaciones agrestales de ANN se diferenció en más de la mitad de los parámetros fenotípicos observados en el jardín común (Tabla 3.6). Solamente la biomasa de la semilla y el ancho de las filarias de la progenie de las poblaciones agrestales superaron al de las ruderales en forma altamente significativa. En el resto de los componentes morfológicos con diferencias estadísticas, la progenie de las poblaciones agrestales tuvo parámetros más reducidos, destacándose la baja generación de capítulos y semillas por planta, que fue inferior a la mitad del medido en la progenie de las poblaciones ruderales. Todos los subcomponentes de la duración del ciclo de vida de la progenie de las poblaciones agrestales tuvieron menor duración, destacándose el marcado acortamiento (> 40 %) del período entre fin de la floración del primer capítulo y de la planta en su conjunto.

En solo ocho de los 23 rasgos fenotípicos observados en el jardín común, la progenie de las poblaciones agrestales de PET se diferenció de las ruderales, aunque con diferencias relativas menores al 20 % (Tabla 3.7). No se observaron diferencias en los parámetros reproductivos entre los dos orígenes, mientras que si se hallaron en el ancho de la hoja, ancho y largo de la filaria, y presencia de antocianinas. El ciclo de vida de la progenie de las poblaciones agrestales no se distinguió del de las ruderales. Si bien la progenie de las poblaciones agrestales demoraron cuatro días más que las ruderales en mostrar evidencias de inducción reproductiva, las fases fenológicas hasta alcanzar el estadio R6 fueron más cortas y en consecuencia no se observaron cambios en el total del ciclo de vida.

En el ciclo 2011/2012, en la progenie de una población agrestal de PET recolectada dentro de un girasol confitero en Villa Mercedes, se observaron dos individuos fuera de tipo, con rasgos de hibridación interespecífica. Las plantas fuera de tipo alcanzaron una altura de 120 mm, con diámetro de tallo > 20 mm. Poseían hojas de forma triangular y base cuneada, superficie poco encrespada y margen débilmente aserrado. Ambas plantas presentaron discos de centro rojo y con pubescencia, y una de ellas tenía la punta de las filarias intermedia, entre aguda u acuminada. En promedio, alcanzaron el estadio R1 a los 65 días y el estadio R6 24 días después. Finalizaron la floración en 171 días en promedio.

### **Agrestales y ruderales de un mismo ambiente**

Ninguno de los caracteres fenotípicos estudiados diferenció de manera consistente a las poblaciones agrestales de las ruderales en cinco ambientes analizados (datos no mostrados). El dendograma de agrupamiento de los casos de ANN (Figura 3.4) y de PET (Figura 3.5) mostró que las progenies de las poblaciones agrestales y ruderales de un mismo sitio presentaban alta similitud y tendieron a formar clusters separados de otras poblaciones agrestales y ruderales localizadas en lugares diferentes.

Tabla 3.6: Caracteres métricos de la progenie de poblaciones naturales de *Helianthus annuus* (Tabla 3.1). Observaciones realizadas en tres años (n = 10) de ensayo en un jardín común en el Departamento de Agronomía (UNS).

Carácter	Agrestal	Ruderal	ANOVA
Altura de la planta (cm)	175	183	ns
Diámetro del tallo (mm)	19	20	ns
Hojas por planta (n)	22	26	**
Ancho de la hoja (mm)	195	197	ns
Largo de la hoja (mm)	214	224	ns
Largo del peciolo (mm)	167	151	*
Antocianinas (0-5)	2	2	ns
Flores liguladas (n capítulo <sup>-1</sup> )	26	25	ns
Ancho de flor ligulada (mm)	12	13	ns
Largo de flor ligulada (mm)	40	41	ns
Filarias (n capítulo <sup>-1</sup> )	34	33	ns
Largo de filaria (mm)	23	20	*
Ancho de filaria (mm)	10	8	**
Capítulos (n pl <sup>-1</sup> )	43	102	**
Diámetro capítulo (mm)	46	45	ns
Semillas (n capítulo <sup>-1</sup> )	290	272	ns
Semillas (n pl <sup>-1</sup> )	14988	30468	**
Biomasa de la semilla (mg)	34	19	**
Días a R1	94	103	**
Días a R6	110	121	**
Días a fin de floración	138	173	**
Días entre R1-R6	16	18	**
Días entre R6-Fin floración	27	52	**

Tabla 3.7: Caracteres métricos de la progenie de poblaciones naturales de *Helianthus petiolaris* (Tabla 3.3). Observaciones realizadas en tres años (n = 10) de ensayo en un jardín común en el Departamento de Agronomía (UNS).

Carácter	Agrestal	Ruderal	ANOVA
Altura de la planta (cm)	96	96	ns
Diámetro del tallo (mm)	1	1	ns
Hojas por planta (n)	17	16	ns
Ancho de la hoja (mm)	54	57	*
Largo de la hoja (mm)	85	87	ns
Largo del peciolo (mm)	87	85	ns
Antocianinas (0-5)	2	1	*
Flores liguladas (n capítulo <sup>-1</sup> )	21	22	ns
Ancho de flor ligulada (mm)	12	11	**
Largo de flor ligulada (mm)	31	30	ns
Filarias (n capítulo <sup>-1</sup> )	33	33	ns
Largo de filaria (mm)	13	12	**
Ancho de filaria (mm)	4	5	**
Capítulos (n pl <sup>-1</sup> )	24	25	ns
Diámetro capítulo (mm)	33314	29955	ns
Semillas (n capítulo <sup>-1</sup> )	149	142	ns
Semillas (n pl <sup>-1</sup> )	9	9	ns
Biomasa de la semilla (mg)	207	201	ns
Días a R1	87	83	**
Días a R6	106	105	ns
Días a fin de floración	195	196	ns
Días entre R1-R6	19	21	**
Días entre R6-Fin floración	89	91	**

Figura 3.4: Dendograma de agrupamiento de la progenie de poblaciones agrestales y ruderales de *Helianthus annuus* utilizando 14 caracteres métricos y 7 caracteres categóricos medidos en un jardín común, basado en la distancia de Gower. Las circunferencias indican cercanía entre poblaciones agrestales y ruderales de mismo ambiente.

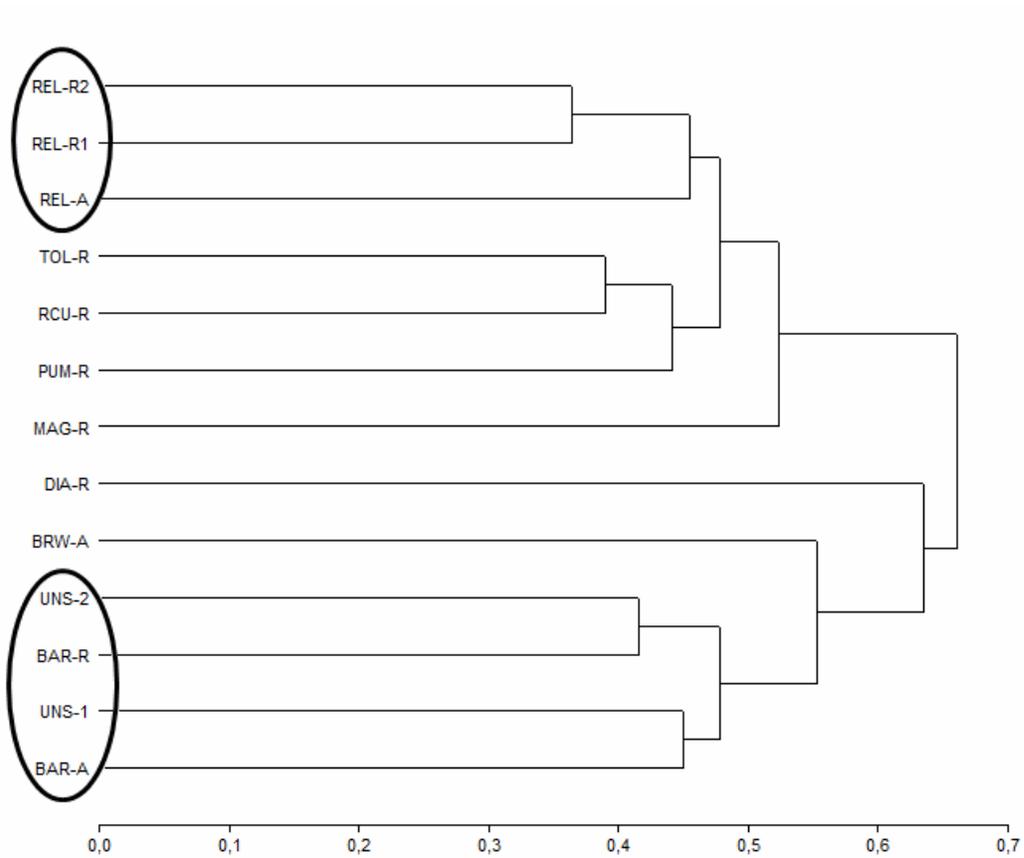
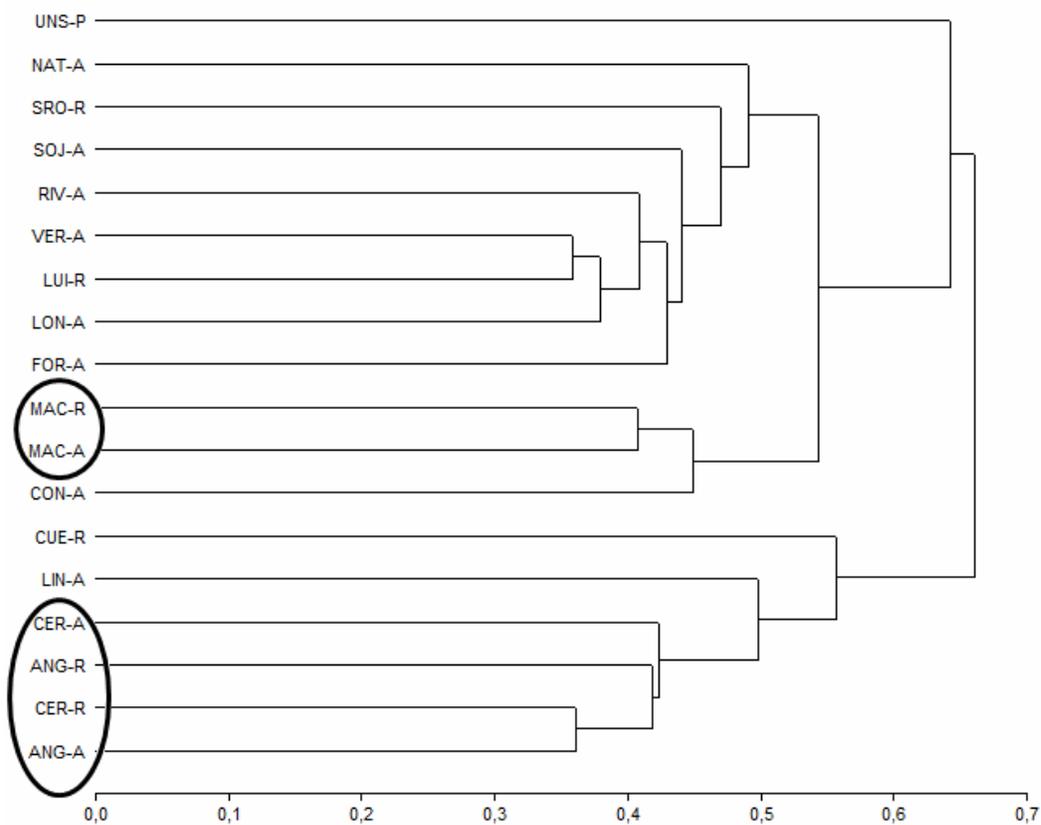


Figura 3.5: Dendograma de agrupamiento de la progenie de poblaciones agrestales y ruderales de *Helianthus petiolaris* utilizando 14 caracteres métricos y 7 caracteres categóricos medidos en un jardín común, basado en la distancia de Gower. En el caso de la población CON-A se han excluido del análisis dos plantas fuera de tipo con indicios de hibridación interespecífica (ver Resultados). Las circunferencias indican cercanía entre poblaciones agrestales y ruderales de mismo ambiente.



## DISCUSIÓN

Las poblaciones naturales de ANN presentaron plantas de gran porte y hojas grandes, las cuales fueron predominantemente cordiformes. En general presentó ramificaciones en toda la planta, con capítulos de más de 20 mm y semillas más pesadas que las de PET. Esta última, con plantas de menor estatura y tamaño de hojas (forma lanceolada), presentó filarias agudas, diferenciándose de las de ANN que fueron acuminadas y mayores a 4 mm. La progenie de las poblaciones de PET presentaron plantas con ramificaciones desde la base (porte arbustivo), portando más de un centenar de capítulos por planta, con diámetro menor a 30 mm y presentaban la distintiva pubescencia blanca en el ápice del lóbulo mayor de las páleas del centro del capítulo, de carácter taxonómico (Seiler y Rieseberg, 1997).

Aunque existió una clara separación fenotípica entre la progenie de ANN y las de PET, se observó que la población DIA-R tuvo una morfología intermedia a ambas especies. Si bien la morfología observada claramente corresponde a la subespecie *H. annuus ssp. annuus* (Heiser, 1978), Cabrera (1974) clasificó a esa población como PET. Posiblemente este error taxonómico se debió a que la población presenta cierta similitud con PET, como el escaso porte de planta, hojas, flores liguladas, filarias, capítulos y semillas pequeñas y corto período vegetativo, seguido de un extenso período de floración.

La dominancia del capítulo principal, observada en menos del 20 % de las plantas de los biotipos BRW-A, PUM-R y UNS-1, impidió descartar la ausencia de hibridación con el girasol *H. annuus* var. *macrocarpus*. En girasol, la presencia de ramificación está controlada por dos genes complementarios dominantes (Fernández-Martínez y Knowles, 1982) y predomina en las descendencias de cruzas con plantas silvestres. Terzić et al. (2006) observaron en la F1 de cruzas de líneas androestériles por poblaciones de ANN la prevalencia del carácter de ramificación completa con predominancia de capítulo principal. La aparición de un capítulo principal, en individuos descendientes de plantas ruderales polinizadas por girasol se perdería en pocas generaciones por selección natural. Las semillas grandes de estos individuos son altamente vulnerables a la predación y no contribuirían a la formación de las siguientes cohortes (Alexander et al., 2001).

Si bien la progenie de las poblaciones agrestales de ANN produjo un menor número de capítulos por planta, estos maduraron con anterioridad a los capítulos de las poblaciones ruderales, que tenían en ese período < 10 capítulos maduros por planta. También los biotipos agrestales de ANN desarrollaron semillas de mayor tamaño. Es posible que el menor porte de las plantas y la reproducción anticipada sean caracteres adaptativos para el mimetismo con el cultivo, que le permitirían a la maleza escapar a su erradicación (Baker, 1974; Reagon et al., 2011).

La progenie del biotipo agrestal de ANN recolectado en la localidad de Barrow se caracterizó por producir bajo número de capítulos por planta, pero de gran tamaño. También mostró menor producción de semillas por planta, pero la biomasa de los frutos fue más del doble que la de las otras poblaciones evaluadas. Solo menos de 20 % de las plantas desarrollaron ramificación apical y tuvieron presencia de capítulo principal, mientras que el resto presentó ramificación total, sin capítulo principal. En general, este biotipo desarrolló mayor número de flores liguladas y de filarias, ambas de gran tamaño, considerados rasgos morfológicos también asociados al girasol.

Varios de los caracteres morfológicos del biotipo ANN de Barrow, tales como ramificación total, capítulos pequeños y presencia de antocianinas, se corresponden con la descripción de biotipos ruderales de la especie (Seiler y Rieseberg, 1997). Sin embargo, la ausencia de antocianinas, ramificación apical, presencia de capítulo principal, diámetro de capítulo mayor a 50 mm observados en la progenie, mostraría evidencia de hibridación con el girasol (Casquero et al., 2013). La hibridación con el cultivo podría aumentar la capacidad invasiva del biotipo ANN de Barrow, tal como ha sido observado en los grupos taxonómicos de siete cultivos de importancia mundial (Ellstrand, 2003).

La progenie de las poblaciones agrestales y ruderales de PET fueron más similares entre sí que lo observado en ANN. Si bien las plantas agrestales tuvieron hojas más pequeñas, mayor contenido de antocianinas, flores liguladas más anchas y filarias más largas, las diferencias fueron poco marcadas, menores al 15 % en términos relativos. A diferencia de lo observado en ANN, las plantas agrestales de PET alcanzaron el estadio R1 cuatro días después que los ruderales, pero las siguientes fases reproductivas fueron más cortas, finalizando la floración junto a las plantas ruderales.

La progenie de las poblaciones MAC-A, LIN-A, CON-A y AGR-A se destacó por la precocidad del ciclo a floración. También la población SOJ-A se destacó porque alcanzó el estadio R6 a solo 14 días de observado el botón floral y luego de ello desarrolló capítulos durante más de 100 días. Esta estrategia reproductiva permitiría asegurar la persistencia de la población y recargar el banco de semillas del suelo si se dieran las condiciones apropiadas, como atraso de la cosecha o presencia de sectores no cosechados (“chanchos”).

Las plantas fuera de tipo observadas entre la progenie de una planta agrestal de PET recolectada dentro de un cultivo de girasol confitero presentaron morfología intermedia a PET y a girasol. A pesar de las barreras reproductivas existentes, estos individuos podrían haber surgido a partir de la hibridación espontánea entre ambas taxas, proceso previamente observado en las condiciones naturales de América (Rieseberg et al., 1995; Gutiérrez et al., 2010).

A pesar de que el grupo taxonómico *Helianthus* ha sido utilizado como ejemplo de estudios evolutivos (Kane et al., 2013), la caracterización del biotipo maleza era aún incompleta. Los resultados obtenidos bajo condiciones controladas mostraron que los caracteres morfológicos evaluados sirvió para diferenciar a plantas agrestales de las ruderales en las dos especies estudiadas.



# **CAPÍTULO 4**

## **PERMANENCIA DE POBLACIONES NATURALE DE *H. annuus* Y *H. petiolaris* EN EL BANCO DE SEMILLAS DEL SUELO**



## INTRODUCCIÓN

La germinación involucra una serie de eventos anatómicos y fisiológicos de la semilla, que se inician con la absorción de agua y finalizan con la elongación del eje embrionario (Bewley, 1997). Desde el punto de vista fisiológico, la germinación es definida como la sumatoria de procesos que ocurren en la semilla desde que el embrión comienza a crecer hasta que la radícula/coleorriza atraviesan las estructuras que las protegen (Hilhorst y Troorop, 1997).

El banco de semillas del suelo conforma la reserva de propágulos en un hábitat determinado (Baskin y Baskin, 1998; OECD, 2004; Martínez-Ghersa y Ghersa, 2006). El banco de semillas del suelo aporta la mayor proporción de propágulos en condiciones de germinar de aquellas plantas que han tenido la capacidad de reproducirse en ciclos anteriores (Alexander y Schrag, 2003). Cuando la especie no se ha reproducido el ciclo anterior o se ha extinguido por el proceso sucesional, el banco de semilla del suelo es la fuente para que la especie pueda persistir en ese sitio.

De acuerdo a su durabilidad, se distinguen dos tipos de banco de semillas del suelo (Thompson y Grime, 1979). El banco transitorio incluye a las semillas que germinan o mueren dentro del año de introducción. El banco persistente corresponde a las semillas que permanecen viables por más de un año. En especies anuales, la fracción de semillas persistentes posibilita la dispersión en el tiempo y aumenta la chance de supervivencia de la especie durante los períodos desfavorables (Moody-Weis y Alexander, 2007).

El sistema de labranza y la rotación de cultivos modifican el tamaño y la composición del banco de semillas del suelo (Ball, 1992; Vanasse y Leroux, 2000). Bajo un sistema de labranza cero (siembra directa), luego de su dispersión, la semilla se acumula en las capas superficiales del suelo, mientras que con labranzas profundas, la semilla se distribuye uniformemente dentro del perfil del suelo (Clements et al., 1996; Cardina et al., 2002). La diferencia en la profundidad de enterramiento podría afectar la composición de la comunidad de malezas (Buhler, 1995). Existen modelos que permitirían inferir la proporción de semillas, en cada una de las capas del suelo, luego de la labranza (Vidotto y Ferrero, 2005).

La dormición es una condición inherente a la semilla que impide la germinación bajo cualquier combinación de condiciones físicas favorables para ello (Baskin y Baskin, 2004). Luego de la ruptura de la dormición, bajo estas mismas condiciones, la semilla germinará. Aunque la mayoría de los autores considera que la dormición es crucial para la persistencia de las semillas en el banco del suelo, este carácter podría no ser indispensable para ello (Honda, 2008).

Se considera que la dormición es un mecanismo adaptativo que evita la germinación de las semillas durante un período inadecuado que conduciría al fracaso reproductivo. De esta manera, la dormición optimiza la distribución de la germinación de una población en el tiempo, aumentando la chance de que sus individuos se reproduzcan con éxito y que la especie se perpetúe en el hábitat (Bewley, 1997). Los conceptos de germinación y dormición se encuentran asociados. La dormición es la ausencia de germinación de semillas viables. Las semillas quiescentes son semillas no dormidas, que no germinan debido a que las condiciones ambientales del hábitat son desfavorables.

De acuerdo a los mecanismos que la controlan y según el período de desarrollo en el cual es adquirida, la dormición de las semillas puede clasificarse en primaria o secundaria (Bewley, 1997; Benech-Arnold et al., 2000). La dormición primaria o innata se desarrolla durante el período de llenado de la semilla, luego de completarse el crecimiento del embrión, para inhibir su germinación en el ambiente materno. La dormición primaria puede persistir un tiempo luego de que las semillas son dispersadas. La dormición secundaria es un estado inducido por condiciones no favorables para la germinación. Generalmente las especies anuales-estivales requieren bajas temperaturas invernales para perder la dormición primaria, mientras que las altas temperaturas del verano inducirían la dormición secundaria (Baskin y Baskin, 1998; Martínez-Ghersa et al., 2000).

Han sido postulados diversos tipos de dormición: fisiológica, morfológica, morfo-fisiológica, física y combinada (física + fisiológica) (Nikolaeva, 1967; Baskin y Baskin, 2004). Según esta clasificación, las semillas de girasol presentan dormición fisiológica, que estaría regulada por el balance entre el ácido absícico y el ácido giberélico en el embrión (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006; Finkelstein et al., 2008). Recientemente se ha demostrado que el

pericarpio materno está involucrado en el proceso de dormición de la semilla de poblaciones ruderales de girasol (Presotto et al., 2014).

Las semillas de las especies anuales del género *Helianthus* pueden permanecer viables durante más de una década. Seiler (2010) halló que el 35 % de la semilla de ANN tuvo la capacidad de germinar luego de la cosecha. Alexander y Schrag (2003) observaron que la viabilidad de la semilla enterrada a 0,25 m fue de 50 % al cabo de un año y de 16 % luego de cuatro años en el banco de semillas del suelo. Similares resultados obtuvo Teo-Sherrell y Mortensen (1996), quienes observaron que el 20 % de la semilla de ANN permanencia viva luego de 2,5 años enterrada en el suelo. Toole y Brown (1946) reportaron una supervivencia entre 44 y 67 % luego de un año, según profundidad enterramiento. Luego de 20 años de almacenamiento en condiciones de laboratorio a 20-22 °C y 22 % de humedad, más del 85 % de esta semilla de ANN tuvo la capacidad de sobrevivir (Seiler, 2010). Burnside et al. (1996) encontraron que las semillas de un biotipo agrestal de *H. annuus* presentaba 3 % de germinación luego de 17 años de permanencia en el suelo.

Algunas malezas presentan ciclos anuales en los que se alterna un estado de dormición con uno de no-dormición (Baskin y Baskin, 1985). Las plantas de las especies primavero-estivales, como *H. annuus*, toleran bien las altas temperaturas del verano, pero no las bajas temperaturas del invierno. La dormición de las semillas durante el otoño previene la germinación en un período en el cual las plántulas no alcanzarían el estado adulto y serían capaces producir descendencia.

La labranza del suelo moviliza semillas desde las capas profundas hacia la superficie y viceversa. En la profundidad del suelo, la ausencia de luz y las menores fluctuaciones térmicas inducen la dormición secundaria de las semillas (Pons, 1991; Benvenuti et al., 2001 a y b). Sin embargo, algunas semillas podrían germinar a profundidades a partir de las cuales no alcanzarían la superficie del suelo, finalizando en la muerte de la misma. Esta “germinación fatal” o “germinación suicida” es un factor asociado a la persistencia de las malezas (Schwinghamer y Van Acker, 2008). La frecuencia de la germinación fatal se incrementa con el aumento de la profundidad en la que se entierran las semillas (Gruber y Claupein, 2006; Kurstjens, 2007; Davis y Renner, 2009; Gruber et al., 2010).

La dormición de una especie silvestre puede disminuir a partir de la hibridación con parientes domesticados, que generalmente no poseen (Bagavathiannan y Van Acker, 2008). En algunos casos, las semillas híbridas presentan menor dormición que las de plantas silvestres (Groot et al., 2003). En el complejo taxonómico del girasol, si el parental materno es el taxa doméstico, las semillas híbridas resultantes también serán más susceptibles a la predación, debido al mayor tamaño (Alexander et al., 2001). La hibridación entre *H. annuus* silvestre y girasol disminuyó la dormición de la semilla de algunas poblaciones norteamericanas, aunque esta respuesta no fue siempre equivalente y estuvo condicionada por el fondo genético de los parentales (Snow et al., 1998; Mercer et al., 2006). En las poblaciones invasoras de *Helianthus* anuales de Argentina, Presotto et al. (2014) hallaron que la semilla híbrida generada sobre parental materno silvestre polinizado con girasol no mostró cambios sustantivos en el grado de dormición de las semillas.

El estudio de la longevidad, viabilidad y la dormición de las semillas de una maleza en el suelo resulta de alta utilidad para el diseño de estrategias de manejo (Mennan, 2003). Se desconoce la capacidad de supervivencia de las poblaciones naturales de especies anuales de *Helianthus* de Argentina en el banco de semillas del suelo. Tampoco se conoce de qué modo la introgresión del girasol repercute sobre la dinámica de la capacidad germinativa de la semilla en el suelo. Esta información resultaría de utilidad para desarrollar información técnica para el manejo de los biotipos invasores del género *Helianthus*.

## **HIPÓTESIS**

La semilla de las poblaciones naturales de *Helianthus annuus* y *H. petiolaris* de Argentina presentan dormición y capacidad de sobrevivir más de una estación de crecimiento en el banco de semillas del suelo.

La supervivencia de semilla híbrida, generada a partir de la cruce entre líneas puras y poblaciones ruderales de la misma especie, es intermedia a ambos parentales.

## **OBJETIVOS**

Determinar la viabilidad, germinación y dormición de la semilla de poblaciones de *H. annuus*, *H. petiolaris* y sus híbridos con el girasol en el banco de semillas del suelo, durante cuatro estaciones de crecimiento.

## MATERIALES Y MÉTODOS

La dinámica de la germinación, dormición y mortandad de la semilla de poblaciones de especies anuales de *Helianthus* de Argentina en el banco de semillas del suelo, fue observada en un ensayo de cuatro años de duración. El estudio se llevó a cabo en el campo experimental del Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur (38°41'46"S, 62°14'55"O).

Se evaluaron 23 poblaciones del género *Helianthus*, correspondientes a los siguientes taxas: *H. annuus* (ANN), *H. petiolaris* (PET), cruce controlada entre la línea pura androestéril HA89A x PET (LxP) y la cruces entre la misma línea pura androestéril x ANN (LxA) (Tablas 4.1 y 4.2). Como control se utilizó un híbrido comercial de girasol y la progenie de dos híbridos de girasol (voluntarios) obtenida bajo polinización abierta. La semilla de las cruces híbridas LxA y LxP fue generada en el Campo Experimental del Departamento de Agronomía por el Dr. Alejandro Presotto. Los capítulos de la línea pura androestéril HA89A fueron protegidos de polen externo utilizando bolsas de papel colocadas en el estado R4 (Schneiter y Miller, 1981). La polinización controlada se realizó cada dos días utilizando polen fresco de un conjunto de individuos de los parentales masculinos de cada cruce, colectado en capítulos previamente tapados. La descendencia de los híbridos comerciales DK3880 CL y DK4000 CL fue obtenida por polinización abierta en el Campo Experimental del Departamento de Agronomía de la UNS.

En el primer otoño luego de haber sido generadas, las semillas (n = 50) se enterraron a 0,15 m de profundidad, en bolsas permeables (mesh = 21 x 42) de 0,10 x 0,15 m, elaboradas con malla de polietileno. Al inicio de las siguientes cuatro primaveras las muestras se desenterraron y lavaron con agua. Las semillas no germinadas fueron dispuestas en bandejas plásticas con papel húmedo, fotoperíodo neutro (12 horas de luz y 12 horas de oscuridad) a 20 °C (ISTA, 2004). A partir del segundo día y hasta totalizar 17 días se contabilizó cada tres días el número de semillas germinadas (quiescentes). Se consideró semilla germinada a aquellas cuyo desarrollo de la radícula fue  $\geq 5$  mm (Seiler, 2010). Las semillas que habían germinado previamente a la exhumación (germinación suicida) o se

habían degradado por acción de microorganismos dentro del suelo fueron consideradas muertas.

Al final de cada prueba de germinación se determinó la viabilidad de las semillas sin germinar mediante la prueba de tinción con tetrazolio (ISTA, 2004). Para ello se retiró manualmente el pericarpio y las coberturas de las semillas y se las colocó en una solución 0,5 % de Cloruro de 2,3,5 Trifenil-Tetrazolio a temperatura ambiente y oscuridad, durante 24 horas. La dormición se estimó como la proporción de semillas vivas (teñidas) no germinadas. La fracción de semillas viables en cada período se obtuvo a partir de la suma de las semillas quiescentes (germinadas) y dormidas (teñidas con el tetrazolio). Los valores se expresaron en porcentaje.

Bajo condiciones de campo y de laboratorio se utilizó un diseño en bloques completamente aleatorizados, con cuatro repeticiones. Los datos fueron transformados por logit y presentados luego de su retransformación. Previa transformación, a los valores 0 (cero) y 1 (uno) se les sumo o restó el valor de  $1 \cdot 10^{-4}$  respectivamente. Los datos fueron analizados mediante ANOVA y las medias se compararon mediante LSD Fisher ( $p < 0,05$ ). Las poblaciones fueron agrupadas según los taxa indicados en las tablas 4.1 y 4.2.

Se calculó el tiempo de germinación del 50 % de las semillas (TG50) en la semilla fresca luego de 0, 18 y 42 meses de permanencia en el suelo. La evolución de la germinación se ajustó a un modelo logístico con tres parámetros (Chauhan et al., 2006), según la ecuación 4.1:

$$f(x, (b, d, e)) = \left\{ d \frac{1}{1 + \exp b [\log(x) - \log(e)]} \right\} \quad \text{Ec. 4.1}$$

Donde  $d$  fue el máximo porcentaje de germinación,  $e$  es el tiempo que tardó en germinar el 50 % de las semillas (TG50) y  $b$  es la pendiente relativa alrededor de  $e$ . Los datos fueron analizados utilizando la aplicación drc del paquete estadístico R (Knezevic et al., 2007).

Tabla 4.1: Poblaciones naturales utilizadas para el estudio de la dinámica germinativa de *Helianthus annuus* de Argentina, segregadas por taxas.

Acronímico	Origen <sup>1</sup>	Departamento/ Partido de origen	Procedencia de la semilla	Hábitat	Tamaño Poblacional (n)	Área Ocupada (ha)	Año de primer registro
<b><i>H. annuus</i> (ANN)</b>							
BAR-A	Colonia Barón (LP)	Quemú Quemú	Hábitat natural	Cultivo de girasol	Millones	50-100	2000
BAR-R	Colonia Barón (LP)	Quemú Quemú	Hábitat natural	Camino de tierra	1000-10000	0,5	2000
BRW-A	Barrow (BAI)	Tres Arroyos	Hábitat natural	Cultivo de girasol	Millones	50-100	2009
PUM-R	Puán (BAI)	Puán	Hábitat natural	Lindera a canal de desagüe de Maltería Puán	1000-10000	1,5	2000
RCU-R	Río Cuarto (COR)	Río Cuarto	Hábitat natural	Lindera al Aeroclub	Millones	200	2000
MAG-R	Media Agua (SJ)	Sarmiento	Hábitat natural	Cercana a cortina de álamos en área de riego por inundación	> 10000	40	2000
RAN-R	Rancul (LP)	Rancul	Hábitat natural	Banquina desmalezada de la RN 188	10-100	10 x 50	2002
HUA-R	Huanchilla (COR)	Juárez Celman	Hábitat natural	Banquina ruta de acceso a La Carlota	Millones	300	2000
CHU-R	Carhué (BAI)	Adolfo Alsina	Hábitat natural	Lindera al arroyo que desemboca al Lago Epecuén	1000-10000	10	2002
LMA-R	Las Malvinas (MZA)	San Rafael	Hábitat natural	Calle de tierra al final de parcelas irrigadas con cultivos de alfalfa, maíz y otros	> 100000	7	2000
<b>Línea pura x <i>H. annuus</i> (LxA)</b>							
ABAR	UNS	Bahía Blanca	CEXP-UNS	Línea HA89 bajo polinización controlada con <i>H. annuus</i> de Colonia Barón (LP)			
ADIA	UNS	Bahía Blanca	CEXP-UNS	Línea HA89 bajo polinización controlada con <i>H. annuus</i> de Diamante (EE)			
<b>Girasol (DOM)</b>							
DK38	UNS	Bahía Blanca	Comercial	Híbrido comercial DK3880. Semilla cosechada en 2008.			
VL38	UNS	Bahía Blanca	CEXP-UNS	DK3880, bajo polinización libre en el campo experimental del Departamento de Agronomía UNS.			
VL40	UNS	Bahía Blanca	CEXP-UNS	DK4000, bajo polinización libre en el campo experimental del Departamento de Agronomía UNS.			

<sup>1</sup> LP= La Pampa, BAI= Buenos Aires, COR= Córdoba, SJ= San Juan, MZA= Mendoza, UNS= Departamento de Agronomía UNS

Tabla 4.2: Poblaciones naturales utilizadas para el estudio de la dinámica germinativa de *Helianthus petiolaris* de Argentina, segregadas por taxas.

Acrónimo	Origen <sup>1</sup>	Departamento/ Partido	Procedencia de la semilla	Hábitat	Tamaño Poblacional (n)	Área Ocupada (ha)	Año de primer registro
<b><i>H. petiolaris</i> (PET)</b>							
UNI-R	Unión (SL)	Gobernador Dupuy	Hábitat natural	Población situada sobre la banquina de RN 188. Extremo oeste de la distribución de <i>H.</i> <i>petiolaris</i> en el país	> 100000	30	2000
FOR-A	Catrilo (LP)	Quemú Quemú	Hábitat natural	Monte forestal	Millones	50-100	2009
CUE-R	Cuero de Zorro (BAI)	Trenque Lauquen	Hábitat natural	Borde de camino de tierra, introgresión de cultivo	10000	1,5	2002
SRO-R	Santa Rosa (LP)	Capital	Hábitat natural	Banquina relativamente aislada de lotes de girasol	> 100000	100	2000
LUI-R	Ing. Luiggi (LP)	Realicó	Hábitat natural	Linderas a un cultivo de girasol	> 100000	200	2002
WIN-R	Winifreda (LP)	Conhelo	Hábitat natural	Población pura de <i>H. petiolaris</i> sin contacto con girasol. “El Descanso”	10000-100000	30	2000
<b>Línea pura x <i>H. petiolaris</i> (LxP)</b>							
PBAR	UNS	Bahía Blanca	CEXP-UNS	Línea HA89 bajo polinización controlada con <i>H. petiolaris</i> de Colonia Barón (LP).			
PNGA	UNS	Bahía Blanca	CEXP-UNS	Línea HA89 bajo polinización controlada con <i>H. petiolaris</i> de Nueva Galia (SL)			

<sup>1</sup> LP= La Pampa, BAI= Buenos Aires, SL= San Luis, UNS= Departamento de Agronomía UNS.

## RESULTADOS

La germinación, dormición y mortandad de semilla mostró interacción entre taxas y el tiempo de permanencia en el suelo. Por lo tanto, se analizó cada fecha de evaluación (tiempo de permanencia en el banco de semillas del suelo) por separado, utilizando como fuente de variación a los taxas.

Previo a su incorporación al suelo, la semilla fresca del taxa DOM estaba totalmente despierta y presentaba completa capacidad germinativa, mientras que ello ocurrió en menos del 15 % de las semillas de PET (Tabla 4.3). El 75 % de las semillas de la cruce LxP estaban despiertas, mientras que ello ocurrió en más de la mitad de la cruce LxA y el taxa ANN, sin diferenciarse entre ellos. Dado que el test de viabilidad con tetrazolio dio como resultado que la totalidad de las semillas no germinadas estaban vivas, se consideró que estas se encontraban en estado de dormición.

Luego del primer invierno, pasado seis meses de permanencia en el suelo, el 87 % de las semillas de PET estaban vivas, mientras que la proporción de semillas despiertas había aumentado al 30 % (Figura 4.1). El taxa ANN, que mostró menor grado de supervivencia, presentaba 40 % de semillas vivas, pero solo el 17 % de ellas se encontraba quiescente. Por el contrario, el taxa DOM había perdido completamente la viabilidad, mientras que las cruces híbridas entre las líneas puras y poblaciones naturalizadas mostraron menos del 15 % de supervivencia. Se destacó que la cruce híbrida con el parental masculino PET (LxP) tuvo mayor supervivencia de semilla que la cruce con ANN (LxA).

Figura 4.1: Evolución temporal de la germinación, dormición y mortalidad de los taxas estudiados en el banco de semillas del suelo. 0 (cero) meses refleja la condición original de la semilla. a = *Helianthus annuus* (ANN), b = Línea HA89 x ANN (LxA), c = *H. petiolaris* (PET), d = Línea HA89 x PET (LxP), e = girasol domesticado (DOM). Letras distintas indican diferencias en el porcentaje de semillas germinadas entre períodos en el banco de semillas del suelo ( $p \leq 0,05$  para la prueba de LSD Fisher).

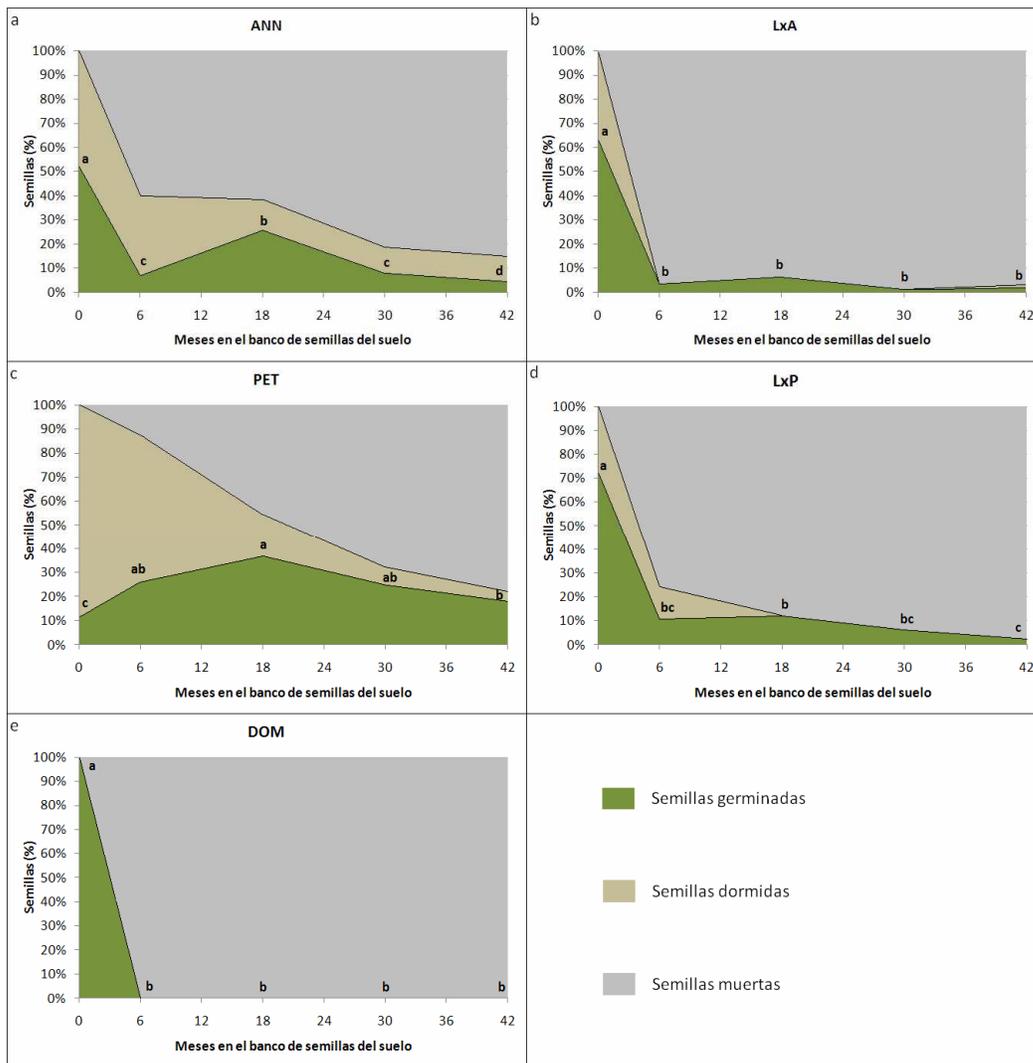




Tabla 4.3: Evolución de la germinación, dormición y mortandad de taxas del género *Helianthus* en el banco de semillas del suelo. Para cada período de muestreo, letras distintas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$  para la prueba de LSD Fisher).

Taxas	Permanencia en el banco de semillas del suelo (meses)														
	0	6	18	30	42	0	6	18	30	42	0	6	18	30	42
	Germinación (%)					Dormición (%)					Mortandad (%)				
PET	11 d	26 a	37 a	25 a	18 a	88 a	61 a	17 a	7 a	5 b	0	13 e	46 c	68 d	77 c
ANN	52 c	7 b	26 a	8 b	4 b	48 b	33 b	12 a	11 a	10 a	0	60 d	62 c	81 c	85 b
LxA	64 c	3 b	6 b	1 c	2 b	36 b	0 d	0,2 b	0 b	1,2 bc	0	96 b	93 b	99 b	97 b
LxP	75 b	10 b	11 b	6 c	2 b	25 c	11 c	0 b	0 b	0 c	0	79 c	89 b	94 b	98 a
DOM	100 a	0 c	0 c	0 d	0 c	0 d	0 d	0 b	0 b	0 c	0	100 a	100 a	100 a	100 a
ANOVA	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	-	**	**	**	**

En la segunda primavera (2010), luego de 18 meses de permanencia en el banco de semillas del suelo, los taxas PET y ANN todavía presentaban más del 35 % supervivencia, aunque más del 10 % del total estaba dormida, sin diferenciarse entre ambos taxas en ambos parámetros. Las cruza LxA y LxP tuvieron menos del 11 % de semillas quiescentes y no se diferenciaron entre sí. LxA presentó menos del 1 % de sus semillas dormidas, pero no se diferenció de DOM y LxP que no mostraron dormición. Más del 75 % de las semillas de las cruza estaba muerta sin diferenciarse estadísticamente entre ellas. Luego de 18 meses en el banco del suelo, la semilla del taxa DOM estaba completamente muerta.

En la tercer primavera (2011), luego de 30 meses en el suelo, el taxa PET todavía contaba con más del 30 % de viabilidad de semilla, mientras que ANN presentaba menos del 20 %. De las semillas vivas de PET, 25 % estaba en condiciones de germinar, las restantes semillas permanecieron dormidas, sin diferenciarse de lo ocurrido con las semillas de ANN. Los demás taxas solo presentaban menos del 10 % de viabilidad de semilla, las cuales estaban totalmente quiescentes. Las cruza LxP y LxA presentaron supervivencia de semilla menor al 10 %, y no contaban con semillas dormidas.

En la cuarta primavera (2012), luego de 42 meses en el banco de semillas del suelo, más del 20 % de la semilla de PET aún estaba viva y más del 75 % de ellas estaba quiescente. Los restantes taxas presentaban una viabilidad de semilla inferior al 15 %. Solo 4 % de la totalidad de la semilla de ANN estaba quiescente, al igual que las cruza, pero ANN se diferenció porque 10 % de las semillas presentaban dormición, mientras que en las cruza ello se observó en menos del 3 %. Menos del 5 % de la semilla de PET aún estaba dormida, al igual que la cruza LxA (1,2 %).

La germinación de los taxa ajustó al modelo logístico con tres parámetros (Tabla 4.4). El tiempo de germinación del 50 % de las semillas (TG50) de las poblaciones evaluadas presentó amplia variabilidad. Las semillas frescas (Otoño 0) del híbrido DK3880 fueron las únicas que comenzaron a germinar al segundo día de iniciada la prueba de germinación (1 % de sus semillas). También presentaron la mayor tasa de germinación (TG50 = 3,1). Todas las semillas del híbrido comercial habían germinado a los cinco días de iniciada la evaluación (Figura 4.2)

Figura 4.2: Evolución de la germinación de poblaciones de especies anuales del género *Helianthus* de Argentina (a = *H. annuus*; b = *H. petiolaris*) previo a ser incorporadas al suelo (t0) y luego de 18 (t18) y 42 (t42) meses de permanencia en el banco de semillas del suelo.

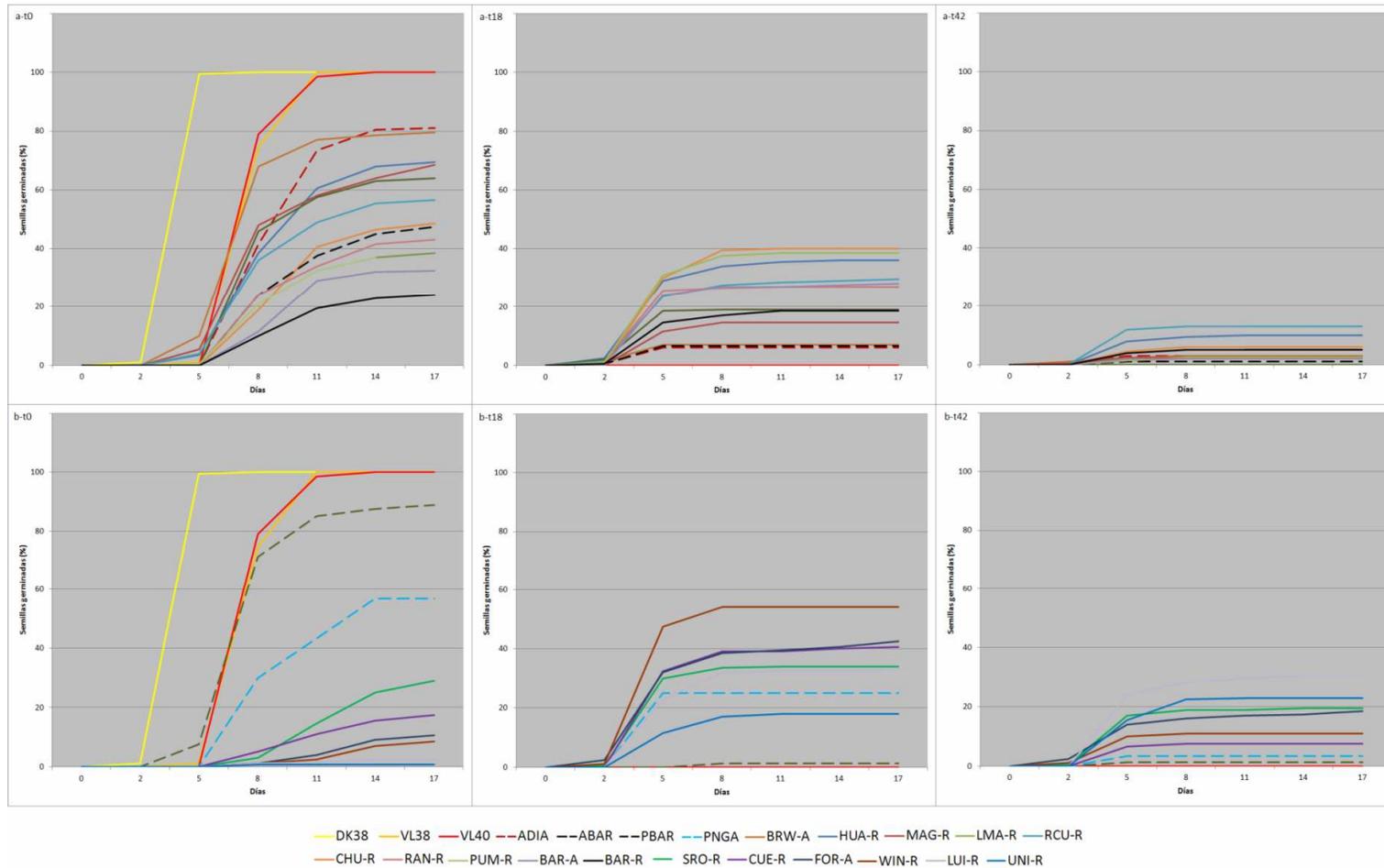




Tabla 4.4: Tiempo a germinación del 50 % de las semillas (TG50) de poblaciones anuales del género *Helianthus* de Argentina, en la semilla fresca (Otoño 0) y luego de dos (Primavera 2) o cuatro ciclos invernales (Primavera 4) de permanencia en el banco del suelo. El TG50 está indicado en días y entre paréntesis se muestra el p-valor de la prueba de ajuste del modelo logístico con tres parámetros.

Población	Otoño 1	Primavera 2	Primavera 4
<b>Girasol (DOM)</b>			
DK38	3,1 (1,0000)	-	-
VL40	7,3 (0,9989)	-	-
VL38	7,4 (0,9995)	-	-
<b><i>H. annuus</i> (ANN)</b>			
BRW-A	6,4 (0,9988)	2,3 (1,0000)	2,7 (1,0000)
MAG-R	6,9 (0,1211)	4,3 (1,0000)	2,5 (1,0000)
LMA-R	7,2 (0,7735)	2,8 (1,0000)	-
RCU-R	7,3 (0,9215)	3,7 (0,9999)	3,9 (1,0000)
HUA-R	7,8 (0,9940)	3,6 (0,9998)	4,0 (1,0000)
PUM-R	7,8 (0,9575)	3,8 (1,0000)	4,7 (1,0000)
RAN-R	7,9 (0,2911)	3,2 (1,0000)	4,2 (1,0000)
ADIA	8,0 (0,5696)	2,6 (1,0000)	2,5 (1,0000)
ABAR	8,2 (0,9975)	2,7 (1,0000)	3,2 (1,0000)
BAR-R	8,5 (0,9967)	3,8 (0,9981)	4,0 (1,0000)
CHU-R	8,6 (0,9911)	4,3 (1,0000)	4,3 (1,0000)
BAR-A	8,6 (1,0000)	3,9 (0,9998)	3,2 (1,0000)
<b><i>H. petiolaris</i> (PET)</b>			
UNI-R	6,4 (1,0000)	4,5 (1,0000)	4,5 (1,0000)
PBAR	6,7 (0,9980)	6,3 (1,0000)	3,2 (1,0000)
PNGA	8,2 (0,3331)	3,2 (1,0000)	3,2 (1,0000)
LUI-R	10,0 (0,9103)	4,4 (1,0000)	4,0 (0,9999)
CUE-R	10,2 (0,9985)	4,0 (0,9976)	4,0 (1,0000)
SRO-R	11,2 (1,0000)	3,7 (1,0000)	3,6 (1,0000)
FOR-A	11,8 (0,8937)	3,7 (0,9976)	3,4 (0,9939)
WIN-R	12,3 (0,9504)	3,7 (1,0000)	3,2 (1,0000)

## DISCUSIÓN

La domesticación de los cultivos ha seleccionado a favor de semillas grandes y sin dormición, debido a la ventaja de la rápida germinación y mayor crecimiento temprano bajo las condiciones de alta densidad poblacional en las cuales se manejan los cultivos (Harlan et al., 1973; Bewley, 1997). Por el contrario, la dormición es un atributo frecuente en las especies invasoras, que tendría la función ecológica de ajustar el momento de germinación (Cohen, 1966; Venable y Brown, 1988). Desde el punto de vista de la modelización, el mecanismo de dormición de las semillas dificulta la predicción del momento de emergencia (Benech-Arnold et al., 2000) y ello afecta el diseño y empleo de las técnicas de control. El período de emergencia de la maleza respecto al del cultivo depende de la dinámica de la pérdida de dormición y ello determina en gran parte su capacidad competitiva (Ghersa et al., 1997).

La dormición del girasol suele perderse luego de un breve período de almacenamiento en seco de las semillas (Corbineau et al., 1990). La semilla de las variedades de polinización abierta, híbridos comerciales y plantas voluntarias (generalmente la F2 del híbrido comercial), tiene baja capacidad para subsistir largos períodos en el suelo. Sin embargo, algunas semillas del cultivo enterradas en capas profundas o que permanecen atrapadas en terrones secos, podrían sobrevivir y germinar luego de dos o tres años de su dispersión primaria (Robinson, 1978a y b). En el presente estudio la progenie de los híbridos comerciales de girasol se encontraba quiescente en el primer otoño, sin dormición primaria. Una vez incorporadas al suelo, estas semillas tampoco desarrollaron dormición secundaria, pues germinaron de manera fatal o suicida durante el invierno, sin chance de generar plantas que alcanzaran el estado reproductivo.

Mientras que las semillas frescas del girasol estaban completamente despiertas, la semilla de PET presentaba más del 85 % de dormición. Durante los primeros 18 meses, PET presentó mayor dormición que ANN, sin embargo luego de 42 meses en el suelo esta taxa mostró mayor dormición que PET. La dormición de ANN disminuyó solo 0,08 % por mes durante los últimos dos años de experiencia, finalizando la misma con 10 % de semillas dormidas. Durante los primeros seis meses de evaluación, la dormición de PET disminuyó a razón de 4,6 % mensual, mientras que durante el último año de permanencia en el banco

de semillas del suelo disminuyó menos de 0,30 % mensual. Burnside et al. (1996) encontraron que 3 % de la semilla de ANN pudo germinar luego de 17 años en el banco de semillas del suelo.

En general solo una pequeña fracción de la semilla de las poblaciones que crecen en las condiciones naturales de Argentina germinó en el otoño inmediatamente siguiente a la estación en que fue generada. De esa manera las poblaciones naturales de *Helianthus* anuales tendrían la capacidad de formar un gran reservorio de semillas con alta persistencia en el suelo. Todas las poblaciones naturales tenían semillas vivas luego de 42 meses en el suelo. Según la clasificación propuesta por Thompson y Grime (1979), el banco de semillas de las poblaciones naturalizadas en Argentina sería del tipo IV. Este es el caso de especies que incorporan un gran número de propágulos al banco de semillas del suelo, los cuales permanecerán allí por varios ciclos. Probablemente, dado que la labranza cero posiciona a las semillas en la superficie del suelo, donde quedan expuestas a predadores, condiciones ambientales más variables (potencial daño de la semilla por humedecimiento y secado) y luz, que promueve la germinación, la durabilidad de la semilla se vería reducida (Alexander y Schrag, 2003).

Se ha observado que el 35 % de la semilla de ANN tuvo al capacidad de germinar luego de la cosecha (Seiler, 2010). En el presente experimento, la semilla fresca de ANN presentó más de 50 % de quiescencia. Luego de seis meses de permanencia en el banco de semillas del suelo, la germinación disminuyó a menos del 10 % y transcurridos 18 meses, aumentó a 26 % debido a la pérdida de dormición. Si bien la semilla de algunas especies poseen un ciclo estacional de dormición, donde las semillas quiescentes retornan a su estado de dormición secundaria debido a condiciones desfavorables para la germinación (Baskin y Baskin, 1998), posiblemente el valor inicial de semillas con capacidad de germinar de ANN se encuentre sobreestimado debido a que esta primera evaluación fue realizada en mediados de junio. Posiblemente bajo condiciones de almacenamiento en el laboratorio, las semillas de ANN hayan perdido dormición, reflejado en el alto porcentaje de semillas quiescentes, debido a un proceso de postmaduración. Un método común para provocar este fenómeno en semillas maduras recientemente cosechadas, es el almacenamiento en seco y a temperatura ambiente (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006). Se ha observado efecto de la postmaduración sobre la germinación de girasol silvestre, aumentando de 20 a

60 % luego de cuatro semanas (Brunick, 2007). Esto no fue observado en PET, donde la proporción de semillas quiescentes aumentó de 11 % hasta 37 % luego de 18 meses de permanencia en el banco del suelo. A partir de allí disminuyó hasta 18 % a los 42 meses, donde la proporción de semillas dormidas fue de 5 %.

En regiones templadas, las semillas de las especies primavero-estivales que germinan en primavera o en verano requieren exposición a las bajas temperaturas del invierno para salir de la dormición (Baskin y Baskin, 1998). Esto explicaría el aumento de la germinación luego de 18 meses en el suelo. Las bajas temperaturas promueven la regulación de genes que participan en la síntesis de las giberelinas y que inducen la germinación (Yamauchi et al., 2004). A partir de 18 meses en el banco de semillas, la proporción de semillas quiescentes disminuyó hasta menos de 20 % a los 42 meses de permanencia en el banco de semillas del suelo.

Las cruzas híbridas entre línea endocriada x población natural tuvieron alta proporción de semillas quiescentes al inicio del ensayo, intermedia entre los biotipos naturalizados y los domesticados. Esta semilla, que ingresaría al campo como contaminante de la semilla pura, luego de seis meses de permanencia en el banco de semillas del suelo menos del 11 % podría germinar debido a la pérdida de viabilidad de sus semillas. Snow et al. (1998) y Mercer et al. (2006) hallaron que la germinación de los híbridos silvestre x girasol aumentaba con respecto a los biotipos silvestres puros, mientras que la dormición disminuía. Estos autores, a pesar de haber demostrado un incremento en la germinación debido al cruzamiento con materiales domesticados, el efecto fue variable dependiendo el genotipo de los parentales utilizados. Esta conclusión también concuerda con estos resultados ya que entre las poblaciones evaluadas se encontró respuesta diferencial.

La germinación inicial de la cruce entre la línea endocriada HA89A x PET fue en promedio más de seis veces mayor que el de las poblaciones naturalizadas (PET). Sin embargo, cuando el parental masculino de las cruces fue ANN, las diferencias con las poblaciones naturalizadas (ANN) no fueron significativas. No obstante, al observar la proporción de semillas quiescentes de ABAR (Línea HA89 bajo polinización controlada con *H. annuus* de Colonia Barón) y de su padre silvestre BAR-R, las diferencias fueron notorias (48 vs 24 %, respectivamente).

De manera similar a lo obtenido en el presente estudio, Alexander y Schrag (2003) observaron que la viabilidad de la semilla enterrada a 0,25 m se redujo a la mitad al cabo de un año y a menos de un quinto luego de cuatro años en el banco de semillas. Similares resultados obtuvo Teo-Sherrell y Mortensen (1996), quienes observaron que el 20 % de la semilla de ANN permanencia viva luego de 2,5 años enterrada en el suelo. Los resultados presentados en este capítulo se corresponden con los de Toole y Brown (1946), quienes reportaron una supervivencia entre 44 y 67 % luego de un año, según la profundidad de enterramiento.

La tasa de germinación es un atributo que le permitiría a las malezas establecerse y utilizar los recursos disponibles de manera anticipada, otorgando una ventaja competitiva frente al cultivo (Grime, 1974; Harper, 1977). El biotipo agrestal de Tres Arroyos (AGR-A) tuvo el menor TG50, resultando en la mayor velocidad de germinación (Tabla 4.4). Este atributo, junto con su rápido crecimiento inicial, podría estar relacionado con su gran capacidad de interferencia (Ver capítulo 6 y 7).

El reservorio de semillas del suelo de todos los taxas disminuyó (la fracción de semillas muertas aumentó) a más de la mitad luego de seis meses de permanencia en el suelo. En PET esto fue observado luego de 30 meses, período en el cual los restantes taxas tenían menos del 20 % de sus semillas vivas.

La persistencia y longevidad de las semillas son factores que explican la presencia de ciertas especies en determinados lugares, estando la longevidad en el banco de semillas del suelo ampliamente relacionada con la capacidad de una especie de ser maleza (Baker, 1974). Los resultados obtenidos mostraron que más del 15 % de los propágulos de las poblaciones naturalizadas de *H. annuus* y *H. petiolaris* en la región Central Argentina permanecieron viables luego de 42 meses en el banco de semillas del suelo. Asimismo, la persistencia de una fracción menor al 10 % de la semilla de los híbridos de la cruce líneas puras x poblaciones ruderales fue similar a la del parental ruderal.



# **CAPÍTULO 5**

## **SENSIBILIDAD DE POBLACIONES NATURALES DE *H. annuus* Y *H. petiolaris* A SEIS HERBICIDAS**



## INTRODUCCIÓN

Las malezas inciden negativamente en la rentabilidad de los cultivos, afectando la cantidad y calidad de los granos producidos e interfiriendo con la operación de cosecha (Marzocca et al., 1976). El uso de herbicidas para el control de malezas ha crecido considerablemente desde su introducción en la primera mitad del siglo XX, siendo una de las principales herramientas en la agricultura moderna (Leguizamón, 2009). Los herbicidas han facilitado el manejo extensivo de los cultivos y la implementación de sistemas de labranza conservacionistas.

La resistencia a herbicidas es la capacidad heredada de una planta para sobrevivir y reproducirse después de la exposición a una dosis de herbicida que normalmente era letal (WSSA, 1998). Por otro lado, la tolerancia a herbicidas es la capacidad inherente de una especie para sobrevivir y reproducirse después del tratamiento herbicida. Esto implica que no ha habido selección o manipulación genética para hacer que la planta sea tolerante, la misma es naturalmente tolerante.

Se considera que existe resistencia cruzada cuando el mecanismo en el cual un biotipo es resistente a un herbicida también le permite resistir otros de la misma u otra familia, con el mismo o diferente sitio de acción (Gunsolus, 2002). Por ejemplo, luego del uso extensivo del herbicida A en un lote, se seleccionó un biotipo que a su vez fue resistente a un herbicida B, que nunca había sido aplicado en este lote. En la actualidad existen alrededor de 50 especies con resistencia cruzada a herbicidas (Beckie y Tardif, 2012).

En las últimas dos décadas, el cultivo de girasol ha sufrido un desplazamiento hacia zonas con menor aptitud agronómica (Ingaramo y Feoli, 2008). La incorporación de importantes innovaciones tecnológicas, que aumentó el potencial de rendimiento de los nuevos híbridos posibilitó que esta situación no repercutiera desfavorablemente sobre el rendimiento medio nacional (de la Vega et al., 2007).

Los cultivos con resistencia genética a herbicidas comenzaron a utilizarse comercialmente en 1984, cuando el primer cultivar de canola resistente a la triazina, 'OAC Tritón', obtenido mediante mejoramiento clásico, fue introducido en el mercado canadiense (Hall et al., 1996). Luego de ello, se descubrieron algunos mutantes de genes de la acetohidroxiácido

sintasa (AHAS), que confieren tolerancia a herbicidas de la familia de las Imidazolinonas y se utilizaron para crear cultivos de maíz, trigo, arroz, colza y girasol tolerantes a herbicidas de este grupo (Tan et al., 2005). Excepto la colza, todos los demás cultivos están liberados comercialmente en nuestro país (BASF, 2010). Para el mercado Argentino de semillas no existen registros de girasol ni colza genéticamente modificada (CONABIA, 2013).

La actual disponibilidad de herbicidas postemergentes selectivos para el cultivo de girasol se reduce a menos de 15 productos comerciales (CASAFE, 2007). El desarrollo de nuevas moléculas de herbicidas resulta poco probable, debido al alto costo del proceso comercial, por lo cual el desarrollo de germoplasma con tolerancia a herbicidas resulta de alto interés para el girasol (Sala y Bulos, 2012). Durante la última década se han desarrollado tres tecnologías para el control de malezas en girasol, en base a mutaciones naturales o inducidas, conocidas comercialmente como Clearfield (CL), Clearfield Plus (CL Plus) y ExpresSun.

*Ahas1* es un locus multialélico que presenta mutaciones naturales e inducidas que confieren tolerancia a herbicidas. El alelo *Ahas1-1* confiere tolerancia a imazetapir, imazamox, leve tolerancia a tifensulfuron y clorimuron, pero está asociado a sensibilidad a cloransulam-metilo, piritiobac o altas dosis de Imidazolinonas (Al-Khatib et al., 1998; Baumgartner et al., 1999; Bruniard y Miller, 2001; Sala et al., 2008b). Las plantas que llevan el alelo *Ahas1-2* en condiciones homocigota presentan tolerancia a tribenuron (Miller y Al-Khatib, 2004), metsulfuron y clorsulfuron, pero completa susceptibilidad a imazapir, imazapic y imazamox (Sala et al., 2008b). Por el contrario, el alelo *Ahas1-3* confiere altos niveles de tolerancia a Imidazolinonas pero completa susceptibilidad a las Sulfonilureas.

Una población agrestal de *H. annuus* resistente a Imidazolinonas, hallada en un campo de Kansas, EE.UU., que había recibido imazetapir durante siete años, fue la primer fuente genética de resistencia a herbicidas en girasol (Al-Khatib et al., 1998). Mediante métodos tradicionales de mejoramiento esta fuente posibilitó el desarrollo de girasoles CL<sup>®</sup>, comercializados en Argentina a partir de 2003 (Miller y Al-Khatib, 2002; Zollinger, 2003). Esta fuente de resistencia está gobernada por dos genes, un gen mayor *Ahas1-1* y un gen modificador, que incrementa los niveles de tolerancia cuando *Ahas1-1* está presente (Bruniard y Miller, 2001). Esta tecnología (IMI-resistente), actualmente disponible en

Argentina está comercialmente asociada al herbicida de amplio espectro imazapir y ha impactado fuertemente en el sistema productivo del cultivo, alcanzando para la campaña 2007/2008 el 38 % del área implantada (BASF, 2008). Debido a que los genes de resistencia fueron obtenidos de una población de girasol silvestre, algunos componentes de rendimiento como la biomasa de los granos y el contenido de aceite se vieron afectados negativamente en los primeros híbridos con esta tecnología (Sala et al., 2008a).

Se encontró que el girasol de Kansas resistente a imazetapir que fue utilizado para desarrollar la tecnología CL también era medianamente resistente a las Sulfonilureas clorimuron y tifensulfuron (Baumgartner et al., 1999; Al-Khatib et al., 2000). Otros casos documentados de resistencia cruzada a herbicidas inhibidores de AHAS involucran a *Stelaria media* (Hall y Devine, 1990), *Xanthium strumarium* (Sprague et al., 1997), *Amaranthus hybridus* (Whaley et al., 2007), *Cyperus difformis* (Merotto et al., 2009).

La empresa privada responsable del desarrollo (BASF), considera que la tecnología Clearfield Plus, también denominada CLHA-Plus o CL Plus, permitiría superar los efectos depresivos del rendimiento que aparece en el fondo genético agrestal asociado a la tecnología CL. Los materiales CL Plus tolerarían altas dosis de Imidazolinonas de menor residualidad, sin rescindir buen control de malezas. Esta tecnología, está basada en un único alelo *Ahas1-3* que es dominante y no requiere de la participación de genes modificadores (Sala et al., 2008b). De acuerdo a los obtentores, la tecnología CL Plus está basada en un gen dominante que confiere elevada tolerancia a herbicidas IMI (BASF, 2012). Por ello, pueden aplicarse adyuvantes más fitotóxicos que confieren amplio espectro de control de malezas aun con baja dosis de aplicación (Pfenning et al., 2008 y 2012).

La tecnología ExpresSun<sup>®</sup>, se incorporó al mercado de Europa y América del Norte en 2007. La fuente de tolerancia a la Sulfonilurea tribenuron-metil está basada en un alelo mutante similar al *Ahas1-2*, fue desarrollada por mutagénesis inducida (Jocić et al., 2011; Sala y Bulos, 2012; Streit, 2012). En Argentina, esta tecnología se ha incorporado recientemente al mercado, que dispone de un híbrido comercial con tolerancia a tribenuron-metil (SU-resistente) (Quality Crops, 2013).

Las Imidazolinonas, que incluyen imazapir, imazapic, imazetapir, imazamox, imazametabenz e imazaquin, controlan un amplio espectro de malezas gramíneas y de hoja

ancha (Tan et al., 2005). Las Sulfonilureas, al igual que las Imidazolinonas, son herbicidas que inhiben la actividad de la enzima AHAS. Desde el principio de la década de 1980, las Sulfonilureas han resultado ser muy eficaces para el control de malezas de hoja ancha, principalmente en cultivos de trigo y cebada. Ambas familias de herbicidas también han demostrado eficacia para el control de malezas parásitas, como *Orobanche cumana* o “jopo” (García-Torres et al., 1994). Esta maleza parásita, que no ha sido descrita en Argentina, es una de las mayores limitantes de la producción de girasol en Europa del Este y España (Fernández-Martínez et al., 2012; Pérez-Vich, 2012).

Las Imidazolinonas, junto con las Sulfonilureas, Triazolopirimidinas, Sulfonil amino carbonil triazolinonas y Pirimidiltiobenzoatos, son herbicidas inhibidores de la enzima acetohidroxiácido sintasa (AHAS), enzima esencial para la biosíntesis de los aminoácidos de cadena ramificada valina, leucina e isoleucina (Tan et al., 2005; Arregui y Puricelli, 2008). Los inhibidores de la enzima AHAS, han sido crecientemente utilizados debido a su amplio espectro de control de malezas, baja toxicidad en mamíferos, alta selectividad, bajas dosis de aplicación y bajas tasas de uso (Mallory-Smith y Retzinger Jr., 2003).

Los híbridos de girasol IMI-resistente son ampliamente utilizados en Turquía debido al control efectivo de jopo y otras malezas clave como *Xanthium* (Kaya et al., 2012). Sin embargo, los híbridos SU-resistentes son ampliamente preferidos en Hungría y Rumania, pues el herbicida es de menor costo y efectivo especialmente en las áreas donde el jopo no es problemático.

Olson et al. (2004) estudiaron la tolerancia de 46 poblaciones naturales de *H. annuus* y tres de *H. petiolaris* de EE.UU a imazamox (IMI) o tribenuron-metil (SU). Los autores concluyeron que al menos el 8 % y el 57 % de los campos estudiados exhibieron tolerancia a la Imidazolinona o a la Sulfonilurea. También encontraron respuesta diferencial entre regiones geográficas adjudicadas a la frecuencia de utilización de esos herbicidas. Resultados similares encontraron Miller y Seiler (2005) en Canadá, donde el 52 % de 23 poblaciones de *H. annuus* fue tolerante a tribenuron-metil. En ese relevamiento ninguna población de *H. petiolaris* toleró al herbicida.

En Argentina se ha observado que las poblaciones naturales de ANN fueron sensibles a bajas dosis de imazapir (Presotto et al., 2012a). Sala y Bulos (2012) estudiaron la respuesta

de 46 poblaciones de *H. annuus* a los herbicidas metsulfuron ( $5 \text{ g ha}^{-1}$ ) e imazapir ( $80 \text{ g ha}^{-1}$ ). Una población colectada en la provincia de Córdoba, la cual no estaría naturalizada en la región Central Argentina (Poverene et al., 2002 y 2008; Cantamutto Miguel, com. per.), mostró tolerancia a ambos herbicidas y más de la mitad de su descendencia también lo fue a imazapir. Estos autores utilizaron esta fuente para desarrollar la línea RW-B, portadora del alelo (*Ahas1-4*). El alelo *Ahas1-4* podría ser utilizado para desarrollar nuevas tecnologías.

La presencia de poblaciones naturales de *H. annuus* en la región Central de nuestro país, que pueden hibridar con el girasol, genera un escenario en el que resulta posible la producción natural de híbridos resistentes a Imidazolinonas (Ureta et al., 2008a). Se han comprobado cruzamientos entre poblaciones naturales de *H. annuus* y el girasol a distancias mayores a los 500 m (Arias y Rieseberg, 1994; Ureta et al., 2008b). Debido a que se trata de un gen dominante, la progenie de plantas de las poblaciones naturales fecundadas por un girasol IMI-resistente producirá descendencia resistente al herbicida (Massinga et al., 2003).

Aunque la hibridación de *H. petiolaris* con el girasol enfrenta barreras reproductivas que limitarían la introgresión del cultivo, bajo las condiciones de la agricultura nacional es frecuente hallar robustas evidencias que prueban lo contrario (Covas y Vargas Lopez, 1970; Gutiérrez et al., 2010). Si bien las plantas originadas de esas cruzas tienen baja producción de semillas y son relativamente poco fecundas, pueden dejar descendencia. También es posible la recuperación de la capacidad reproductiva en generaciones posteriores a la hibridación.

El glifosato es un versátil herbicida no selectivo y de aplicación foliar, utilizado tanto en barbecho como en postemergencia de cultivos glifosato-resistentes (RR), que controla numerosas malezas anuales y perennes (Henry et al., 2007). La introducción de cultivos RR a finales de 1990 permitió a los agricultores contar con una simple opción de control de un amplio espectro de malezas. Es un herbicida que inhibe de manera competitiva a la enzima 5-enolpiruvilsikimato-3-fosfato sintasa (EPSPS), responsable de catalizar la síntesis de los aminoácidos aromáticos fenilalanina, tirosina y triptófano (Steinrücken y Amrhein, 1980; Duke y Powles, 2008). Produce detención del crecimiento de manera casi inmediatamente,

seguida por una clorosis en los puntos activos de crecimiento y necrosis a lo largo de toda la planta en el transcurso de 1 a 2 semanas.

El herbicida aclonifen, del grupo químico Difenil éter, se liberó al mercado nacional en la década de 1980 como una nueva alternativa en el control de malezas en girasol, cultivo en el cual es altamente selectivo (Leguizamón, 2009). En contraste con otros herbicidas de la misma familia, este compuesto actúa a través de la acumulación fitotóxica de protoporfirina IX y de la inhibición de la síntesis de carotenoides (Kilinc, 2011). Numerosas malezas son muy sensibles a este herbicida mientras que el cultivo de girasol parece ser altamente tolerante. El herbicida postemergente benazolin también puede ser utilizado para el control de latifoliadas en el cultivo de girasol (CASAFE, 2007).

El relevamiento realizado en Argentina documentó 139 casos de plantas o poblaciones agrestales de especies anuales del género *Helianthus*, distribuidos en las provincias de La Pampa, Buenos Aires, San Luis, Córdoba, Salta y Río Negro (Capítulo 2). La especie *H. petiolaris* fue más abundante, pero *H. annuus* solo se observó en 14 localizaciones. Los voluntarios de girasol se hallaron en una docena de casos. Los restantes casos estuvieron vinculados a plantas fuera de tipo, emergidas a partir de contaminación genética de la semilla y a cruces entre los tres taxos. Se desconoce si todas las poblaciones de *Helianthus* anuales naturalizadas en Argentina presentan tolerancia a herbicidas de uso generalizado en la agricultura.

La semilla del girasol puede permanecer en el suelo sin germinar en la estación que se la sembró y los granos del cultivo pueden caer al suelo en forma involuntaria. La germinación de estos disemínulos origina a los voluntarios (Cantamutto y Poverene, 2003). A pesar de que más de diez empresas agropecuarias han desarrollado e incorporado al mercado más de 15 formulaciones para controlar a estas malezas (Tabla 5.1), bajo ciertas circunstancias de manejo, las plantas voluntarias de girasol son consideradas malezas nocivas (Robinson, 1978a; Gillespie y Miller, 1984; Gigon et al., 2008).

## **HIPÓTESIS**

Las poblaciones de *Helianthus annuus* y de *H. petiolaris* naturalizadas en Argentina son susceptibles a herbicidas de empleo generalizado en la agricultura nacional.

## **OBJETIVO**

Evaluar la sensibilidad de poblaciones de *H. annuus* y *H. petiolaris* a media (0,5 X) y doble dosis (2 X) comercial de: glifosato, imazapir, imazapir+imazetapir, aclonifen, prosulfuron, metsulfuron metil.

Tabla 5.1 : Herbicidas recomendados para el control de plantas voluntarias de girasol (CASAFE, 2007).

Principio activo	Nombre comercial	Empresa	Dosis	Cultivo
2,4 DB	2,4 DB Equipagro; 2,4 DB Zamba; Butoxone A; Butoxone E; Debemax	Monsanto, Nidera, Nufarm; Icona	0,04-1,25 l/ha	Alfalfa, lenteja, maní, soja, pasturas
MCPA	MCPA 28 Nufarm; MCPA Zamba; Rhomene	Nufarm, Nidera	0,5-4 l/ha	Alpiste, mijo, arroz, arveja, avena, cebada, centeno, trigo, césped, campo natural, lino, maíz, maní, papa, sorgo, pasturas gramíneas
Bentazon	Basagran 60	BASF Argentina	0,5-5 l/ha	Arroz, arveja, cebolla, césped, espárrago, frutales, lino, maíz, sorgo, maní, papa, pasturas, poroto, soja
Fluroxipir	Starane	Dow Agrosiences	0,35-1 l/ha	Avena, cebada, centeno, trigo, cebolla, cítricos, frutales de pepita
Prosulfuron	Peak 75 WG	Syngenta Agro	25-30 g/ha	Maíz, sorgo, trigo
Imazapic + Imazetapir	On Duty	BASF Argentina	114 g	Maíz Clearfield
Diflufenican	Brodal 50 SC; Pelican	Bayer; Chemiplant	100 l/ha	Pasturas
Acifluorfen + Bentazon	NFC	NFC	1-1,6 l/ha	Soja
Bentazon + Imazaquin	NFC	NFC	1-1,25 l/ha	Soja
Imazaquin	Scepter; Scepter 70 DG	BASF Argentina	1 (20 %)	Soja
Imazaquin + Glifosato	One shot	BASF Argentina	6,6 l/ha	Soja
Imazaquin + Pendimetalin	NFC	NFC	4,5-5,5 l/ha	Soja
Aminopyralid + Metsulfuron Metil	Tronador max	Dow Agrosiences	1 pack 10-15 ha	Trigo
Piraflufen Etil y Metsulfuron Metil	Ecopart + Sumieco	Summit agro	0,1 + 8 g/ha	Trigo
Metsulfuron Metil + Picloram	Combo	Dow Agrosiences	6,7 g/ha + 0,08 l/ha	Trigo
Triasulfuron	Logran	Syngenta Agro	10 g/ha	Trigo
Carfentrazone Etil	Affinity; Aurora; Shark 40 EC	FMC	0,03-0,04 l/ha	Trigo
Dicamba + Prosulfuron + Triasulfuron	Peak pack; Peak pack L	Syngenta Agro	100+10+10 g/ha	Trigo

## MATERIALES Y MÉTODOS

La evaluación fue llevada a cabo en el invernadero del Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur (UNS) (latitud 38°41'46,18''S longitud 62°14'55,18''O).

El material genético evaluado estuvo constituido por cinco poblaciones naturales de *Helianthus annuus* y cinco de *H. petiolaris*, colectadas por el grupo de trabajo en la región Central Argentina y agrupados en los taxas ANN y PET respectivamente (Tabla 5.2). El híbrido comercial DK 3880 CL (SUN) y su descendiente F2 (VOL), fueron utilizados como controles y correspondieron al taxa DOM.

Para la cría de las plantas se utilizaron bandejas multicelda de 28 x 54 cm, rellenas con el sustrato comercial Grown Mix (MultiPro; [www.terrafertil.com](http://www.terrafertil.com)). Las semillas se estratificaron una semana a 5 °C (ISTA, 2004) y se pre-germinaron sobre papel húmedo sobre bandejas plásticas. Con la finalidad de asegurar un número mínimo de individuos se colocaron dos semillas, que mostraban emergencia incipiente de la raicilla, por celda. Inmediatamente luego de la emergencia de las plántulas se raleó a un individuo por celda.

La cría se realizó en invernadero, con riego diario por microaspersión, bajo condiciones de 20-25 °C. A los 40 días de la siembra, en el estadio de 2-4 hojas desarrolladas (V2-V4; Schneiter y Miller, 1981), se aplicaron los herbicidas utilizando una mochila pulverizadora de presión constante provista con una pastilla tipo abanico plano Teejet 8001. La velocidad de trabajo fue de 1,09 m s<sup>-1</sup>, considerando un ancho de labor de 0,6 m.

Tabla 5.2: Poblaciones del género *Helianthus* evaluadas por sensibilidad a seis herbicidas bajo condiciones de invernadero.

Acrónimo	Origen	Departamento/Partido	Condiciones bajo las cuales se realizó la recolección de la población
<b><i>Helianthus annuus</i> (ANN)</b>			
BRW-A	Barrow (BA)	Tres Arroyos	Población invasora ubicada dentro de un lote de girasol en Tres Arroyos. Cinco años de seguimiento
BAR-R	Colonia Barón (LP)	Quemú Quemú	Población muy densa. En camino de tierra perpendicular a RP 10.
RCU-R	Río Cuarto (COR)	Río Cuarto	Población numerosa y estable lindera al Aeroclub. Individuos senescentes, poco ramificados por la sequía
PUM-R	Puán (BAI)	Puán	Población estable lindera al canal de desagüe de la Maltería Puán
DIA-R	Diamante (EE)	Diamante	Población estable sobre las barrancas del río
<b><i>Helianthus petiolaris</i> (PET)</b>			
RIV-A	Rivera (LP)	Adolfo Alsina	Población invasora ubicada en el borde de un cultivo de girasol
SOJ-A	Catriló (LP)	Catriló	Plantas invasoras ubicadas dentro de un cultivo de soja
LON-A	Lonquimay (LP)	Catriló	Población invasora ubicada dentro de un campo natural intensamente invadido. Tres años de seguimiento
CUE-R	Cuero de Zorro (BAI)	Trenque Lauquen	Población en zona de posible introgresión con girasol
SRO-R	Santa Rosa (LP)	Capital	Población en banquina de RN35 relativamente aislada de cultivos de girasol
<b><i>Helianthus domesticado</i> (DOM)</b>			
SUN	DK3880	-	Girasol híbrido IMI-tolerante.
VOL	(F2) DK 3880	-	Descendencia de polinización libre del híbrido comercial DK3880.

<sup>1</sup> LP= La Pampa, BAI= Buenos Aires, EE= Entre Ríos, COR= Córdoba

Los herbicidas post-emergentes fueron seleccionados considerando su potencial utilidad bajo las condiciones de la agricultura nacional (Tabla 5.3). Los principios activos utilizados fueron: glifosato, imazapir, imazapir+imazetapir, aclonifen, prosulfuron, metsulfuron metil. Los herbicidas se aplicaron a razón de la mitad (0,5X) y doble (2X) de la dosis comercialmente recomendada (CASAFE, 2007). Para inferir sobre la factibilidad de control químico y el perfil de tolerancia se exploró una subdosis, calculada como la mitad de la recomendada (0,5X), y una dosis elevada (2X), correspondiente al doble de la comercial. Como control se utilizaron plantas de cada población criadas en forma simultánea, que no se asperjaron con los herbicidas.

Luego de 25 días de la aplicación de los herbicidas, tres operarios independientes estimaron el daño en cada población utilizando una escala visual (Tabla 5.4). La biomasa aérea y radical acumulada, luego de 32 días de la aplicación se obtuvo separando manualmente las dos fracciones. Cada fracción fue lavada cuidadosamente con agua y secada en estufa a 60 °C hasta peso constante. Los datos se expresaron como biomasa seca aérea y subterránea por planta ( $\text{g pl}^{-1}$ ).

Se realizaron dos réplicas del experimento. El diseño empleado fue completamente aleatorizado con cinco (primer réplica) y seis (segunda réplica) repeticiones. Cada unidad experimental contó con 10 o más plantas ( $n \geq 10$ ). Se realizó análisis de la varianza (ANOVA) para poblaciones individuales y agrupadas en los taxas (biotipos) ANN, PET y DOM, de acuerdo a lo mostrado en la tabla 5.2. Se utilizó como variables de clasificación a operario y réplica de la prueba. Las medias fueron comparadas mediante la prueba de Fisher para  $p < 0,05$ . El posible error humano de la estimación del daño visual provocado por los herbicidas quedó incluido en el término del error experimental del análisis de varianza.

El efecto herbicida sobre la biomasa aérea y radical para cada biotipo fue representado en un gráfico de burbujas. El eje X correspondió a la fracción de acumulación de la biomasa aérea respecto del control, el eje Y al porcentaje de biomasa radical respecto del control, mientras que el tamaño de la burbuja se vinculó con la dosis de herbicida utilizada. Las burbujas ubicadas sobre el primero de los cuadrantes de la figura (margen superior-derecho) representaron aquellas combinaciones herbicidas-dosis que afectaron en menor

medida al biotipo, mientras que las burbujas situadas sobre el tercer cuadrante (margen inferior-izquierdo) corresponde a aquellos grupos herbicida-dosis que más la afectaron. En el segundo cuadrante (margen superior-izquierdo) se ubicaron los tratamientos que han afectaron en mayor medida a la parte aérea, mientras que en el cuarto cuadrante (margen inferior-derecho) se ubicaron los tratamientos que disminuyeron en mayor medida a la biomasa radical. De esta forma, aquellas poblaciones (burbujas) situadas sobre la bisectriz de la figura, presentaron similar daño en la biomasa aérea y la biomasa radical. En aquellas poblaciones situadas por debajo de la bisectriz, el herbicida habría afectado más a su parte radical que a la aérea. Por el contrario, en las poblaciones situadas sobre la bisectriz, el herbicida habría sido más perjudicial sobre la parte radical respecto a la aérea.

Los biotipos se ordenaron según la respuesta a los herbicidas mediante un análisis de agrupamiento (Cluster). Se realizó un análisis de componentes principales y un biplot en el cual se mostró la caracterización de los grupos diferenciados en el Cluster. En todos los casos se utilizó el programa estadístico InfoStat (2013).

Tabla 5.3. Herbicidas postemergentes evaluados en poblaciones de *H. annuus* y *H. petiolaris* naturalizadas en Argentina. p.a: principio activo, clasificación química, nombre comercial, dosis y cultivo recomendados (CASAFE, 2007).

Herbicida	Clasificación Química <sup>1</sup>	p.a nomenclatura química	Nombre comercial	Dosis recomendada (X)	Cultivos	Grupo de malezas que controla <sup>2</sup>
Imazapir	IMI	Acido 2-(4-isopropil-4-metil-5-oxo-2-imidazolín-2-il) nicotínico	CLEAR SOL	100 g/ha	Girasol CL	Dico-A
					Caña de azúcar	Dico-P
						Mono-A
						Mono-P
Imazapir + Imazetapir	IMI	Acido 2-(4-isopropil-4-metil-5-oxo-2-imidazolín-2-il-nicotínico + ácido 5-etil-2-(4-isopropil-4-metil-5-oxo-2-imidazolín-2-il) nicotínico	LIGHTNING	114 g/ha	Maíz CL	Dico-A
						Mono-A
						Mono-P
Metsulfuron Metil	SU	Metil 2-[[[(4-metoxi-6-metil-1,3,5-triazina-2-il)amino)carbonil)amino)sulfonil]benzoato	ESCORT	8 g/ha	Cebada	Dico-A
					Trigo	
Prosulfuron	SU	N-[[[(4-metoxi-6-metil-1,3,5-triazina-2-il)-amino]carbonil]-2-(3,3,3-trifluoropropil)-benceno sulfonamida	PEAK 75 WG	30 g/ha	Maíz	Dico-A
					Sorgo	
					Trigo	
Aclonifen	DIF	2-cloro-6-nitro-3-difenileter	PRODIGIO 60 SC	900 g/ha	Girasol	Dico-A
					Convencional	
Glifosato	FMG	N-(fosfonometil) glicina	ROUNDUP	960 g/ha	Amplio espectro	Dico-A
						Dico-P
						Mono-A
						Mono-P

<sup>1</sup> IMI: Imidazolinona; SUL: Sulfonilurea; DIF: Difenil éter; FMG: Fosfonometilglicina. <sup>2</sup> Dico: dicotiledónea; Mono: monocotiledónea; -A: anual; -P: perenne

Tabla 5.4: Escala cualitativa utilizada para describir la fitotoxicidad de los herbicidas sobre las poblaciones de *Helianthus annuus* y *H. petiolaris* criadas en invernadero.

Escala	Descripción	Calificación
1	Sin daño	Tolerante
2	Daño leve	Medianamente tolerante
3	Daño medio, con ápice vivo	Medianamente susceptible
4	Ápice muerto, algunas hojas verdes	Susceptible
5	Ápice muerto, hojas totalmente secas	Muy Susceptible

## RESULTADOS

### EVALUACIÓN VISUAL

A partir del segundo día luego de la aplicación, las poblaciones más susceptibles mostraron amarillamiento en hojas jóvenes y ápice de las plantas. Hacia el final de la prueba, los síntomas de fitotoxicidad se hicieron más intensos, manifestándose necrosis en hojas y ápices, con la consecuente muerte de las plantas. Por el contrario, los materiales tolerantes no expresaron daño visible. Entre ambos extremos se encontraron situaciones intermedias; plantas con daño leve sólo en las hojas, plantas con necrosis parcial de las hojas y ápice sano y plantas con hojas verdes, pero con el ápice necrosado.

El ANOVA de la evaluación visual mostró interacción entre las variables de clasificación herbicida x dosis x biotipos. Por ello el efecto de los herbicidas fue analizado por separado para cada biotipo y dosis. Se observó que todos los herbicidas afectaron a las poblaciones de ANN en la dosis de 0,5X (Figura 5.1). Imazapir fue el herbicida más fitotóxico, con un nivel de daño medio de 4,0. Las Sulfonilureas, en general, mostraron menor fitotoxicidad que las Imidazolinonas a 0,5X. Metsulfuron produjo menor control que prosulfuron, que se diferenció de la mezcla imazapir+imazetapir, ambos con un nivel de daño > 3,5. Aclonifen produjo un nivel de daño menor a 2,5.

El taxa PET fue en general menos susceptible a los herbicidas (Figura 5.1). El daño causado por los dos principios activos de la familia de las Sulfonilureas superó el nivel 3,0. Las Imidazolinonas y el glifosato causaron un daño similar, siendo imazapir+imazetapir la mezcla herbicida más fitotóxica. El aclonifen a media dosis comercial fue tolerado por PET y ocasionó un nivel de daño medio < 2,0.

Las plantas del taxa DOM no fueron afectadas por los herbicidas de la familia de las Imidazolinonas, pero fueron altamente dañadas por las Sulfonilureas. El prosulfuron se destacó por su elevada fitotoxicidad sobre el girasol (daño > 4,0). El herbicida aclonifen produjo un daño visual que superó en más de un punto al testigo sin herbicidas.

En las aplicaciones de los herbicidas a doble dosis comercial se observó que ANN fue muy afectado por glifosato e imazapir (daño visual > 4,5) Prosulfuron y la mezcla imazapir+imazetapir, con un daño > 4,0 fueron significativamente más nocivos que metsulfuron, mientras que aclonifen fue el herbicida más tolerado, con un daño visual de  $2,9 \pm 0,8$ .

Todos los herbicidas aplicados a 2X afectaron negativamente a PET (Figura 5.2). El glifosato fue el herbicida más fitotóxico. Las Sulfonilureas fueron también muy fitotóxicas, particularmente en el caso del prosulfuron. La otra Sulfonilurea, el metsulfuron, produjo una toxicidad similar a imazapir, la Imidazolinona más fitotóxica (daño > 3,5). Aclonifen produjo un bajo nivel de daño visual, y superó al testigo sin herbicida.

La fitotoxicidad observada en DOM con la doble dosis comercial de herbicidas mostró la misma tendencia que a media dosis. Junto con glifosato, prosulfuron fue el tratamiento más fitotóxico, con un valor medio de la escala visual de  $4,7 \pm 0,5$ . Por su parte las Imidazolinonas no tuvieron diferencias con el testigo. El herbicida aclonifen causó un daño en la escala visual de  $3,4 \pm 0,5$ .

En base a la fitotoxicidad a los herbicidas, el análisis de cluster diferenció a cuatro grupos principales (Figura 5.3). Las poblaciones SUN y VOL fueron altamente tolerantes a las Imidazolinonas, pero medianamente sensibles a los demás herbicidas. Las cinco poblaciones de PET fueron tolerantes a aclonifen, medianamente tolerantes a glifosato y prosulfuron. El grupo integrado por las poblaciones DIA-R y PUM-R, en general fue más sensible a las Imidazolinonas, pero toleraron a metsulfuron. El grupo compuesto por las otras poblaciones de ANN (BAR-R, BRW-A y RCU-R), mostró mayor sensibilidad a todos los herbicidas evaluados.

Figura 5.1: Daño observado (Escala en Tabla 5.4) en los biotipos de *Helianthus* anuales con la dosis de 0,5X de seis herbicidas de uso comercial. Para cada taxa, letras distintas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$  para la prueba de LSD Fisher).

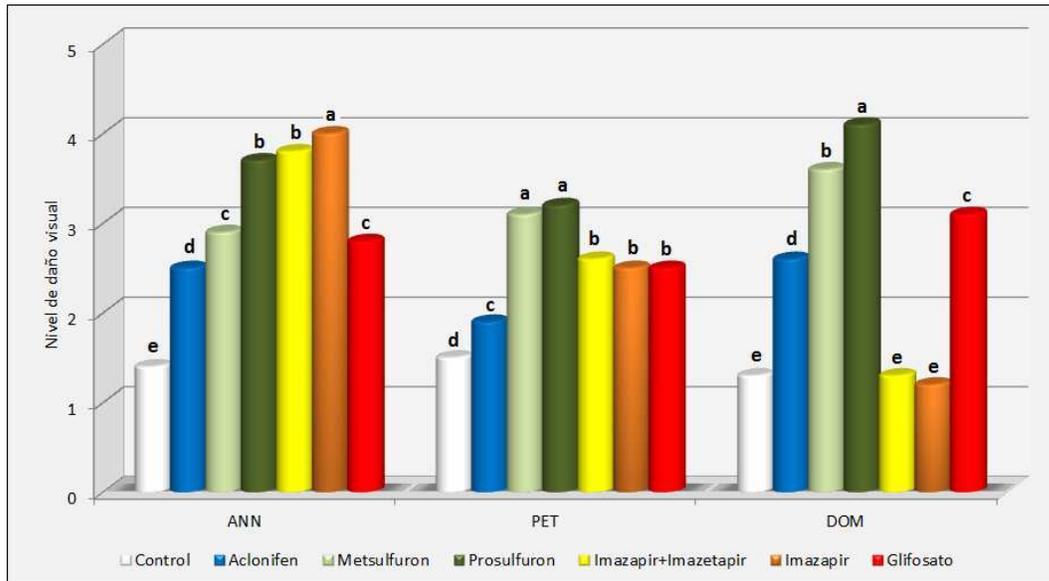




Figura 5.2: Daño observado (Escala en Tabla 5.4) en los biotipos de *Helianthus* anuales con una dosis de 2X de seis herbicidas. Para cada taxa, letras distintas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$  para la prueba de LSD Fisher).

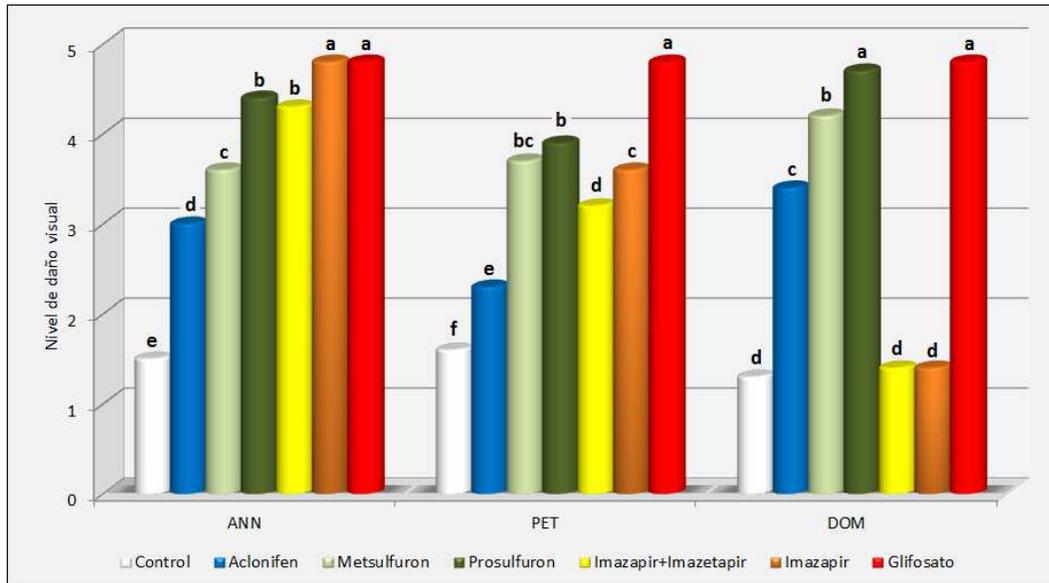
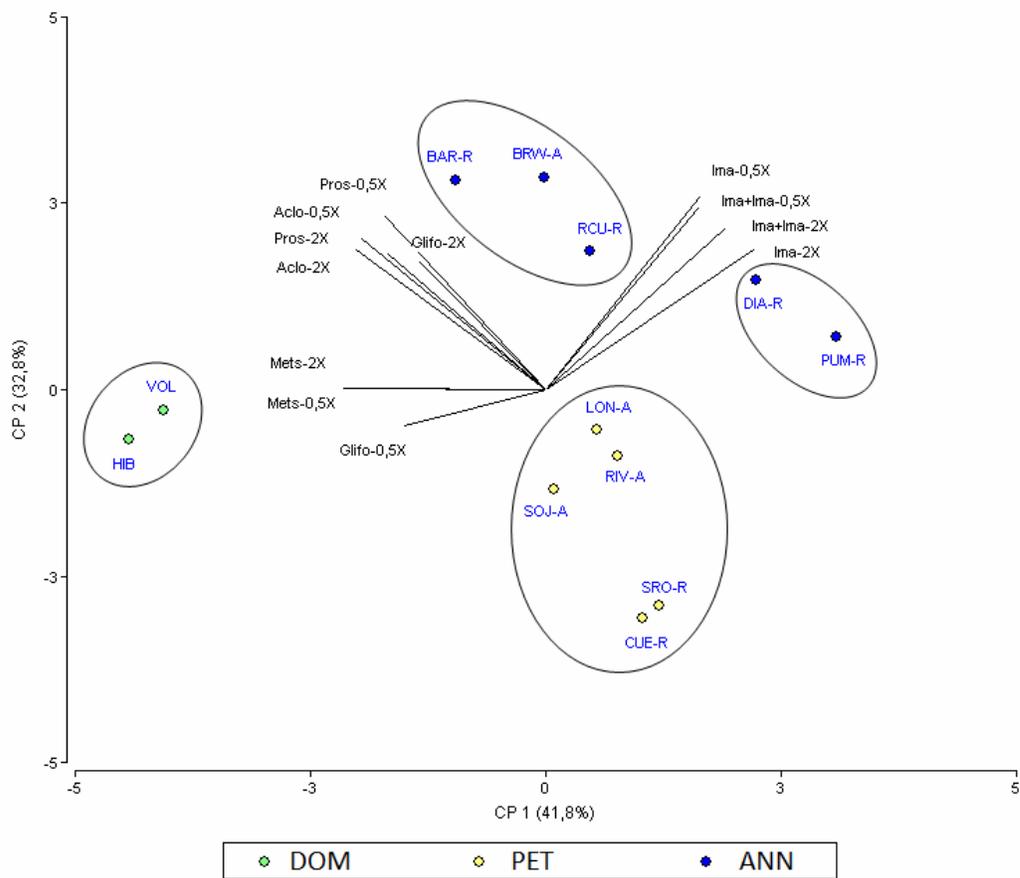




Figura 5.3: Análisis de componente principales de las poblaciones de especies anuales del género *Helianthus* evaluados según la respuesta a seis herbicidas de uso frecuente en la región Central Argentina. Los vectores corresponden al daño visual por encima del testigo provocado por los herbicidas aclonifen (Aclo), prosulfuron (Pros), metsulfuron (Mets), imazapir (Ima), imazapir+imazetapir (Ima+Ima) y glifosato (Glifo) evaluados a media (0,5X) y doble (2X) dosis comercial. Las elipses muestran los grupos formados según respuesta a herbicidas, diferenciados en el análisis de conglomerados (datos no mostrados).





## BIOMASA AÉREA (BA) y RADICAL (BR)

Los biotipos se diferenciaron en la BA y BR acumulada. Entre ellos, DOM presentó los mayores valores de biomasa total acumulada ( $BA = 531 \pm 65 \text{ mg pl}^{-1}$  y  $BR = 176 \pm 5 \text{ mg pl}^{-1}$ ). Por su parte PET produjo las plantas más pequeñas ( $BA = 65 \pm 5 \text{ mg pl}^{-1}$  y  $BR = 39 \pm 4 \text{ mg pl}^{-1}$ ). ANN presentó una acumulación de biomasa intermedia entre los otros dos biotipos. El ANOVA de los parámetros BA y BR también mostró interacción triple entre las variables de clasificación, por lo cual los resultados se presentaron separados según biotipos, dosis y herbicidas.

Todos los herbicidas evaluados a 0,5X disminuyeron significativamente la BA de ANN (Tabla 5.5). Imazapir fue el herbicida más fitotóxico y redujo la BA de ANN más del 50 %, mientras que las Sulfonilureas produjeron la fitotoxicidad más baja (Figura 5.4). Entre ellas, el metsulfuron redujo menos del 20 % la BA y fue el único que no afectó la BR de ANN. Glifosato fue el herbicida más limitante de la acumulación de BR, que se redujo más del 50 %, sin diferenciarse de imazapir y la mezcla imazapir+imazetapir. Glifosato fue el único herbicida que a 0,5X modificó la relación BA/BR de ANN.

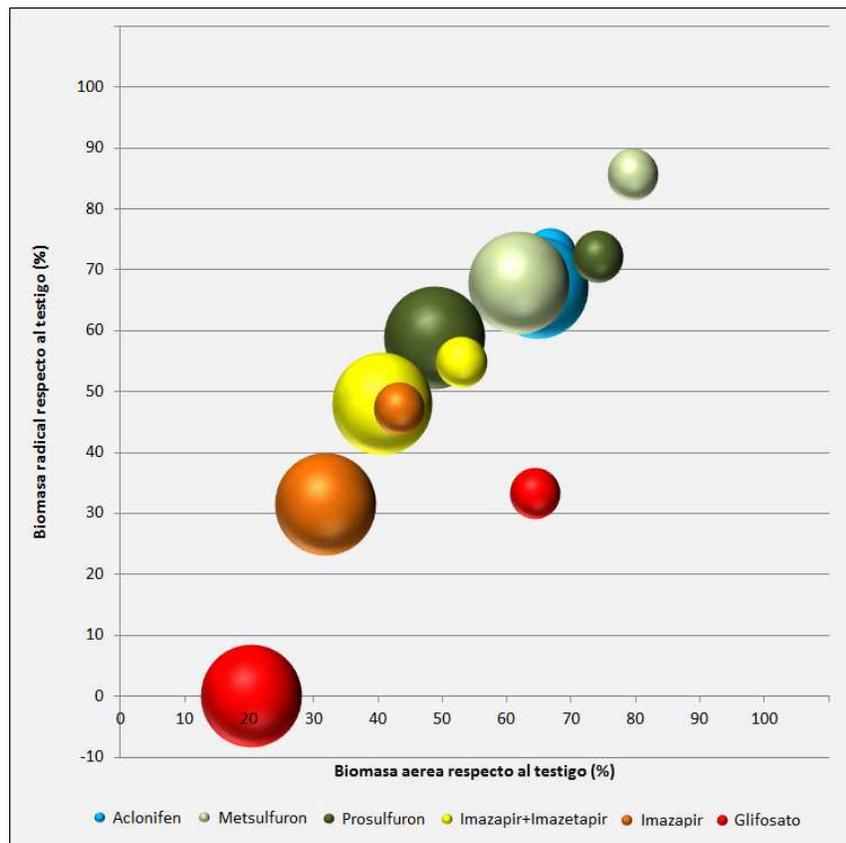
Los herbicidas evaluados a 2X disminuyeron de manera altamente significativa la acumulación de BA y BR de ANN. Al igual que lo observado a 0,5X, aclonifen fue el herbicida que menos inhibió la producción de BA (35 %), sin diferenciarse de las Sulfonilureas (Tabla 5.5). Por otro lado, el glifosato fue el que más daño causó, limitando la acumulación de BA más del 75 %. Las Imidazolinonas causaron una mayor reducción de la BR y difirieron entre sí, siendo imazapir la Imidazolinona más fitotóxica con reducción de la BR mayor al 50 %. Al igual que lo ocurrido a 0,5X, glifosato redujo en mayor grado la acumulación de BR, a un nivel tal que se observó un completo secado de las plantas por lo que no fue posible cuantificar el daño. Debido a esto, para la relación BA/BR este tratamiento fue excluido del análisis, resultando las Imidazolinonas los que afectaron en mayor medida esta relación.

Tabla 5.5. Efecto de seis herbicidas de uso comercial sobre la biomasa aérea (BA), biomasa radical (BR) y relación BA/BR de los biotipos de *Helianthus* anuales. Para cada población, letras distintas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$  para la prueba de LSD Fisher).

	ANN			PET			DOM		
	BA	BR	BA/BR	BA	BR	BA/BR	BA	BR	BA/BR
Control	178 ± 15 a	92 ± 8 a	2,2 ± 0,1	65 ± 5 a	39 ± 4 a	1,5 ± 0,1	531 ± 65 a	176 ± 5 a	4,5 ± 0,3 b
<b>0,5X</b>									
Aclonifen	105 ± 12 c	67 ± 7 bc	2,0 ± 0,1 b	61 ± 4 ab	34 ± 6 ac	1,8 ± 0,2	291 ± 46 b	106 ± 5 b	4,8 ± 0,4 a
Glifosato	101 ± 9 c	31 ± 5 d	3,2 ± 0,5 a	49 ± 5 cd	19 ± 3 d	2,1 ± 0,3	257 ± 27 b	56 ± 10 c	6,5 ± 1,0 b
Imazapir + Imazetapir	102 ± 7 c	51 ± 4 cd	2,3 ± 0,1 b	53 ± 4 bc	36 ± 3 ab	1,5 ± 0,1	607 ± 57 a	176 ± 4 a	4,6 ± 0,2 a
Imazapir	87 ± 6 c	44 ± 4 d	2,4 ± 0,2 b	49 ± 3 cd	28 ± 2 cd	1,5 ± 0,1	575 ± 47 a	173 ± 4 a	4,4 ± 0,1 a
Metsulfuron	147 ± 12 b	79 ± 6 ab	2,2 ± 0,1 b	42 ± 2 d	29 ± 2 bc	1,6 ± 0,1	324 ± 39 b	113 ± 8 b	4,2 ± 0,3 a
Prosulfuron	140 ± 10 b	67 ± 4 bc	2,5 ± 0,1 b	46 ± 3 cd	28 ± 2 cd	1,6 ± 0,1	311 ± 32 b	99 ± 6 b	4,5 ± 0,2 a
ANOVA	**	**	**	**	**	ns	**	**	**
<b>2X</b>									
Aclonifen	116 ± 10 b	63 ± 5 b	2,4 ± 0,1 b	51 ± 3 b	29 ± 2 b	1,7 ± 0,1	286 ± 36 b	94 ± 7 bc	4,5 ± 0,2
Glifosato	40 ± 4 e	0 ± 0 e	-	23 ± 2 d	0 ± 0 c	-	113 ± 9 c	0 ± 0 d	-
Imazapir + Imazetapir	79 ± 5 cd	44 ± 4 c	2,9 ± 0,5 ab	40 ± 3 c	27 ± 2 b	1,4 ± 0,1	604 ± 55 a	171 ± 3 a	4,7 ± 0,2
Imazapir	65 ± 5 d	29 ± 3 d	3,3 ± 0,4 a	40 ± 2 c	25 ± 2 b	1,6 ± 0,1	637 ± 67 a	170 ± 6 a	4,7 ± 0,3
Metsulfuron	115 ± 10 b	63 ± 5 b	2,4 ± 0,2 b	35 ± 2 c	25 ± 2 b	1,6 ± 0,1	276 ± 30 b	102 ± 8 b	4,0 ± 0,3
Prosulfuron	94 ± 7 bc	54 ± 4 bc	2,3 ± 0,1 b	37 ± 2 c	24 ± 1 b	1,4 ± 0,1	252 ± 26 b	86 ± 6 c	4,2 ± 0,3
ANOVA	**	**	*	**	**	ns	**	**	ns

Los datos pertenecientes al tratamiento de glifosato a 2X fueron excluidos para el análisis de la relación BA/BR debido a que la raíz se encontraba total destruida (BR = 0).

Figura 5.4: Acumulación porcentual de biomasa aérea y radical de *Helianthus annuus* en respuesta a seis herbicidas. El tamaño de la bola indica la dosis utilizada (chica = 0,5X; grande = 2X).





El herbicida aclonifen a 0,5X no afectó la acumulación de BA y BR de PET, sin diferenciarse de Imazapir+Imazetapir para BR (Tabla 5.5). El resto de los herbicidas disminuyeron estos parámetros más del 15 %. Con metsulfuron, la BA disminuyó más del 30 %. Glifosato fue el herbicida que más afectó la BR, habiendo desarrollado menos del 50 % del control libre de herbicidas (Figura 5.5).

Todos los tratamientos a 2X disminuyeron la acumulación de BA de PET. Aclonifen fue el herbicida que menos afectó este parámetro (< 25 %), mientras que glifosato fue el que más limitó el crecimiento aéreo (> 60 %). Los tratamientos con Imidazolinonas y Sulfonilureas, no difirieron entre sí y deprimieron la acumulación de BA en una magnitud intermedia a lo causado por los otros dos herbicidas.

Al igual que lo ocurrido con la BA, todos los herbicidas aplicados a 2X disminuyeron la producción de BR de PET. Las Imidazolinonas, las Sulfonilureas y el aclonifen disminuyeron más del 25 % la BR, sin diferir significativamente entre ellos. El glifosato aplicado a razón de 2X, produjo completa anulación de la BR. La relación BA/BR de PET no fue afectada por ningún herbicida.

Aplicadas a razón de 0,5X, las Imidazolinonas no afectaron la BA y BR de DOM, mientras que los demás tratamientos si lo hicieron (Tabla 5.5). A esa misma dosis, el glifosato fue el herbicida más fitotóxico y redujo más del 60 % la BR y la BA (Figura 5.6). Este herbicida fue el único que modificó la relación BA/BR.

Al igual que lo observado en 0,5X, las Imidazolinonas a 2X no afectaron la BA y la BR de DOM. En esa dosis, el glifosato redujo la BA más del 75 % y produjo completa cesación de la vitalidad de la BR. De los restantes herbicidas, prosulfuron fue el más nocivo disminuyendo más del 50 % la BA y la BR. La exclusión del tratamiento de glifosato a 2 X no permitió observar diferencias en la relación BA/BR.



Figura 5.5: Acumulación porcentual de biomasa aérea y radical de *Helianthus petiolaris* en respuesta a seis herbicidas. El tamaño de la bola indica la dosis utilizada (chica = 0,5X; grande = 2X).

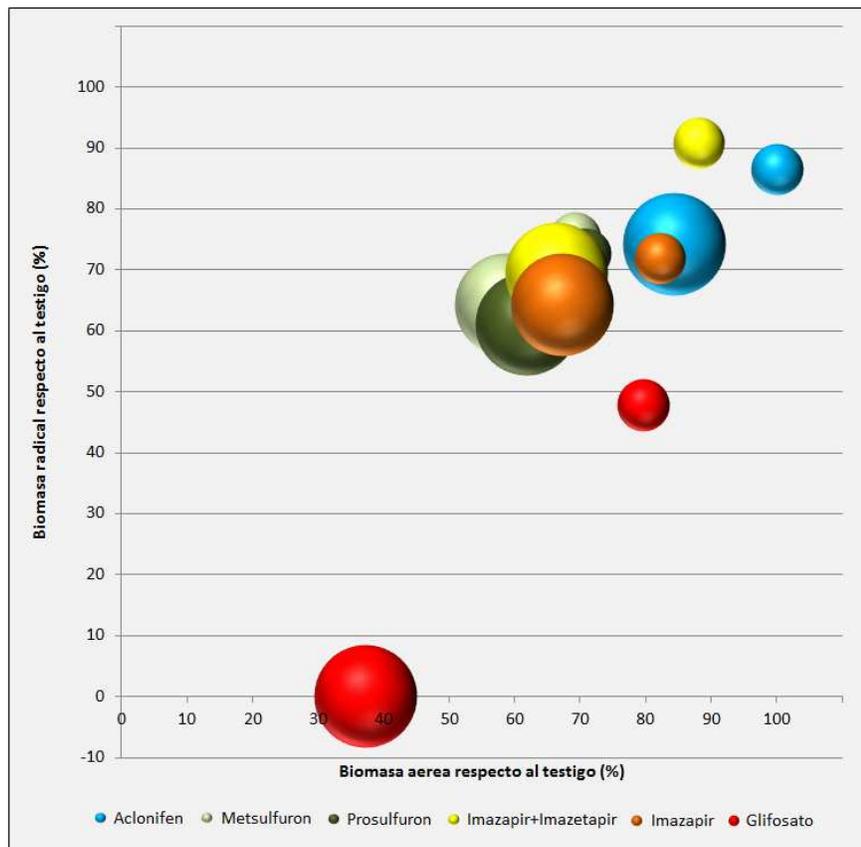
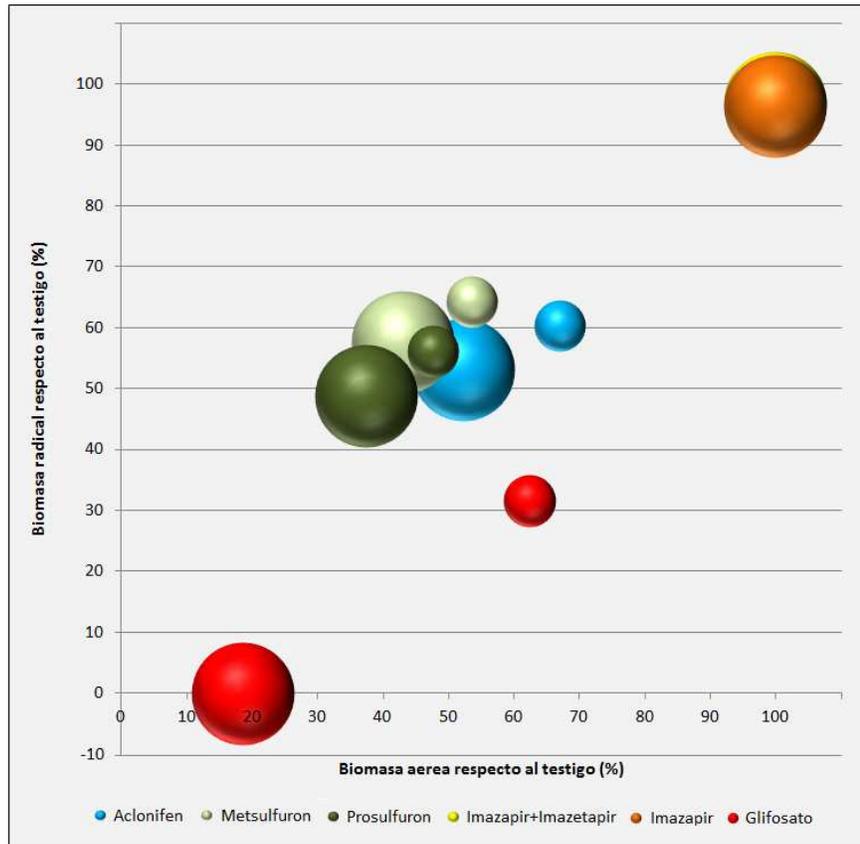




Figura 5.6: Acumulación porcentual de biomasa aérea y radical de dos poblaciones de girasol domesticado (DK3880 y su F2) en respuesta a seis herbicidas. El tamaño de la bola indica la dosis utilizada (chica = 0,5X; grande = 2X).





## DISCUSIÓN

En general, las poblaciones de ANN fueron sensibles a los herbicidas evaluados, siendo imazapir el herbicida que produjo la mayor fitotoxicidad. Presotto et al. (2012a) también hallaron que las poblaciones argentinas de ANN eran muy sensibles a imazapir y resultaban afectadas aún con dosis bajas. Las poblaciones de PET presentaron un nivel intermedio de tolerancia a las Imidazolinonas pero las Sulfonilureas fueron más fitotóxicas.

A pesar de que Sala y Bulos (2012) encontraron tolerancia a Imidazolinonas y Sulfonilureas en una población subespontánea de Córdoba, ninguna de las poblaciones naturalizadas estudiadas presentó tolerancia a estos herbicidas. Solo la población colectada en Puán presentó cierta tolerancia a 2X, considerando que mostró un daño visual inferior a un punto por encima del testigo libre de herbicidas. Sin embargo, esa población fue altamente susceptible a imazapir. El hallazgo de una población tolerante a herbicidas por parte de estos autores, estaría aumentando el potencial invasivo de las malezas del género *Helianthus*. Esas poblaciones podrían invadir cultivos ya que el control químico se vería limitado.

Los genotipos domesticados de girasol, híbrido DK3880 y su descendencia, no fueron afectados por las Imidazolinonas, aun con 2X. Esto era esperable debido a que el híbrido cuenta con tecnología Clearfield. En girasol, la resistencia genética a Imidazolinonas sólo puede lograrse bajo la condición de homocigosis de los genes que la controlan (*Imr1*, *Imr1*, *Imr2*, *Imr2*) (Bruniard y Miller, 2001). Para ser completamente resistentes, los híbridos deben tener factores de resistencia en los dos progenitores. Por lo tanto, la descendencia, que generalmente conforma las poblaciones de plantas voluntarias, heredará este carácter.

El girasol tradicional es sensible a las Sulfonilureas, encontrarse daño por residuos aún luego de un año de su aplicación (Alonso-Prados et al., 2002). Los resultados obtenidos en el presente capítulo fueron congruentes con estos antecedentes, ya que tanto prosulfuron como metsulfuron fueron fitotóxicos para los materiales domesticados, aun a baja dosis.

Aunque se considera que la mutación que confiere tolerancia a Imidazolinonas podría producir amplia resistencia cruzada a varias familias de herbicidas inhibidores de AHAS (Tranel y Wright, 2002; Sala et al., 2008b), esto no se observó en los resultados en la

presente experiencia (Figura 5.1 y 5.2). El híbrido IMI-tolerante y su progenie, no mostraron tolerancia a las Sulfonilureas evaluadas. Esta situación permitiría aconsejar el empleo de Sulfonilureas para evitar que las poblaciones naturales de ANN y PET fijen la resistencia genética del girasol CL si existiera flujo génico. Es poco probable que la introgresión del cultivo derive en la adquisición de resistencia a herbicidas que no poseen los dos parentales.

Las Sulfonilureas en general tuvieron similar efecto sobre los biotipos de *Helianthus* posiblemente debido a que poseen el mismo sitio de acción (Brown, 1990; Arregui y Puricelli, 2008), sin embargo prosulfuron fue más fitotóxico que metsulfuron.

Aclonifen fue el herbicida con menor fitotoxicidad sobre las poblaciones de especies anuales del género *Helianthus*, siendo la especie PET algo más tolerante. Resultó llamativo que la tolerancia de los materiales de girasol al aclonifen fuera incompleta, teniendo en cuenta que es el herbicida recomendado para el empleo postemergente en girasol para la República Argentina (CASAFE, 2007). Las plantas de girasol mostraron algunos síntomas aparentes de fitotoxicidad, que se manifestó con moteado blanco y clorosis general. Este efecto visual se expresó también en la disminución del crecimiento aéreo y radicular, que ocurrió aun con la media dosis comercial 0,5X. Pannacci et al. (2007) y Mircovich y Regnault (2006) también observaron efectos transitorios de fitotoxicidad, que se expresaron como manchas foliares amarillas.

Resultó notorio que todas las poblaciones presentaron cierta tolerancia a la subdosis de glifosato. Al-Khatib et al. (2000) estudiaron el efecto de cuatro herbicidas inhibidores de las AHAS sobre *H. annuus* resistente a imazetapir, solos y en mezcla con glifosato, lactofen o acifluorfen. El mejor control lo obtuvieron cuando las mezclas incluían glifosato. Por ello, para lograr un control adecuado y disminuir el tamaño poblacional de malezas del género *Helianthus*, sería aconsejable no utilizar subdosis de este principio activo

Se destacó que PET presentó una tolerancia generalizada a 0,5X de todos los herbicidas evaluados. Este comportamiento alerta acerca del riesgo de falta de control en caso de emplear subdosis de herbicidas y hace aconsejable que se reitere la recomendación de realizar el ajuste de las condiciones de aplicación para evitar la selección de individuos tolerantes.

La tolerancia a los herbicidas evaluados no diferenció de forma consistente a las poblaciones naturales de *Helianthus annuus* y de *H. petiolaris*. Los resultados obtenidos pueden ser utilizados para optimizar el control químico de poblaciones agrestales de *H. annuus* y *H. petiolaris*, pudiendo utilizarse para el desarrollo de estrategias de manejo de las mismas (Capítulo 8).



# **CAPÍTULO 6**

## **EXOFERALIDAD EN GIRASOL (*Helianthus annuus*): ESTUDIO DE UN CASO DE INTERFERENCIA INTRAESPECÍFICA PROMOVIDO POR LA ACTIVIDAD HUMANA**

**2013**

**Field Crops Research 142, 95-101**

**Mauricio Casquero, Alejandro Presotto, Miguel Cantamutto**



## INTRODUCCIÓN

La intensificación del comercio internacional de productos agrícolas ha sido un factor promotor de numerosas invasiones biológicas en diversos lugares del planeta. La actividad humana moviliza en forma intencional o inadvertida a los propágulos de las plantas (Mashhadi y Radosevich, 2004). De esta manera, algunas especies vegetales se dispersan y se vuelven abundantes fuera de su hábitat natural. Las hipótesis que persiguen explicar a las invasiones biológicas, basadas en diferentes mecanismos y escalas de interacción, están bajo continua discusión (Inderjit et al., 2005).

El número de especies nocivas, que causan pérdidas económicas en la agricultura, aumenta cada año (Vitousek et al., 1997). Los agroecosistemas son extremadamente susceptibles a las invasiones biológicas, ya que la sucesión natural es continuamente interrumpida por las operaciones agrícolas (Baker, 1986). Bajo determinadas circunstancias, las actividades agrícolas promueven la emergencia de nuevas y más complejas malezas, responsables de importantes pérdidas de rendimiento (Labrada-Romero, 2009). Sin importar su identidad botánica, una planta es considerada maleza cuando interfiere con las actividades humanas (Booth et al., 2003).

El grupo taxonómico del girasol, *Helianthus annuus*, es un complejo botánico singular que incluye biotipos silvestres (ruderal), domesticados (girasol) y malezas (agrestal). Estos biotipos coexisten en el mismo espacio y dimensión temporal (Heiser, 1978). En este complejo botánico, los voluntarios que emergen de semillas caídas del cultivo son también consideradas malezas nocivas (Håkansson, 2003). Estas malezas no poseen la capacidad de autoperpetuarse, por lo tanto su persistencia en el hábitat depende del continuo aporte de semillas al suelo (Gillespie y Miller, 1984).

En Norte América, el centro de origen del género, el biotipo agrestal *H. annuus* es altamente nocivo, con capacidad para competir con numerosos cultivos (Tabla 1.2). A pesar de ello, no se conoce el efecto de la maleza sobre el rendimiento del girasol. Tampoco se han desarrollado estrategias para su manejo en girasol.

El biotipo ruderal de *H. annuus*, que forma parte de la flora natural de la región Central Argentina, es considerado un invasor no nativo, (Poverene et al., 2002). El biotipo ruderal

se habría movido en pasos sucesivos a través de un gradiente biótico y abiótico, a lo largo de las principales rutas, asociado al transporte de granos (Cantamutto et al., 2010c). Debido a que la distribución geográfica de las poblaciones naturales se superpone extensamente con la del girasol, la hibridación entre ambas especies es frecuente (Ureta et al., 2008a), promoviendo la emergencia de nuevos biotipos complejos. Antes del ciclo estival 2008/2009, en la región Central Argentina solo se habían encontrado plantas fuera de tipo (Poverene et al., 2008).

Como resultado de la presión de selección ejercida por las prácticas agrícolas sobre las poblaciones de plantas colonizadoras pueden surgir nuevas especies y biotipos de malezas nocivas (Warwick y Stewart, 2005). Otros biotipos de maleza pueden surgir como formas ferales a partir de mutaciones del cultivo (Martínez-Ghersa et al., 2000; Gressel, 2005). Cuando las poblaciones ferales se originan a partir de escapes del cultivo, el proceso es denominado endoferalidad. Si el nuevo biotipo o especie emerge luego de la hibridación entre el cultivo y su pariente de la flora natural (silvestre o agrestal), el proceso se denomina exoferalidad. Se considera que este último camino evolutivo fue el que originó a las poblaciones agrestales de *H. annuus* en Francia y en España, a partir de semillas con contaminantes genéticos importadas de EE.UU. (Muller et al., 2009).

Al igual que el girasol, el arroz también coexiste con un pariente de maleza de la misma especie (*Oryza sativa*), que es extremadamente difícil de controlar (Estorninos et al., 2005). Todas las razas de esta maleza muestran dehiscencia (antes de la recolección del cultivo), dormición de semilla y poseen mecanismos defensivos (Gealy et al., 2003). A pesar de que el arroz es una especie autógama, varios rasgos de domesticación se han hallado en la maleza, sugiriendo que la hibridación con el cultivo podría haber contribuido a su emergencia y haber facilitado una amplia distribución mundial.

## **HIPÓTESIS**

Los biotipos agrestales de *H. annuus* están presentes en los establecimientos agrícolas de Argentina y causan pérdidas de rendimiento y calidad de granos.

Los biotipos agrestales de *H. annuus* presentan rasgos morfológicos intermedios entre poblaciones naturales y el girasol, ya que surgieron del flujo génico entre ambos taxas.

## **OBJETIVOS**

Detectar y caracterizar procesos invasivos de *H. annuus* agrestales en Argentina.

Estimar la reducción en el rendimiento y la calidad del girasol causada por la interferencia del biotipo agrestal de *H. annuus*.

Caracterizar plantas agrestales de *H. annuus* en condiciones de competencia con girasol.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### CARACTERIZACIÓN AGROECOLÓGICA

Se realizaron viajes de exploración bajo el procedimiento informado en Poverene et al. (2008). Para que una planta de *H. annuus* fuera considerada agrestal (AGR) debió encontrarse dentro de un lote agrícola, fuera de la línea de siembra, y poseer al menos dos de los siguientes caracteres; presencia de antocianinas en tallos o pecíolos, ramificación (Hockett y Knowles, 1970), diámetro de capítulo < 5 cm y disco color rojo.

La superficie ocupada por el cultivo y por la maleza fue calculada usando un navegador GPS personal (Garmin eTrex Vista® HCx). La densidad de la maleza fue estimada en un círculo de 2 m de radio alrededor del observador (n = 10), a lo largo de una transecta con forma de "W", localizada dentro del área invadida (Cantamutto et al., 2010c).

Se halló una población de *H. annuus* AGR (BRW-A; Capítulo 2) en la región Central Argentina (38°16'03''S, 60°07'44''O; Pablo Errazu, com. pers.), en una zona sin registros de *H. annuus* ruderal (RUD). La población se encontraba en un lote de 65 ha, cultivado con girasol. El cultivo presentaba una densidad de  $5,0 \pm 1,2$  plantas  $m^{-2}$ , que era adecuada para la región. La textura del suelo era franca (33 % arena, 42 % limo y 25 % arcilla) con 5,0 % de materia orgánica y pH 6,5. Otras especies de malezas presentes, con baja frecuencia, fueron *Datura ferox* "chamico", *Chenopodium album* "quinoa", *Xanthium spinosum* "abrojo chico" *Cynodon dactylon* "gramón" y *Solanum sisymbriifolium* "revienta caballo".

### CARACTERIZACIÓN FENOTÍPICA

El biotipo AGR se caracterizó en el campo experimental del Departamento de Agronomía de la UNS durante tres estaciones de crecimiento sucesivas. Se utilizó un biotipo RUD y girasol (SUN) como controles. La semilla del biotipo RUD provenía de una población localizada en la banquina de una ruta provincial en la provincia de La Pampa (fuera del lote de cultivo). El biotipo SUN fue representado por tres híbridos comerciales; Dekalb 4050, Dekalb 3820, Dekalb 3845 OIL PLUS (todos de Syngenta), y la variedad de polinización abierta Antilcó (El Cencerro).

Los biotipos AGR y RUD fueron sembrados en bandejas multicelda (28 cm × 54 cm; 100 celdas) con sustrato comercial Growmix (Multipro) y criados durante 30 días en invernáculo bajo luz natural a 20-25 °C. Las semillas fueron estratificadas a 5 °C durante una semana con el objetivo de romper la dormición (ISTA, 2004). Las plantas fueron trasplantadas en el campo experimental en el estadio V4 (Schneiter y Miller, 1981), en hileras a 2 m y una separación de 0,3 m entre individuos. Las plantas de los biotipos SUN se criaron mediante siembra directa en el campo experimental, con el mismo arreglo del cultivo que los materiales invasores. La caracterización fenotípica fue realizada en el estadio R6 por medio de 27 descriptores (GRIN, 2012). Se evaluaron 42 plantas RUD, 36 AGR y 40 SUN.

Las plantas AGR fueron clasificadas por medio de un índice híbrido basado en el resultado numérico de cuatro caracteres cualitativos (Carney et al., 2000): tipo de ramificación (0 = sin ramificación; 1 = ramificación apical; 2 = ramificación total), color del disco (0 = amarillo; 1 = rojo), presencia de antocianinas (0 - 1) y presencia de capítulo principal (0 - 1). El índice de cada planta se obtuvo mediante la suma del valor obtenido en cada uno de los caracteres. El puntaje más alto fue asignado al biotipo RUD y el más bajo a SUN.

## **ESTUDIO DE COMPETENCIA**

### **LOTE DEL PRODUCTOR**

La interferencia sobre girasol, fue estimada durante tres estaciones de crecimiento, en el estadio R8 utilizando parcelas de 1 m<sup>2</sup> (n = 30) localizadas aleatoriamente sobre dos transectas de 200 m distanciadas 5 m a 30° de la línea de siembra, en dirección NE-SO. Se evaluó la densidad de plantas de la maleza y del cultivo, número de capítulos por planta, diámetro de capítulo y número de granos por planta. Luego de madurez fisiológica y secado en laboratorio, los capítulos fueron cosechados y trillados manualmente. La biomasa por grano de SUN se estimó mediante una fracción representativa (> 20 g). Aquellos granos AGR con similar tamaño y forma que los de SUN, que podrían ser recolectados por la cosechadora, fueron separados manualmente utilizando una zaranda de agujeros rectangulares (2 mm × 20 mm). El rendimiento del cultivo (g m<sup>-2</sup>) incluyó solo el rendimiento de las plantas SUN, mientras que el rendimiento cosechable (g m<sup>-2</sup>) representa el rendimiento total, incluyendo tanto el rendimiento de SUN como el de

aquellos granos de las plantas AGR, que debido a su tamaño, podrían ser recolectados por la cosechadora.

Para el análisis estadístico, los datos se agruparon cuatro categorías, según la densidad de la maleza: 0; 1; 2 - 3 y > 4 malezas  $m^{-2}$ . El contenido de aceite y la composición acídica del cultivo y la semilla de la maleza con ancho > 2 mm, se estimó mediante resonancia magnética nuclear y cromatografía gaseosa (Cámara Arbitral de Cereales Bahía Blanca). La calidad de los granos fue estimada considerando la contribución de cada fracción para cada intervalo de densidad de maleza.

### **CAMPO EXPERIMENTAL**

La competencia ejercida por el biotipo AGR sobre SUN fue evaluada en el campo experimental (38° 41' 46 S, 62° 14' 55 O) durante dos estaciones de crecimiento. El suelo presentaba buen drenaje, textura franco arcillo-arenosa (68 % arena, 7 % limo, 25 % arcilla), 1,1 % de materia orgánica y pH 7,7. El cultivo de girasol estuvo representado por los híbridos DK3880 CL y Nidera P104 CL, que fueron cultivados con suficiente nivel de fertilidad y riego por goteo. La dormición de las semillas de las malezas se rompió antes de la siembra, como se explicó en la sección anterior. Tanto el cultivo como la maleza fueron sembrados manualmente, en exceso y en simultáneo. Las semillas del biotipo AGR fueron colocadas equidistantes entre dos plantas de SUN a no más de 10 cm de separación de la hilera del cultivo. En el estadio V4, se ajustó el stand de AGR a las densidades objetivo y el del SUN a 7,1 plantas  $m^{-2}$ .

Las densidades estudiadas fueron 0 (control), 0,2; 2,4; 7,1 y 10,7 malezas  $m^{-2}$ . El ensayo se mantuvo libre de otras malezas en forma manual, para aislar solamente el efecto del biotipo AGR. El diseño fue en bloques completamente aleatorizados con cuatro repeticiones. Las unidades experimentales comprendieron tres hileras de cultivo, de 2 m de largo y espaciadas 0,7 m.

La competencia de las malezas se evaluó sobre las plantas centrales de cada unidad experimental (n = 4). Los capítulos de estas plantas fueron cosechados manualmente en el estadio R8 y se secaron bajo condiciones de laboratorio. Se evaluó el diámetro de capítulo,

el número de granos y el rendimiento por planta. El rendimiento del cultivo ( $\text{g m}^{-2}$ ) fue estimado como el producto de la densidad de cultivo y el rendimiento por planta.

### ANÁLISIS ESTADÍSTICO

La morfología del biotipo AGR se caracterizó mediante análisis de componentes principales (ACP), siendo los factores utilizados altura de planta, número de capítulos, número de filarias, largo y ancho, número y largo de flores liguladas y diámetro de capítulos.

Los índices híbridos fueron representados gráficamente en histogramas, mostrando el porcentaje de plantas con cada puntuación. La relación entre parámetros reproductivos y densidad del biotipo AGR fue analizada mediante ACP. La relación entre rendimiento del cultivo y la densidad de AGR fue también analizada mediante el ajuste de la función hiperbólica rectangular descrito por Cousens (1985). La ecuación utilizada fue:

$$Y = Y_{1wf} - Y_{1wf} \times I \left( \frac{Wd}{100} \times (1 + I \times Wd / A) \right) \quad \text{XE}$$

$$"Y = Y_{1wf} - Y_{1wf} \times I \left( \frac{Wd}{100} \times (1 + I \times Wd / A) \right) " \quad \text{E}$$

Ec. 6.1

donde Y es el rendimiento del cultivo observado ( $\text{g m}^{-2}$ ),  $Y_{1wf}$ , I y A son parámetros estimados por el modelo y Wd es la densidad de malezas ( $\text{plantas m}^{-2}$ ).  $Y_{1wf}$  es el rendimiento del cultivo libre de malezas ( $\text{g m}^{-2}$ ), I y A representan la pérdida de rendimiento (%) cuando la densidad de maleza tiende a cero y a infinito, respectivamente. Los parámetros se determinaron para los cinco ensayos (campo del productor y campo experimental) y años. Utilizando la Ec. 6.1, la pérdida de rendimiento (%) del cultivo fue estimada para el rango de densidad de maleza y la media fue comparada mediante ANOVA considerando dos grupos (campo del productor tres estaciones, campo experimental dos estaciones). Los datos fueron analizados usando el paquete estadístico NLREG (2008) e InfoStat (2013).

## RESULTADOS

### CARACTERIZACIÓN AGROECOLÓGICA

Durante el período estudiado se observó un aumento del área invadida por el biotipo AGR en el establecimiento, que estuvo asociado al cultivo de girasol (Tabla 6.1 y Figura 6.1).

El lote del productor invadido por el biotipo AGR se encontraba dividido en dos subparcelas, la SE (46 ha) y la NO (19 ha). En cada una de ellas se alternaron cultivos estivales de girasol y soja transgénica (RR). El parche inicialmente invadido por el biotipo AGR cubría más del 15 % de la subparcela SE, que estaba cultivada con girasol. La población AGR se encontraba a una densidad de  $4,2 \pm 3,0$  plantas  $m^{-2}$ , alcanzando 11 plantas  $m^{-2}$  en los sectores más densos.

En 2010, la población de AGR era pequeña ( $n < 200$ ), debido a que en la soja RR se había utilizado glifosato para el control de malezas. Varias plantas AGR estaban distribuidas en tres pequeños parches ( $< 100 m^2$ ), distanciados más de 400 m del lugar inicial, fuera de la subparcela SE.

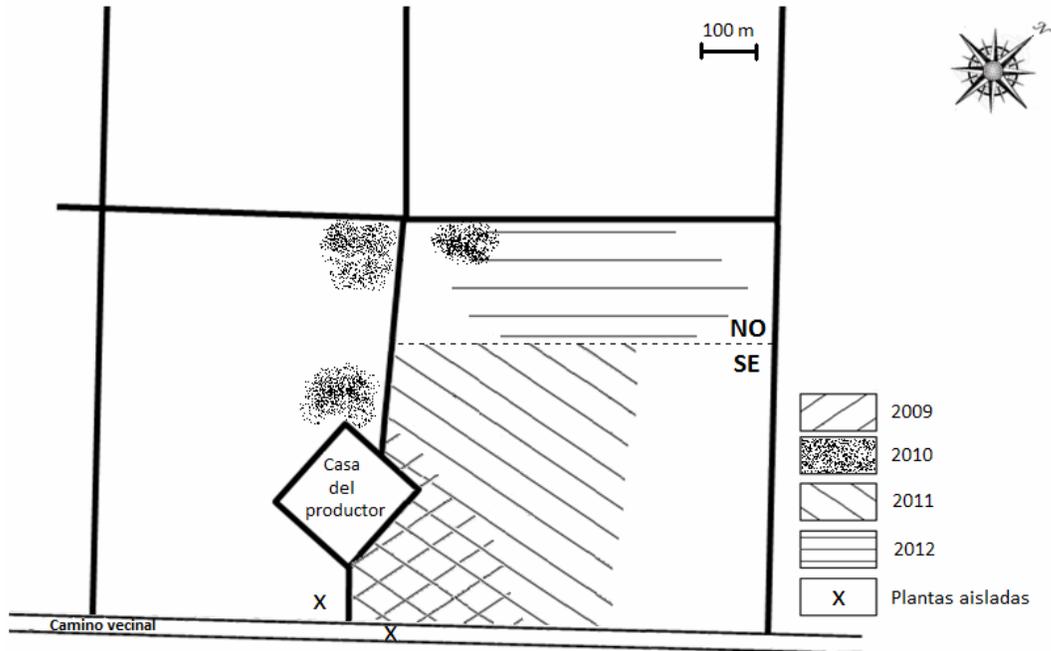
En la temporada siguiente (2011) la maleza se encontraba en la subparcela SE, cultivada con girasol. El área invadida había aumentado a 26 ha, aunque en promedio la densidad era menor ( $1,8 \pm 1,6$  malezas  $m^{-2}$ ) que en 2009.

En 2012, el sector SE se encontraba nuevamente libre de plantas del biotipo AGR, debido al uso de glifosato en el cultivo de soja RR. En esta estación de crecimiento la población maleza se había trasladado a la subparcela NO, ocupando 10 ha, en las cuales se observó un parche con  $4,8 \pm 4,7$  malezas  $m^{-2}$ .

Tabla 6.1: Progreso de la invasión del biotipo agrestal (AGR) en el lote del productor durante cuatro años de observación, asociado con cultivos de verano.

Observación	Subparcela	
	SE (46 ha)	NO (19 ha)
<b>2009</b>		
Cultivo	Girasol	Soja
Tamaño poblacional de AGR (n)	$3,4 \cdot 10^5$	0
Área invadida por AGR (ha)	8	0
<b>2010</b>		
Cultivo	Soja	Girasol
Tamaño poblacional de AGR (n)	0	$2,0 \cdot 10^2$
Área invadida por AGR (ha)	0	< 1
<b>2011</b>		
Cultivo	Girasol	Soja
Tamaño poblacional de AGR (n)	$4,7 \cdot 10^5$	0
Área invadida por AGR (ha)	26	0
<b>2012</b>		
Cultivo	Soja	Girasol
Tamaño poblacional de AGR (n)	0	$4,8 \cdot 10^5$
Área invadida por AGR (ha)	0	10

Figura 6.1: Distribución y progreso de la invasión del biotipo agrestal (AGR) en el lote del productor.



## CARACTERIZACIÓN FENOTÍPICA

El ACP mostró claramente que la maleza AGR presentaba morfología intermedia entre RUD y SUN (Figura 6.2). El biotipo AGR fue más similar al biotipo RUD, que era 35 % más alto que SUN (Tabla 6.2). El biotipo AGR desarrolló en el tallo principal 6 - 13 hojas más que los biotipos RUD y SUN. El biotipo AGR presentó  $29 \pm 13$  capítulos por planta, mientras que RUD produjo  $110 \pm 57$  capítulos por planta. El diámetro de los capítulos del biotipo AGR fue intermedio entre RUD y SUN. También el número de flores liguladas por capítulo, su longitud y el número de filarias fueron intermedios al de ambos biotipos.

El índice híbrido, basado en cuatro caracteres cualitativos, también mostró que el biotipo AGR tenía una morfología intermedia entre RUD y SUN (Figura 6.3). En el biotipo SUN no se observaron ramificaciones, antocianinas y el color del disco era amarillo. En el otro extremo, las plantas del biotipo RUD tenían ramificación total y el color del disco era rojo. Las plantas del biotipo AGR fueron morfológicamente más similares a las de RUD que a las de SUN, mostrando 64 % de las plantas con ramificación total, 80 % con disco rojo, 70 % con antocianinas en el tallo y pecíolos. La presencia de un capítulo principal en el 94 % de las plantas fue el rasgo morfológico que más se asoció con SUN.

Tabla 6.2: Descriptores utilizados para caracterizar al biotipo agrestal de *H. annuus* (AGR) en un jardín común. También se muestra los caracteres morfológicos de *H. annuus* ruderal (RUD) y de girasol (SUN)

Acrónimo	Descriptores (categorías, unidades)	Biotipos		
		RUD	AGR	SUN
<b>Características de las plantas</b>				
RAMI	Tipo de ramificación (SIN = sin ramificación; AP = ramificación apical; T = ramificación total)	T	AP-T	S
ALTU	Altura de planta (cm)	198 ± 52	200 ± 56	128 ± 23
DIAT	Diámetro del tallo a media altura (cm)	2,1 ± 0,5	2,3 ± 0,8	2,5 ± 0,4
CPRI	Presencia de capítulo principal (P = presencia, A = ausencia)	A	P-A	P
NCAP	Numero de capítulos (n)	110 ± 57	29 ± 13	1 ± 0
ANTO	Antocianina en tallo y pecíolos (P = presencia, A = ausencia)	P-A	P-A	A
<b>Características de las hojas</b>				
AHOJ	Ancho de la hoja (cm)	19,5 ± 3,1	21,8 ± 5,3	28,0 ± 4,8
LHOJ	Largo de la hoja (cm)	23,4 ± 3,6	22,0 ± 4,9	25,9 ± 3,7
LPEC	Largo del pecíolo (cm)	17,5 ± 3,4	16,9 ± 5,6	16,1 ± 2,9
BHOJ	Base de la hoja (CU = cuneado, CO = cordado)	CU - CO	CO	CO
SHOJ	Superficie de la hoja (L = liso, PE = poco encrespado, ME = muy encrespado)	L - PE	PE - ME	ME
MHOJ	Margen de la hoja (L = liso, DA = débilmente aserrado, MA = muy aserrado)	DA - MA	DA - MA	MA
NHOJ	Número de hojas (n)	23 ± 6	29 ± 11	16 ± 3
HLF	Hoja en parte posterior del capítulo (PR = presencia, AU = ausencia)	PR - AU	PR - AU	AU

Continuación tabla 6.2

<b>Características de la inflorescencia</b>				
NLIG	Número de flores liguladas (n)	24 ± 4	35 ± 6	47 ± 7
ALIG	Ancho de flor ligulada (mm)	11,8 ± 1,6	13,2 ± 2,2	22,2 ± 3,8
LLIG	Largo de flor ligulada (mm)	37,2 ± 5,0	39,7 ± 16,4	76,7 ± 12,6
NFIL	Número de filarias (brácteas) (n)	30 ± 4	41 ± 9	44 ± 9
LFIL	Largo de filaria (mm)	21,1 ± 3,2	36,4 ± 10,3	61,1 ± 9,1
AFIL	Ancho de filaria (mm)	8,2 ± 1,4	15,1 ± 3,2	35,7 ± 11,5
DIAC	Diámetro de capítulo (cm)	4,0 ± 0,4	7,0 ± 2,6	18,3 ± 4,2
CDIS	Color del disco (A = Amarillo, R = Rojo)	R	A - R	A

## ESTUDIO DE COMPETENCIA

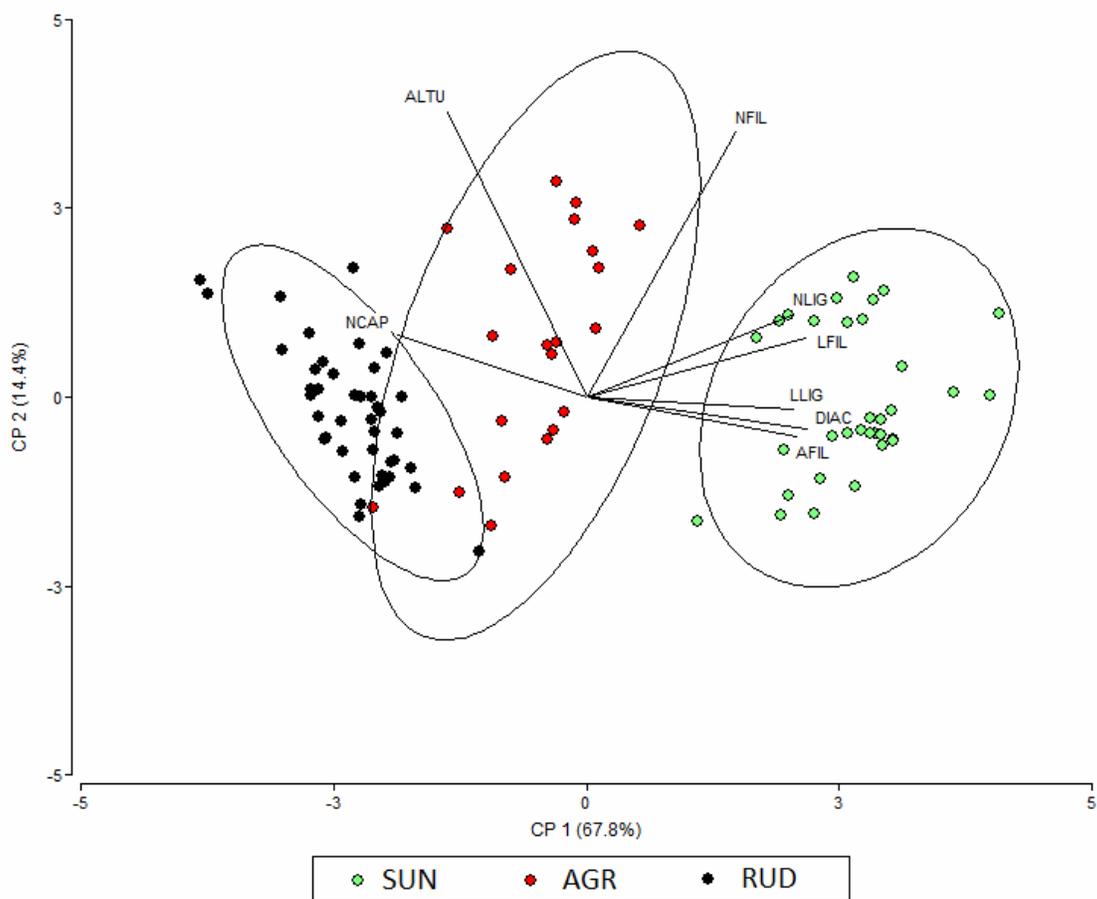
La matriz de correlación del ACP mostró que con el aumento de la densidad de malezas disminuyó el diámetro de capítulo ( $r = -0,52^{**}$ ), el número de granos por planta ( $r = -0,54^{**}$ ), la biomasa de los granos ( $r = -0,49^{**}$ ) y el rendimiento ( $r = -0,59^{**}$ ) del cultivo (Figura 6.4). Los parámetros que mayoritariamente explicaron el primer componente del ACP, que retuvo el 69,8 % de la varianza total, fueron el rendimiento por planta (0,97) y el diámetro de capítulo (0,91). Por otro lado, el segundo componente se explicó principalmente por la biomasa por grano (0,62) y números de granos por planta (0,60).

El rendimiento del cultivo libre de malezas estimado ( $Y_{wf}$ ) para los cinco experimentos no fue diferente al rendimiento observado en el cultivo libre de malezas (Tabla 6.3). El modelo hiperbólico rectangular mostró que cuando la densidad de malezas tendió a cero (parámetro I), la pérdida de rendimiento causada por el biotipo AGR promedió 51,7 %. Sin embargo, cuando la densidad de la maleza tendió a infinito (parámetro A), la pérdida de rendimiento alcanzó 80,6 %.

Con  $> 4$  malezas  $m^{-2}$  las pérdidas de rendimiento superaron el 50 %, y tendieron a estabilizarse por encima de esa densidad (Figura 6.5). Los biotipos SUN y AGR difirieron significativamente en el contenido de aceite (44,7 % vs 38,7 %), ácido oleico (27,6 % vs 22,7 %) y ácido linoleico (61,0 % vs 64,9 %). No se encontraron diferencias en el contenido de ácido palmítico, esteárico y linolenico. La densidad de malezas no afectó el contenido de aceite y el perfil de ácidos grasos del cultivo (datos no mostrados).

Cuando se estimó la calidad de los granos cosechados, considerando la mezcla del cultivo con la maleza ( $> 2$  mm) el contenido de aceite, ácido linoleico y ácido oleico fueron significativamente afectados por la densidad de la maleza ( $p < 0,05$ ), pero los cambios en estos parámetros fueron prácticamente irrelevantes ( $< 1$  %). Una alta proporción de las plantas AGR estaban verdes cuando el girasol alcanzó la madurez comercial. Aunque en condiciones de campo la contribución estimada de la maleza al rendimiento cosechado alcanzó  $324 \text{ kg ha}^{-1}$  cuando la densidad de la maleza fue mayor a 4 plantas  $m^{-2}$ , ello no compensó la pérdida de rendimiento ocasionada por competencia ( $1919 \text{ kg ha}^{-1}$ ). Por otra parte, la contribución de AGR al banco de semillas del suelo alcanzó  $909 \pm 733$  semillas  $m^{-2}$ .

Figura 6.2: Análisis de componentes principales mostrando la diferenciación morfológica entre los biotipos (AGR), ruderal (RUD) y el girasol (SUN).



NCAP: número de capítulos (n), ALTU: altura de planta (cm), NFILE: número de filarias (n), NLIG: número de flores liguladas (n), LFIL: largo de filaria (mm), LLIG: largo de flor ligulada (mm), AFIL: ancho de filaria (mm), DIAC: diámetro de capítulo (cm).



Figura 6.3: Índice híbrido basado en caracteres cualitativos de 42 plantas de *H. annuus* ruderal (RUD), 36 agrestal (AGR) y 40 de girasol (SUN).

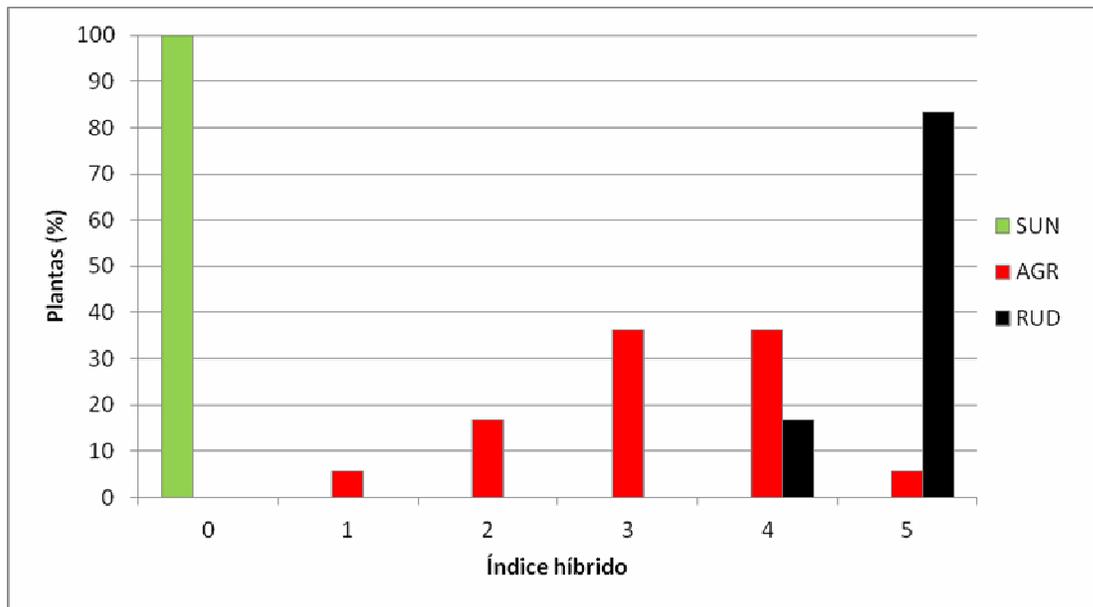
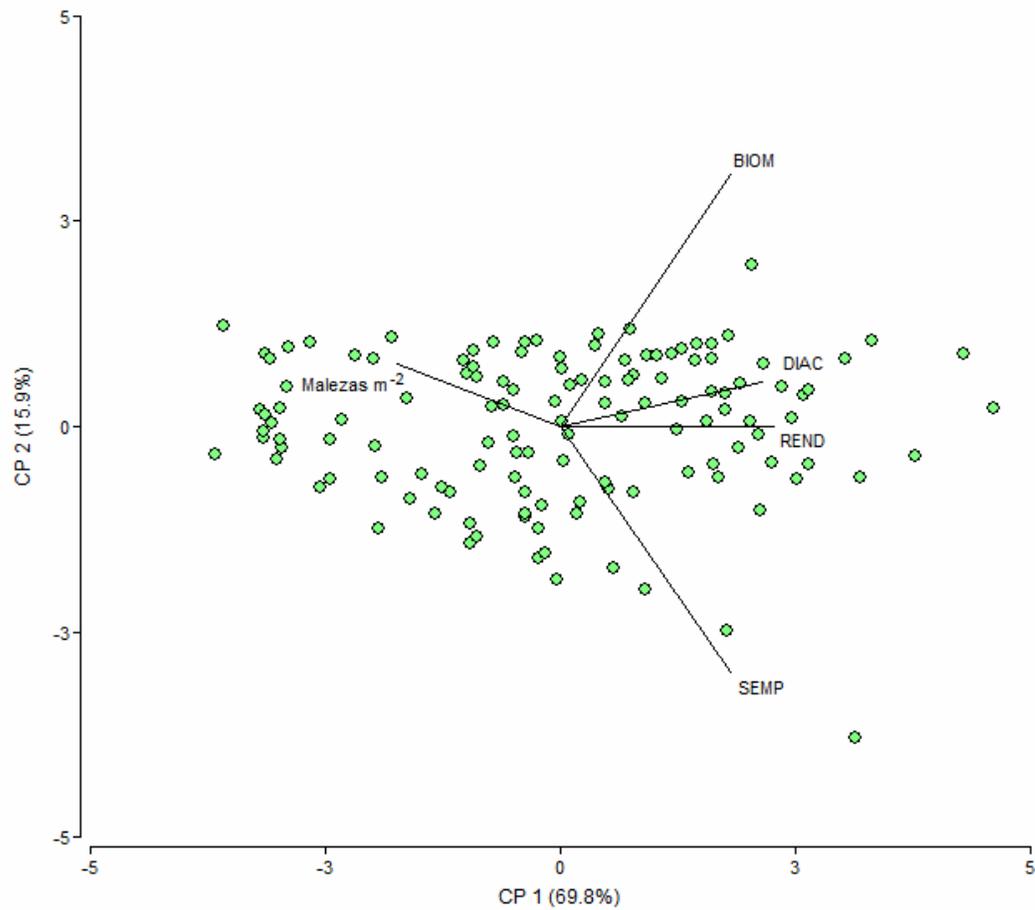




Figura 6.4: Análisis de componentes principales mostrando densidad de maleza (malezas  $m^{-2}$ ) y caracteres reproductivos en los cinco experimentos. Los vectores corresponden a las variables más descriptivas.



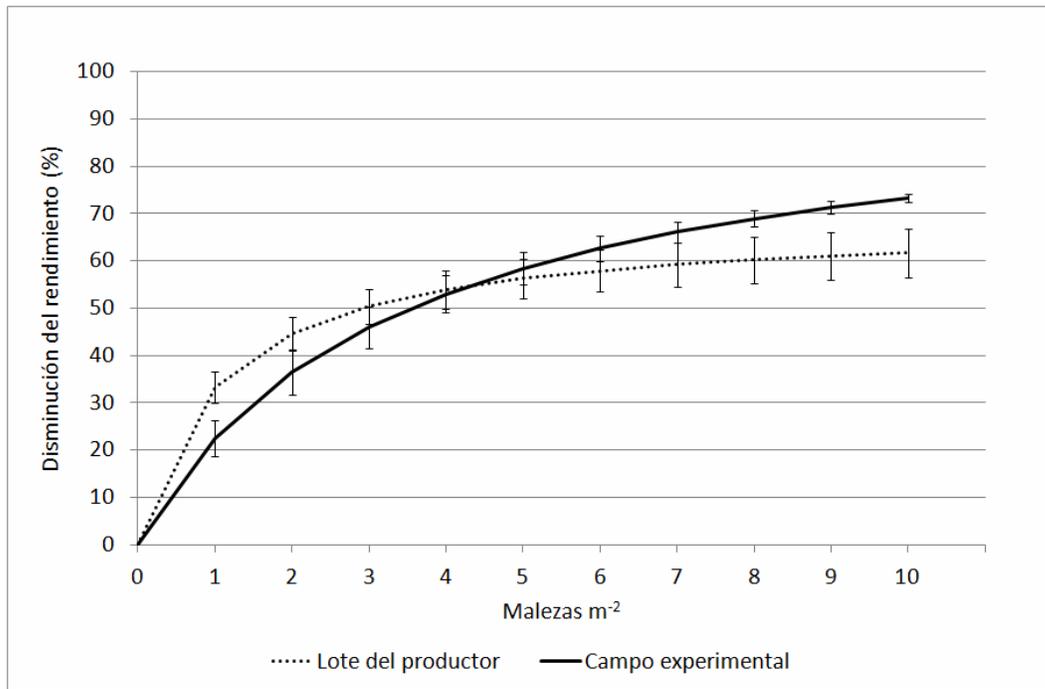
BIOM: biomasa por grano (mg); DIAC: diámetro de capítulo (cm); REND: rendimiento del cultivo ( $g m^{-2}$ ); SEMP: granos por planta (n).



Tabla 6.3: Rendimiento del cultivo de girasol (SUN) libre de malezas y parámetros estimados ( $\pm$  ES) para cada ambiente estudiado.

Año	Rendimiento de SUN libre de malezas g m <sup>-2</sup>	R <sup>2</sup> %	Parámetros estimados		
			Y <sub>wf</sub> g m <sup>-2</sup>	I -----%-----	A
<b>Lote del productor</b>					
2009	370,8 (103,4)	39,0	368,1 (44,8)	79,5 (71,2)	60,6 (11,1)
2011	372,7 (61,4)	61,3	372,1 (26,3)	70,1 (35,0)	73,7 (16,1)
2012	229,8 (28,1)	84,0	229,0 (10,3)	50,7 (14,3)	70,5 (5,3)
<b>Campo experimental</b>					
2010	431,0 (30,8)	84,2	371,5 (21,6)	34,1 (21,6)	94,4 (16,7)
2012	343,3 (32,6)	84,9	306,0 (16,5)	24,3 (10,3)	103,8 (23,6)

Figura 6.5: Pérdida de rendimiento causada por el biotipo AGR, estimada por el programa NLREG (2008).



## DISCUSIÓN

Mientras que las plantas RUD son frecuentemente observadas en zonas donde coexiste el girasol con sus parientes naturalizados, el biotipo AGR se encontró en una región sin registros de poblaciones espontáneas de *H. annuus* (Poverene et al., 2002 y 2008). El biotipo AGR claramente encuadró en la descripción de una forma feral, pues mostró capacidad para mantener una población capaz de autoperpetuarse sin ayuda humana intencional (Bagavathiannan y Van Acker, 2008).

Debido a la presencia de varios caracteres del biotipo RUD y de SUN, no se pudo descartar el posible origen exoferal del biotipo AGR (Tabla 6.2). La invasión del biotipo AGR pudo haberse iniciado a partir de la introducción de semilla de girasol con contaminantes genéticos, como ha ocurrido en Europa (Muller et al., 2009). Otro posible origen de la invasión podría haber sido a partir de semilla del biotipo RUD que entró al establecimiento transportada por la maquinaria agrícola, que es frecuentemente contratada en Argentina (Piñeiro y Villarreal, 2005). El comercio de productos agrícolas ha sido reconocido como el principal medio de dispersión de malezas (Kawata et al., 2009).

Este es el primer reporte sobre el efecto de la densidad del biotipo AGR sobre el cultivo de girasol. El modelo desarrollado predijo una pérdida de rendimiento de más de 50 % cuando la densidad de las malezas fue  $> 4$  plantas  $m^{-2}$ . El nivel estimado de decaimiento por competencia concuerda con el observado por Muller et al. (2009) en establecimientos invadidos naturalmente en Francia con 12-15 plantas  $m^{-2}$ . Nuestros resultados aportan información sobre el proceso de interferencia en un amplio intervalo de densidad de la maleza. Con densidades mayores a 4 malezas  $m^{-2}$ , los granos más grandes ( $> 2$  mm) del biotipo AGR podrían mezclarse con los granos de SUN durante la cosecha, aportando más de 300  $kg\ ha^{-1}$  al rendimiento, pero esta contribución no sería suficiente para compensar la pérdida causada por la competencia de la maleza (1919  $kg\ ha^{-1}$ ).

Los granos del biotipo AGR mostraron menor contenido de aceite y composición de ácidos grasos diferente a SUN. Por lo tanto, la contaminación de los granos del cultivo con los del biotipo AGR disminuirá la cantidad y calidad del aceite. Se propuso que el embrión del girasol podría cambiar su perfil de ácidos grasos por el efecto del progenitor masculino

(Bervillé, 2010), pero este hecho no se encontró en el presente estudio, probablemente debido a que las diferencias en la composición de aceite entre AGR y SUN eran pequeñas. Así, el biotipo AGR puede disminuir el rendimiento de SUN por competencia pero la calidad del aceite sería principalmente afectada por la contaminación física. A pesar de que el biotipo RUD ha estado naturalizado en Argentina por más de 60 años (Poverene et al., 2002), no existen reportes sobre su presencia como maleza en cultivos. El nuevo biotipo nocivo de *H. annuus* mostró algunos atributos que le proporcionarían cierta ventaja competitiva como maleza, que no se observaron en el pariente silvestre RUD. Lai et al. (2008) encontraron que la tasa de crecimiento del biotipo AGR duplicó a la de RUD, posiblemente por diferente expresión de genes. Sin embargo, no se encontró un patrón común para todos los biotipos AGR, debido a las diferentes condiciones ambientales (clima, suelo, patógenos y manejo) que habrían influido en la evolución. Las plantas AGR detectadas por primera vez en la Argentina, mostraron rasgos intermedios entre el biotipo RUD de *H. annuus* y el girasol.

Varios rasgos morfológicos, como ramificación total, capítulos pequeños, antocianina en tallos y estructuras florales de la población observada acuerdan con la descripción taxonómica del biotipo RUD (Seiler y Rieseberg, 1997). Sin embargo, la ausencia de antocianinas, ramificación apical, capítulo principal, diámetro de capítulo mayor a 5 cm y androesterilidad observada en algunas plantas, mostraron evidencia de hibridación con el girasol (Figuras 6.1 y 6.2). Además, el contenido de aceite del biotipo AGR (38,7 %) fue mayor que en poblaciones RUD en Argentina (21,4 a 28,2 %; Cantamutto et al., 2008), lo cual también fue indicativo de la presencia de genes del cultivo.

El biotipo AGR fue fenotípicamente más heterogéneo que el biotipo RUD, evidenciando hibridación con el cultivo. La hibridación entre RUD y SUN fue previamente observada por Ureta et al. (2008a). Nuestros resultados son los primeros en mostrar la introgresión del cultivo en una población de maleza de Argentina. La hibridación frecuente entre las poblaciones naturalizadas y el girasol en Argentina conlleva un elevado riesgo de aparición de nuevos biotipos. Este proceso podría conducir a que el biotipo AGR alcance a ser tan nocivo como el arroz maleza, posiblemente introgresado por la misma especie cultivada (Chin, 2001).

En algunos casos, los híbridos silvestre x cultivo han superado en la capacidad invasiva a los parentales. Tal es el caso del *Sorghum halepense*, que parece haber aumentado su agresividad debido a la introgresión de rasgos del sorgo cultivado (Harlan, 1992). El flujo de genes desde el cultivo ha aumentado la agresividad de los parientes de la flora natural en siete de los cultivos más importantes del mundo (Ellstrand, 2003). En estos casos, la evolución de los taxa naturalizados estuvo sujeta a la hibridación con el cultivo, la persistencia y la reproducción de híbridos y alelos de las especies cultivadas que confirieron una ventaja adaptativa en tierras agrícolas. En girasol, la hibridación del biotipo AGR con materiales tolerantes a Imidazolinonas podría facilitar la adquisición de la resistencia a herbicidas desde la primera generación (Presotto et al., 2012b). Por esta razón, esta tecnología no se recomienda para el control de poblaciones de AGR.

Soja, girasol, trigo y maíz son los cultivos dominantes en la región Central Argentina (MinAgri, 2013). El área de producción de soja transgénica está aumentando debido a su alta rentabilidad económica, desplazando otros cultivos y poniendo en peligro la estabilidad de producción del girasol (Coll et al., 2012). En esta región, la aparición del biotipo AGR representa un nuevo desafío para los cultivos de girasol. A pesar de que puede ser controlado por el glifosato, cuando es utilizado en cultivos que lo toleran, nuestros resultados mostraron que la aplicación aislada de esta técnica no fue suficiente para limitar la invasión del biotipo AGR.

Los datos hallados proporcionan una estimación robusta sobre la pérdida de rendimiento del cultivo de girasol bajo diferentes densidades de la maleza de la misma especie. Estos resultados concuerdan con la "hipótesis del comensal humano", donde los seres humanos juegan un papel crucial en la introducción y propagación de la población invasora (Inderjit et al., 2005). En investigaciones futuras será conveniente caracterizar la capacidad invasiva del biotipo AGR por medio de estudios genéticos y fenotípicos en un jardín común. En el peor de los casos, bajo una mínima producción de 176 semillas  $m^{-2}$  con baja densidad del biotipo AGR, y una supervivencia superior a 2,3 % en el banco del suelo, la densidad de semillas sobreviviente sería suficiente para generar un stand de malezas AGR ( $\geq 4$  malezas  $m^{-2}$ ) capaz de reducir el rendimiento de SUN en más de un 50 %.

El éxito de un proceso invasivo está altamente asociado a la presión de propágulos (Martínez-Ghersa y Ghersa, 2006). A pesar de que el biotipo AGR parece ser inofensivo en los estadios sucesionales tempranos, puede invadir los suelos agrícolas y llegar a ser perjudicial luego de unas pocas generaciones, debido a su alto fitness. Cuando la maleza se encuentra en baja densidad, los agricultores permiten su presencia debido a que no perciben con claridad la pérdida de rendimiento de los cultivos y a que parte de sus aquenios pueden ser cosechados y aportan al rendimiento sin considerarse cuerpos extraños. Sin embargo, el biotipo AGR debería ser de gran preocupación para los productores, ya que puede invadir rápidamente los campos de girasol, disminuyendo hasta 74 % el rendimiento de los cultivos cuando se alcanzan altas densidades. Por lo tanto, resulta extremadamente conveniente evitar la introducción y el establecimiento del biotipo AGR en los suelos agrícolas.

# **CAPÍTULO 7**

## **INTERFERENCIA EJERCIDA POR UN BIOTIPO AGRESTAL DE *H. annuus* SOBRE EL GIRASOL**



## INTRODUCCIÓN

Desde el comienzo de la agricultura se ha observado la continua emergencia de malezas, como consecuencia de la presión selectiva de las prácticas agrícolas (Hancock, 2012). Este proceso ha tenido algunas consecuencias desencontradas. Algunas especies consideradas inicialmente malezas, como el centeno (*Secale cereale*), terminaron convirtiéndose en cultivos de importancia, mientras que otras especies evolucionaron como malezas nocivas especializadas en ciertos cultivos (Vavilov, 1951). La capacidad de mimetizar al cultivo es uno de los rasgos más nocivos que una maleza puede desarrollar (Barrett, 1983). En los sistemas agrícolas es difícil eliminar las malezas que mimetizan a los cultivos (Harlan, 1992). Este es el caso del biotipo agrestal de *Helianthus annuus*, una maleza exoferal de girasol descrita recientemente en Europa y América del Sur (Muller et al., 2009; Casquero et al., 2013, Capítulo 6).

Se considera que el mimetismo es un carácter adaptativo que confiere ventaja selectiva sobre el organismo imitado (Barrett, 1983). Este es el caso del biotipo agrestal de *H. annuus*, un invasor no nativo que está presente en las principales regiones productoras de girasol del mundo (Cantamutto y Poverene, 2007; Muller et al., 2009; Casquero et al., 2013).

Las malezas compiten con los cultivos por agua, nutrientes, luz y espacio. El fenómeno de competencia ocurre cuando dos o más organismos captan un recurso particular que se encuentra en cantidades por debajo de la demanda combinada de ambos organismos (Donald, 1963). La alelopatía es definida como el efecto de una planta sobre otra debido a la liberación de compuestos químicos al ambiente (Bhowmik and Inderjit, 2003). Ambos fenómenos son interacciones bióticas negativas que pueden aislarse de forma teórica y experimental, sin embargo en la práctica son difícilmente separables. Por esta razón se utiliza de manera menos precisa el término interferencia, para incluir todas las interacciones existentes entre distintas plantas sin precisar su causa.

El girasol es una de las cuatro principales especies anuales cultivadas para la producción de aceite vegetal en el mundo (USDA, 2013). La soja, el algodón y la colza son también especies anuales utilizadas para producir de aceite vegetal, que compiten con el girasol.

Esos cultivos alternativos cuentan con sistemas de control de malezas simplificados a partir del lanzamiento comercial de la tolerancia genética a herbicidas, obtenido mediante modernas herramientas biotecnológicas (Traxler, 1999; Clive, 2012). La disponibilidad comercial de variedades transgénicas en el girasol es nula, debido al riesgo de escape de los genes incorporados hacia los parientes que ocurren en forma espontánea en la flora natural (Cantamutto y Poverene, 2007).

La especie *H. annuus*, nativa de América del Norte, es un taxón complejo que incluye el biotipo silvestre o ruderal y el biotipo agrestal (Heiser, 1978). *H. annuus* crece en forma natural en hábitats disturbados, siguiendo la estrategia ruderal definida por Grime (1974). Se considera que en su hábitat nativo, se desarrollaron poblaciones naturales de *H. annuus* en las áreas de asentamiento de las manadas de bisontes en América del Norte (Seiler y Rieseberg, 1997).

El biotipo agrestal *H. annuus* es una nueva maleza, evolucionada bajo la presión de los sistemas agrícolas, que ha desarrollado la capacidad de invadir tierras agrícolas e interferir con los cultivos. En cuatro continentes, las formas ruderales y agrestales de la especie se consideran invasoras, aunque raramente llegan a considerarse como malezas perjudiciales (Poverene y Cantamutto, 2010). Debido a la posibilidad de flujo génico con el girasol, la presencia de poblaciones ruderales o agrestales, limita seriamente el lanzamiento comercial de nuevas biotecnologías. Ello desafía el futuro de la producción del girasol, debido a las ventajas relativas de los otros cultivos, como el maíz y la soja, que cuentan con variantes transgénicas.

En el centro de origen, el biotipo agrestal o "common sunflower" ha sido reconocido como una maleza nociva en más de veinte cultivos (Tabla 1.2). El aumento de la densidad del cultivo (Holt y Campbell, 1984), o la interferencia de biotipos agrestales de *H. annuus* (Roumet et al., 2013) podría atrasar la floración y disminuir la altura del girasol (Mirshekari et al., 2010). A pesar de que Deines et al. (2004) consideraron que el biotipo agrestal era cuatro veces más competitivo que la maleza cosmopolita sorgo de Alepo (*Sorghum halepense*), la interferencia ejercida en el cultivo de girasol bajo un rango de densidades es aún desconocida.

El taxón *H. annuus* también incluye a los voluntarios de girasol, a veces considerados como malezas problemáticas (Robinson, 1978a). Los voluntarios son plantas no deseadas, surgidas a partir de los granos caídos durante las operaciones de cosecha y el transporte (Gressel, 2005). Los voluntarios no son verdaderos biotipos ferales debido a que no tienen la capacidad de formar poblaciones que se autoperpetúan y su aparición depende del continuo aporte de semillas al suelo (Gillespie y Miller, 1984). Los voluntarios son considerados malezas nocivas cuando alcanzan altas densidades, generalmente como consecuencia de la calibración inadecuada de las operaciones de cosecha (Robinson, 1978a).

Aunque algunos biotipos maleza de *H. annuus* podrían ser controlados con Imidazolinonas en girasol tolerantes a herbicidas (Clearfield<sup>®</sup>), la potencial durabilidad de esta estrategia está amenazada. Los genes de resistencia a herbicidas provienen de una mutación natural encontrada en un biotipo maleza en Kansas, transferida a los cultivos mediante técnicas convencionales de mejoramiento (Al-Khatib et al., 1998). Esta mutación podría introducirse fácilmente en los biotipos agrestales a través de la hibridación con el cultivo (Tan et al., 2005; Presotto et al., 2012b). En América del Sur y Europa, la rápida adquisición de resistencia a herbicidas por las poblaciones naturales de la misma especie es muy probable, debido a la amplia superposición en la distribución geográfica y en las etapas reproductivas con el girasol (Ureta et al., 2008a; Muller et al., 2009).

A pesar de que el grupo taxonómico del género *Helianthus* ha sido utilizado como ejemplo para estudios evolutivos (Kane et al., 2013), la caracterización de los biotipos maleza sigue siendo incompleta. En ausencia de competencia, la altura y estructura de la raíz de las plantas agrestales tiende a ser intermedio entre las plantas ruderales y el girasol (Koziol et al., 2012). Además, el biotipo agrestal tiende a mostrar una baja tolerancia al estrés biótico y abiótico (Mayrose et al., 2011). Los rasgos fenotípicos de los biotipos agrestales asociados con su capacidad como maleza, en un sistema de competencia intraespecífica con girasol, no han sido estudiados.

Los taxos agrestales, ruderales y los voluntarios mimetizan al girasol, pero sólo el biotipo agrestal es un invasor exitoso de los cultivos. Dentro de un sistema de competencia intraespecífica, las diferencias entre el biotipo invasor exitoso (agrestal) y los no exitosos

(ruderal y voluntario), podrían explicar su capacidad invasiva. La detección de rasgos con valor ecológico también podría ser utilizada para comprender el mecanismo invasivo y desarrollar estrategias de manejo para limitar la expansión de estos parientes nocivos del girasol.

## **HIPÓTESIS**

La tasa de crecimiento y desarrollo, estimado a partir de la altura, área foliar y fenología, del biotipo agrestal de *H. annuus* está asociada al grado de interferencia ejercida sobre el girasol.

El aumento de la densidad del biotipo agrestal de *H. annuus* se asocia con pérdida de rendimiento y calidad de los granos de girasol.

## **OBJETIVOS**

Caracterizar fenotípicamente el crecimiento y desarrollo del biotipo agrestal de *H. annuus* en un sistema con competencia intraespecífica bajo el rango de densidades observado en la región central Argentina.

Detectar la expresión de rasgos morfológicos que diferencien fenotípicamente al biotipo agrestal de otras malezas congéneres en el cultivo de girasol.

Determinar la influencia de la densidad del biotipo agrestal de *H. annuus* sobre el rendimiento y la calidad de los granos del girasol.

## MATERIALES Y MÉTODOS

La interferencia ejercida por el biotipo agrestal (AGR) de *Helianthus annuus* sobre el girasol (SUN) se estudió en el campo experimental del Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur (38°41'46"S, 62°14'55"O) durante dos estaciones de crecimiento. El suelo presentaba textura franco arenosa, era bien drenado, con 1,1 % de materia orgánica y pH 7,7.

Se evaluaron tres tasas de *H. annuus* representativos y contrastantes: a- agrestal, recolectado dentro de un cultivo de girasol altamente infestado (Capítulo 6), descrito por Casquero et al. (2013), b- ruderal (RUD), invasor no nativo, recolectado en una población natural con más de seis décadas de registro en las barrancas del Río Diamante (Poverene et al., 2002) y c- voluntario (VOL), generado artificialmente como la F2 de DK3880 CL, obtenida mediante polinización controlada. Previo a la siembra, la dormición de las semillas de los biotipos AGR y RUD fue sobrepuesta colocando la semilla a 5 °C durante una semana (ISTA, 2004).

El cultivo de girasol estuvo representado por los híbridos comerciales DK3880 CL (2009/10) y Nidera P104 CL (2010/11) bajo un marco de plantación de 0,70 m x 0,20 m (7,1 plantas m<sup>-2</sup>). Las semillas de las malezas y del cultivo se colocaron en exceso (n = 2-3 por golpe), a una profundidad de 3-5 cm, separadas de acuerdo a la densidad asignada. La densidad del cultivo y las malezas se ajustó antes de la expansión de las dos primeras hojas verdaderas, mediante raleo manual, a: 0 (control), 0,2; 2,4; 7,1 y 10,7 malezas m<sup>-2</sup>. Durante esta operación, el objetivo fue retener plantas de cultivo y maleza en el mismo estado de desarrollo. Los experimentos se condujeron utilizando riego por goteo, aplicado diariamente y fertilización con 90 kg ha<sup>-1</sup> de fosfato diamónico en pre-siembra más 134 kg ha<sup>-1</sup> de nitrato de amonio en la etapa de 4-6 hojas expandidas. Se llevó a cabo desmalezado manual para evitar la competencia ejercida por otras malezas y aislar el efecto del complejo de malezas bajo estudio.

La fenología del cultivo y la maleza se registró a intervalos de tres días durante el ciclo del cultivo, considerando el capítulo principal, de acuerdo con Schneiter y Miller (1981). La altura de la planta, el ancho y largo de las hojas verdes y el número de hojas verdes por

planta fueron evaluados a intervalos de diez días hasta el final de la floración (R6). La superficie foliar por planta se estimó como la suma del área de las hojas verdes en la etapa R6, de acuerdo a Aguirrezábal et al. (1996).

Se evaluó el número de capítulos por planta en el cultivo y las malezas cuando el girasol alcanzó el estadio R9. En ese estado se recolectaron capítulos y se secaron en condiciones de laboratorio. Luego de ello se determinó el diámetro, el número y peso de los granos por capítulo. La biomasa de los granos se estimó como la relación entre el peso y número de granos por capítulo. En las malezas los parámetros fueron estimados a partir de una muestra de capítulos de cada planta ( $n \leq 10$ ). La vitalidad de la planta fue estimada mediante el contenido de humedad (base en peso fresco) del segmento basal del tallo (0 - 0,15 m). Este segmento se pesó antes y después de ser secado en estufa con aire forzado a 60 °C hasta peso constante.

Las observaciones fenotípicas realizadas cada 10 días hasta el estadio R6 fueron realizadas sobre una planta de maleza y una de cultivo, en el sector central de cada unidad experimental. Las observaciones en el estadio R6 fueron tomadas sobre cuatro plantas de la línea central. La vitalidad de las malezas y el cultivo se estimó a partir de una planta de maleza y de girasol, en cada unidad experimental. La fenología se expresó como la duración (en días) de cada fase.

El contenido de aceite y perfil de ácidos grasos del cultivo se evaluó por resonancia magnética nuclear y cromatografía de gases, en una muestra compuesta de granos de cuatro plantas por unidad experimental. La calidad del aceite de las malezas se midió en una muestra compuesta con los granos de cada bloque.

El rendimiento del girasol se estimó a partir de medir la producción de granos de cuatro plantas. El efecto de la densidad de las malezas sobre el rendimiento del girasol se estimó ajustando la función lineal o hiperbólica rectangular de pérdida de rendimiento de acuerdo a la Ec. 6.1 (Cousens, 1985). Para cada biotipo de maleza se mostró la función con correlación más explicativa.

La influencia espacial de las malezas se observó en las plantas de SUN distribuidas alrededor de malezas solitarias, en el tratamiento de menor densidad (Jordan, 1989). Se

evaluaron rasgos morfológicos en las plantas de girasol distanciadas 0,1; 0,3; 0,5 m (n = 2, las plantas en la misma fila que la maleza) y > 0,7 m (n = 8 plantas en las filas adyacentes cerca de la planta de malezas). El control incluyó a plantas de girasol (n = 14) sin interferencia de malezas. Las plantas maleza y SUN ubicados con un desvío mayor a dos cm de la disposición teórica fueron excluidas del análisis.

El diseño fue en bloques completamente aleatorizados con cuatro repeticiones. Las unidades experimentales incluyeron tres filas de 2 m de largo, rodeadas por dos filas de bordura, ambas sembradas con girasol. La combinación del biotipo de maleza y la densidad fueron indicadas por medio de un guion, para facilitar la interpretación (por ejemplo: AGR-10.7, en referencia al girasol AGR bajo una densidad de 10,7 malezas m<sup>-2</sup>). Los datos fueron analizados mediante ANOVA, considerando un acuerdo multi-factorial con biotipo de maleza, densidad de maleza y años como factores. Las medias se compararon mediante LSD Fisher. Se utilizaron los paquetes estadísticos InfoStat (2013) y NLREG (2008).

## RESULTADOS

Dado que sólo la duración de la fase del cultivo R8-R9 presentó interacción estadística entre los factores año x densidad de maleza, los datos fenológicos se agruparon por biotipo. La duración de las etapas de desarrollo de las malezas no fue afectada por la densidad de las mismas. Sólo en 2011, el período de maduración de SUN se redujo en 3 días (\*) en el tratamiento AGR-10,7, mientras que la interferencia ejercida por los taxas VOL y RUD no afectó la duración de las etapas fenológicas del cultivo.

El biotipo AGR alcanzó el estadio reproductivo visible (R1) cuatro días después que el girasol y el biotipo VOL, mientras que el biotipo RUD lo hizo ocho días después (Tabla 7.1). La duración de las fases fenológicas del girasol y el biotipo VOL fue similar hasta el estadio R5, mientras que los biotipos RUD y AGR llegaron a la etapa de floración seis días después que el girasol. La fase R6-R9 del biotipo AGR fue tres días más corta que la del girasol, mientras que en el caso del VOL ésta fue más corta (< 50 días). Como resultado, el capítulo principal del biotipo AGR alcanzó la madurez tres días después que el girasol pero seis días antes que el biotipo RUD. El biotipo VOL presentó maduración anticipada y alcanzó el estadio R9 diez días antes que el girasol.

La evolución de la altura de las plantas del girasol no se vio afectada por la interferencia ejercida por las malezas (datos no presentados). Hasta el estadio R5 del girasol, el biotipo AGR mostró una evolución de la altura similar al del cultivo (Figura 7.2 a). A partir de esta etapa, las plantas del biotipo AGR mostraron una tasa de crecimiento mayor y en el estadio R9 fueron 30 cm más altas que las del girasol. El biotipo VOL mimetizó la evolución de la altura de la planta del girasol hasta el estadio R1, pero luego mostró una menor tasa de crecimiento y finalizó el ciclo con plantas 25 cm más bajas que el cultivo. El biotipo RUD mostró una tasa de crecimiento menor y no alcanzó la altura de AGR en ninguna etapa del ciclo de cultivo.

El área foliar por planta del girasol presentó una curva de crecimiento de forma sigmoidea típica (Figura 7.2 b). La evolución del área foliar del biotipo AGR no difirió de la del girasol hasta el estadio R5, mientras que el área foliar de RUD y VOL fue más de un 40 % menor. En el estadio R1 (50 DDS),  $\geq 2,4$  malezas  $m^{-2}$  del biotipo AGR redujeron el área foliar del

cultivo en más del 40 % (Tabla 7.2), mientras que RUD y VOL produjeron un efecto similar con 10,7 malezas  $m^{-2}$ . En el estadio R6 (80 DDS), AGR-10,7 redujo más de 60 % el área foliar del girasol, mientras que los demás biotipos a igual densidad la redujeron menos de 50 %.

Al finalizar la floración, la disminución en el área foliar verde por planta del girasol con 10,7 plantas  $m^{-2}$  del biotipo AGR, se asoció a la senescencia de dos hojas. Como resultado, bajo un amplio rango de densidades de la maleza, el área foliar del girasol disminuyó luego de R5, mientras que el área foliar del biotipo AGR continuó aumentando hasta el final del ciclo de cultivo (Figura 7.2 b).

La interferencia causada por todas las densidades estudiadas del biotipo AGR limitó el crecimiento del diámetro del capítulo del girasol (Tabla 7.2). El biotipo RUD también lo hizo, con la densidad igual o mayor a 2,4 malezas  $m^{-2}$ , mientras que VOL causó un efecto similar solamente con 10,7 malezas  $m^{-2}$ . El diámetro del capítulo del girasol se redujo más del 40 % en el tratamiento AGR-10,7, mientras que la misma densidad de los biotipos RUD y VOL afectaron menos del 20 % a ese parámetro. El número de granos por planta se redujo más del 20 % por interferencia del biotipo AGR con  $\geq 0,2$  malezas  $m^{-2}$ . La interferencia ejercida por este biotipo redujo más de 10 % la biomasa de los granos en todas las densidades estudiadas, mientras que el biotipo RUD causó similar reducción con  $\geq 2,4$  malezas  $m^{-2}$  y el biotipo VOL lo hizo con  $\geq 7,1$  malezas  $m^{-2}$ . La biomasa por grano del girasol se redujo más de 40 % en el tratamiento AGR-10,7.

El rendimiento del girasol se redujo por la interferencia de las malezas en estudio (Tabla 7.3). La reducción del rendimiento en función de la densidad de maleza de los biotipos AGR y RUD ajustó a la función hiperbólica rectangular, mientras que la del VOL ajustó a una ecuación lineal. Las funciones mostraron que el biotipo AGR fue el más perjudicial, pues disminuyó 36% el rendimiento del girasol con sólo 0,2 malezas  $m^{-2}$ , 80 % con 10,7 malezas  $m^{-2}$  y casi un 100 % cuando la densidad de la maleza tendió a infinito (parámetro A). Las funciones ajustadas mostraron que los biotipos RUD y VOL redujeron el rendimiento del girasol menos del 60 % cuando la densidad de malezas tendió a infinito. Estos biotipos redujeron el rendimiento hasta un 25 % con solo 0,2 malezas  $m^{-2}$ .

Figura 7.1: Distanciamiento de las plantas de girasol respecto a la maleza bajo la menor densidad estudiada ( $0,2 \text{ malezas m}^{-2}$ ). Distribución utilizada para determinar el área de influencia de los biotipos agrestales del género *Helianthus*.

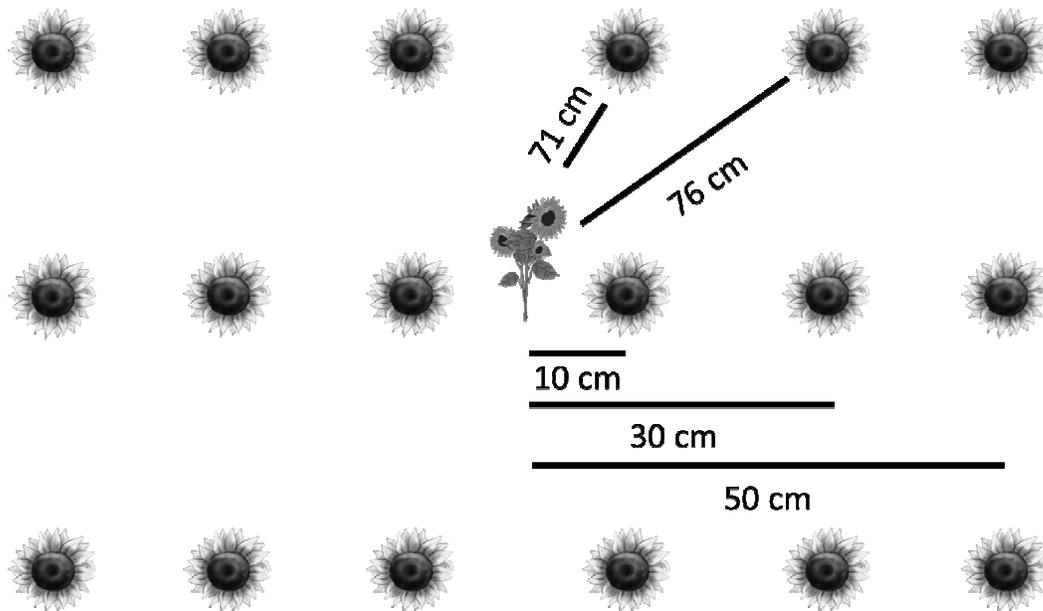


Tabla 7.1: Duración de las fases fenológicas (R, Schneiter y Miller, 1981) del girasol (SUN) y tres tasas de *H. annuus* (agrestal = AGR, ruderal = RUD y voluntario = VOL) en el estudio de interferencia (dos estaciones, promedio de 0, 0.2, 2.4 y 7.1 malezas m<sup>-2</sup>). El período S-R1 representa a la etapa vegetativa.

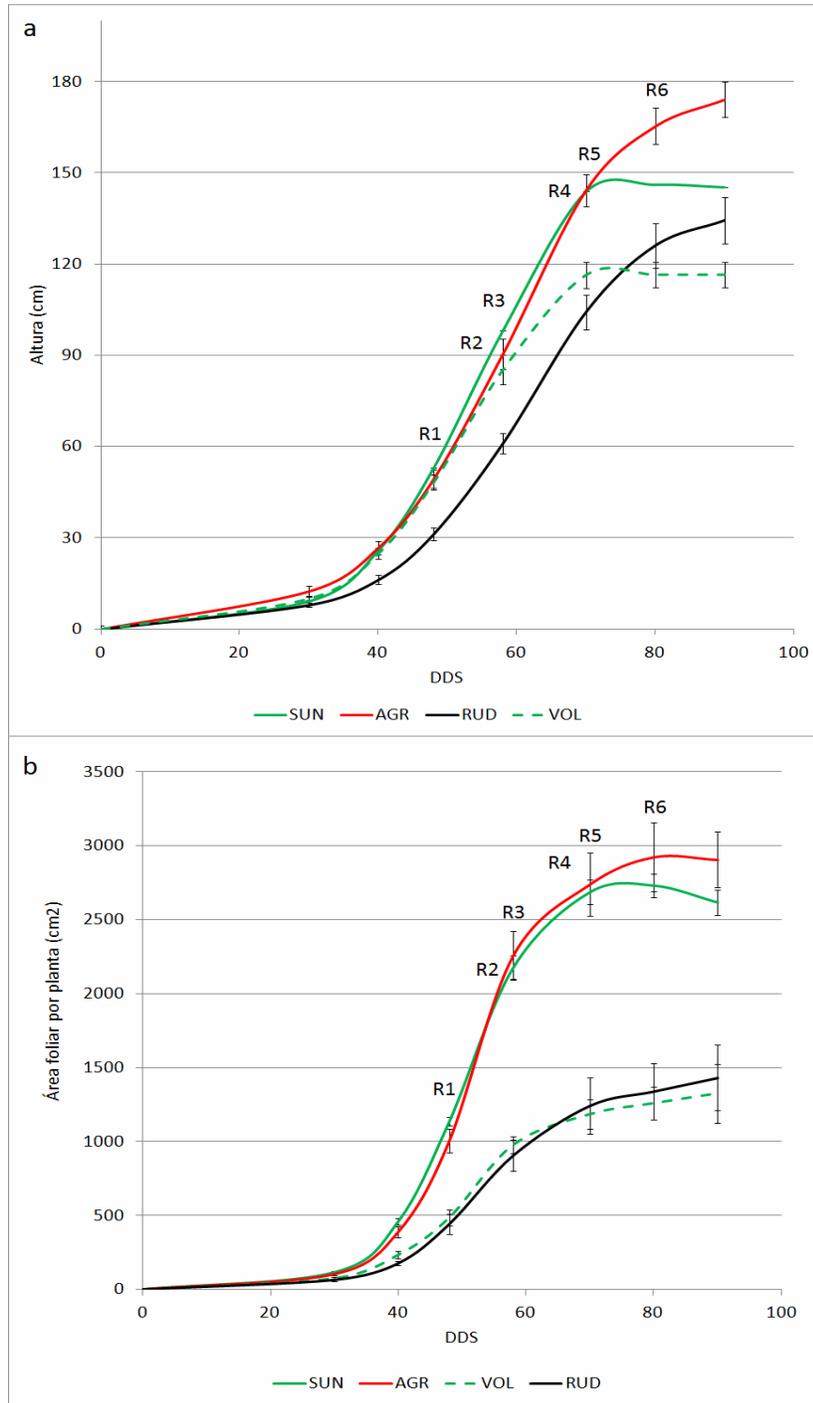
Fase	SUN	AGR	RUD	VOL	ANOVA
<b>Duración de las fases fenológicas (día ± ES)</b>					
S-R1	51 ± 0,3 c	55 ± 1,3 b	59 ± 1,6 a	50 ± 0,8 c	**
R1-R5	20 ± 0,3 b	22 ± 0,7 a	20 ± 0,5 b	19 ± 0,4 b	**
S-R5	71 ± 0,3 b	77 ± 1,6 a	79 ± 1,7 a	69 ± 0,6 b	**
R5-R6	9 ± 0,2	9 ± 0,3	9 ± 0,4	8 ± 0,3	ns
R6-R9	55 ± 0,6 a	52 ± 2,0 b	56 ± 2,2 a	47 ± 1,8 c	**
S-R9	135 ± 0,6 c	138 ± 1,6 b	144 ± 1,4 a	125 ± 1,5 d	**

<sup>1</sup> La densidad de 10,7 malezas m<sup>-2</sup> fue excluida debido a que el ANOVA mostró interacción año x densidad de maleza para la fase R8-R9 (Ver resultados).

Tabla 7.2: Rasgos fisiológicos del girasol (SUN) expresados en tres etapas de desarrollo (Schneiter y Miller, 1981) bajo competencia con cuatro densidades (malezas m<sup>-2</sup>) de tres biotipos de *H. annuus* (agrestal = AGR, ruderal = RUD y voluntarios = VOL). Se representa las medias ± ES de dos ciclos de cultivo. Para cada biotipo y el control libre de malezas, letras distintas indican diferencias significativas (p ≤ 0,05 para la prueba de LSD Fisher).

Estadio de crecimiento del girasol						
Malezas m <sup>-2</sup>	R1	Hojas verdes (n pl <sup>-1</sup> )	R6	Diámetro de capítulo (cm)	R9	Biomasa de grano (mg grano <sup>-1</sup> )
	Área foliar (cm <sup>2</sup> plata <sup>-1</sup> )		Área foliar (cm <sup>2</sup> pl <sup>-1</sup> )		Número de granos (n pl <sup>-1</sup> )	
Control	1690 ± 138 a	20 ± 0,5 a	3241 ± 495 a	14,1 ± 0,4 a	1142 ± 67 a	47,9 ± 1,1 a
<b>AGR</b>						
0,2	1301 ± 141 ab	18 ± 0,8 a	2462 ± 325 ab	12,5 ± 0,4 b	878 ± 64 b	41,2 ± 2,2 b
2,4	987 ± 153 bc	18 ± 1,0 a	2378 ± 294 ab	11,5 ± 0,4 b	830 ± 77 b	37,6 ± 2,2 c
7,1	890 ± 158 bc	18 ± 0,6 a	1869 ± 228 bc	8,7 ± 0,3 c	517 ± 58 c	32,8 ± 2,4 d
10,7	678 ± 96 c	16 ± 0,8 b	1234 ± 157 c	7,9 ± 0,3 c	393 ± 42 d	28,4 ± 1,7 e
ANOVA	*	**	**	**	**	**
<b>RUD</b>						
0,2	1387 ± 156 ab	19 ± 0,8	2841 ± 238 ab	13,3 ± 0,4 ab	918 ± 88 b	43,7 ± 2,0 a
2,4	1209 ± 94 b	18 ± 0,7	2387 ± 147 b	11,7 ± 0,4 c	725 ± 50 c	38,8 ± 1,7 b
7,1	1206 ± 151 b	19 ± 1,0	2578 ± 320 ab	12,0 ± 0,6 bc	786 ± 74 bc	38,7 ± 2,9 b
10,7	1043 ± 108 b	18 ± 0,6	2095 ± 195 b	11,3 ± 0,6 c	683 ± 47 c	37,6 ± 2,8 b
ANOVA	*	ns	*	**	**	**
<b>VOL</b>						
0,2	1232 ± 142 ab	19 ± 0,7 a	3058 ± 392 a	13,8 ± 0,5 a	971 ± 105 b	44,4 ± 2,0 ab
2,4	1458 ± 116 bc	19 ± 1,1 a	2617 ± 174 a	13,7 ± 0,6 a	938 ± 86 b	47,0 ± 2,5 ab
7,1	1242 ± 120 bc	18 ± 0,7 ab	2704 ± 350 a	13,3 ± 0,4 a	969 ± 86 b	43,0 ± 2,4 b
10,7	1005 ± 102 c	17 ± 0,8 b	1724 ± 191 b	11,0 ± 0,3 b	649 ± 61 c	37,6 ± 2,5 c
ANOVA	**	*	*	**	**	**

Figura 7.2: Evolución de la altura de la planta (a) y del área foliar por planta (b) del girasol (SUN) y biotipos maleza de *H. annuus*, bajo competencia intraespecífica (agrestal = AGR, ruderal = RUD y voluntario = VOL). Promedio de 0 a 7,4 malezas m<sup>-2</sup> y dos años. DDS = días desde la siembra. Las barras verticales indican el ES. Se indica el estado de desarrollo del girasol según Schneiter y Miller (1981).





Los parámetros morfológicos de las plantas de girasol localizadas alrededor de las plantas de RUD o VOL no difirieron estadísticamente de las plantas control (datos no mostrados). Una planta aislada del biotipo AGR redujo 16 % el diámetro del capítulo, 28 % el número de semillas por planta, 17 % la biomasa por grano y 42 % el rendimiento de las plantas de girasol situadas junto a la maleza (Tabla 7.4).

A pesar del menor tamaño de capítulo, los biotipos AGR y RUD superaron en más de seis veces la producción de granos por planta del girasol y del biotipo VOL, debido al mayor número de capítulos por planta (Tabla 7.5). La biomasa de los granos de VOL fue casi tres veces mayor que la de RUD, pero sólo un 15 % mayor que la biomasa de los aquenios del biotipo AGR. Este biotipo produjo un amplio rango de tamaños de semillas. Dentro de ellas, algunas más pequeñas presentaron un tamaño similar a la producida por el biotipo RUD.

Los granos del cultivo presentaron el mayor contenido de aceite, el biotipo RUD mostró el valor más bajo, mientras que los granos de VOL y de AGR tuvieron un contenido intermedio entre ambos extremos (Tabla 7.5). La concentración de ácido oleico y linoleico de los biotipos VOL y AGR no difirió de la del girasol. El biotipo RUD mostró la mayor proporción de ácidos grasos linoleico, pero no se diferenció de AGR. El contenido de aceite de los granos del girasol no se vio afectado por la interferencia ejercida por las malezas (datos no mostrados). Sólo la interferencia de AGR-10.7 redujo significativamente el ácido oleico en un 6 % y aumentó la concentración de ácido linoleico en un 5,8 %.

En el estadio R9, los tallos de las plantas del girasol presentaban menos de 14 % de humedad (Figura 7.3). El biotipo VOL no se diferenció del cultivo, pero entre sus plantas se observó mayor variabilidad. Los tallos de RUD presentaban más de 50 % de humedad, superando al resto de los biotipos. Por su parte, el biotipo AGR presentó una dispersión intermedia, en la que algunas plantas tenían un contenido de humedad similar al del biotipo RUD.

Tabla 7.3: Parámetros estimados para los biotipos agrestal (AGR), ruderal (RUD) y voluntario (VOL) en competencia con girasol (SUN). Los biotipos AGR y RUD ajustaron al análisis hiperbólico rectangular. El biotipo VOL ajustó a la ecuación lineal, en consecuencia se muestran los parámetros *a* y *b*. Parámetros estimados por la ecuación de Cousens (1985) para el efecto depresivo de la competencia intraespecífica de malezas de tres biotipos.

Biotipo maleza	R <sup>2</sup> (%)	Parámetros estimados		
		Y <sub>wf</sub> (g m <sup>-2</sup> )	I (%)	A (%)
Análisis hiperbólico rectangular				
AGR	80,1	338,4 (14,9) **	27.8 (9,6) **	99.8 (16,1) **
RUD	62,8	390,0 (20,7) **	266.0 (138,9) ns	49.1 (4,3) **
Análisis lineal				
		<i>a</i>	<i>b</i>	
VOL	47,8	358,4 (15,1) **	15,2 (2,6) **	

Y<sub>wf</sub>: Rendimiento del cultivo de girasol libre de malezas; I: Disminución del rendimiento del cultivo cuando la densidad de la maleza tendió a cero; y A: Disminución del rendimiento del cultivo cuando la densidad de la maleza tendió a infinito; *a* y *b* son el rendimiento del cultivo libre de malezas y la pendiente de la ecuación lineal. Entre paréntesis se muestra el ES de los parámetros estimados.

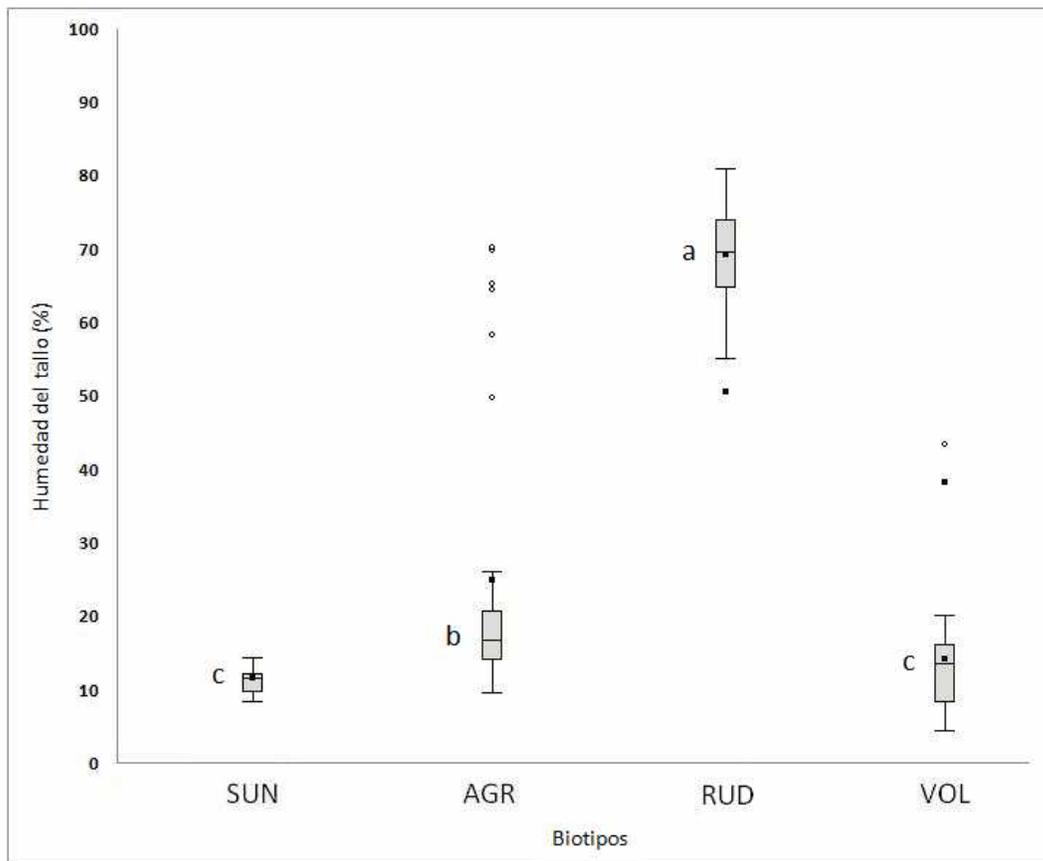
Tabla 7.4: Efecto de una planta del biotipo agrestal sobre los rasgos morfológicos de las plantas de girasol situadas en la misma fila a menos de 1 m (n = 6) o en las filas adyacente (n = 8). Se muestra la media  $\pm$  ES para cada posición. En cada columna, letras distintas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$  para la prueba de LSD Fisher).

Distancia a la maleza (m)	Área foliar (cm <sup>2</sup> pl <sup>-1</sup> )	Diámetro de capítulo (cm)	Número de granos (n pl <sup>-1</sup> )	Biomasa de grano (mg grano <sup>-1</sup> )	Producción de granos (g pl <sup>-1</sup> )
<b>Control libre de malezas</b>					
	3277 $\pm$ 340	14,0 $\pm$ 0,3 a	1086 $\pm$ 72 a	48,4 $\pm$ 1,7 a	53,3 $\pm$ 3,1 a
<b>Plantas de girasol en la misma línea que la maleza</b>					
0,1	1885 $\pm$ 319	11,7 $\pm$ 0,4 c	786 $\pm$ 51 c	40,3 $\pm$ 2,1 c	31,0 $\pm$ 1,4 d
0,3	2905 $\pm$ 355	13,4 $\pm$ 0,6 ab	1016 $\pm$ 88 ab	42,9 $\pm$ 2,5 bc	43,3 $\pm$ 3,2 b
0,5	2595 $\pm$ 461	12,2 $\pm$ 0,9 bc	833 $\pm$ 103 c	40,5 $\pm$ 2,6 c	34,5 $\pm$ 4,5 cd
<b>Plantas de girasol en la línea adyacente a la de la maleza</b>					
0,7-0,8	2817 $\pm$ 385	13,2 $\pm$ 0,5 ac	903 $\pm$ 87 bc	45,3 $\pm$ 2,4 ab	40,9 $\pm$ 3,3 bc
ANOVA	ns	*	**	**	**

Tabla 7.5: Características reproductivas del girasol (SUN) y tres biotipos maleza de la misma especie (agrestal = AGR, ruderal = RUD y voluntarios = VOL). Se muestran las medias  $\pm$  ES de las densidades de maleza en dos estaciones de crecimiento. Para cada parámetro, biotipos con letra distinta son significativamente diferentes ( $p \geq 0,05$  LSD de Fisher).

Carácter	SUN	AGR	RUD	VOL	ANOVA
Número de capítulos por planta (n)	1 $\pm$ 0 c	34 $\pm$ 2,1 b	47 $\pm$ 2,5 a	3 $\pm$ 0,8 c	**
Diámetro de capítulo (cm)	14,1 $\pm$ 0,4 a	4,5 $\pm$ 0,2 c	4,1 $\pm$ 0,2 c	7,1 $\pm$ 0,4 b	**
Número de granos por capítulo (n)	1142 $\pm$ 67 a	190 $\pm$ 8 c	170 $\pm$ 16 c	491 $\pm$ 45 b	**
Número de granos por planta (n)	1142 $\pm$ 67 c	6334 $\pm$ 441 b	7730 $\pm$ 743 a	893 $\pm$ 123 c	**
Biomasa de grano (mg)	47,9 $\pm$ 1,1 a	27,1 $\pm$ 1,7 c	11,3 $\pm$ 0,6 d	32,2 $\pm$ 2,3 b	**
Contenido de aceite (%)	50,1 $\pm$ 0,9 a	39,6 $\pm$ 1,1 b	29,1 $\pm$ 0,2 c	43,8 $\pm$ 2,6 b	**
Ácido oleico (%)	32,3 $\pm$ 2,1 a	28,9 $\pm$ 1,0 a	22,9 $\pm$ 1,2 b	32,1 $\pm$ 1,1 a	*
Ácido linoleico (%)	56,6 $\pm$ 2,5 a	60,3 $\pm$ 1,0 ab	65,5 $\pm$ 1,0 a	56,6 $\pm$ 1,2 b	*

Figura 7.3: Humedad del segmento basal del tallo de las malezas (agrestal = AGR, ruderal = RUD, voluntario = VOL) en el estado de madurez comercial del girasol (SUN). Letras distintas indican diferencias significativas entre biotipos ( $p \leq 0,05$  para la prueba de LSD Fisher).



## DISCUSIÓN

La floración del biotipo AGR se retrasó alrededor de ocho días respecto al girasol (Tabla 7.1). Esta demora en el inicio de la floración podría ser una estrategia para acumular más recursos en órganos vegetativos de la planta, incluyendo la biomasa radical, antes de comenzar a reproducirse. La capacidad de interferir del biotipo AGR se asoció con un mayor tamaño de planta y un área foliar más duradera. En contrapartida, este biotipo presentó un período de llenado de grano más corto, y sus capítulos principales maduraron en promedio solo tres días después que el girasol. Resultó destacable que el 80 % de las plantas del biotipo AGR produjeron semillas maduras cuando el girasol alcanzó el estado para cosecha mecánica.

El girasol es considerado un cultivo con elevada plasticidad reproductiva. Tanto la fenología como el rendimiento presentan gran estabilidad bajo una amplia gama de densidades (Miller y Roath, 1982). El aumento de la densidad (Holt y Campbell, 1984), o la competencia de biotipos agrestales de *H. annuus* (Roumet et al., 2013) podría atrasar la floración y disminuir la altura del cultivo (Mirshekari et al., 2010). Ambos efectos no se observaron en el presente experimento, probablemente debido a la suficiencia en la disponibilidad de recursos, atribuidos a la fertilización y programa de riego.

El área foliar verde del cultivo determina la interceptación de la radiación fotosintéticamente activa y de ese modo la acumulación de biomasa destinada a los granos de girasol (Trápani et al., 1999; Muro et al., 2001; Moriondo et al., 2003; Erbas y Baydar, 2007). En la presente investigación, el 62 % de reducción del área foliar por planta en el estadio R6 debido a la competencia del biotipo AGR se asoció a 80 % de pérdida de rendimiento.

La interferencia ejercida por plantas aisladas del biotipo AGR sobre el rendimiento del girasol mostró falta de linealidad, la cual era de esperar (Jordan, 1989). La producción de granos de las plantas de girasol próximas al AGR (0,1 m) se redujo de forma similar al de las plantas alejadas a 0,5 m. Por el contrario, la planta situada entre ellas (segunda planta a partir de la maleza, ubicada a 0,3 m de ella) produjo un rendimiento significativamente más alto que las vecinas. Esto podría deberse a que el crecimiento de la planta de girasol vecina

a la maleza fue menor debido a la competencia, y por ello habría dejado recursos disponibles para las plantas linderas.

Aunque se observó falta de linealidad en el efecto depresivo del rendimiento de una planta del biotipo AGR, existió un efecto negativo y generalizado en las 14 plantas que la rodeaban, localizadas a  $\leq 1,0$  m. En base a esta observación, se estimó que la influencia espacial del efecto competitivo de una planta solitaria del biotipo AGR podría ser estimado como un área circular con más de  $2,5 \text{ m}^2$  de superficie.

Según Chubb y Friesen (1985) y Durgan et al. (1990) la interferencia intraespecífica no afectaría la concentración de aceite de los granos de girasol, mientras que el estrés hídrico disminuiría el contenido del ácido oleico (Petcu et al., 2001; Baldini et al., 2002). En el presente experimento, aunque el contenido de aceite de los granos del girasol no se vio afectado por la interferencia intraespecífica del biotipo AGR, el contenido de ácido oleico se redujo con la densidad de la maleza. El biotipo AGR fue más alto que el girasol durante el llenado de granos y lo superó en más de 30 cm. A pesar de que la radiación solar interceptada y la temperatura de canopy no fueron cuantificadas en el presente experimento, se estimó que ambos parámetros podrían haber sido afectados por sombreado. Se conoce que la disminución de la temperatura por sombreado durante el llenado del grano reduce la concentración de ácido oleico en los granos del girasol (Izquierdo et al., 2009; Echarte et al., 2010).

Debido al crecimiento indeterminado, el biotipo RUD estaba en floración y continuó creciendo luego del estado de madurez del girasol. La contribución de propágulos al banco de semillas del suelo dependerá de las actividades agrícolas que se realicen después de la cosecha de girasol. Si los residuos del cultivo son eliminados inmediatamente de finalizada la cosecha, la contribución del biotipo RUD al banco de semillas del suelo será escasa.

El biotipo RUD mostró una producción de semillas potencial mayor a  $7000 \text{ semillas pl}^{-1}$ . Sin embargo, debido al hábito de crecimiento altamente indeterminado, sólo una pequeña proporción de las semillas presentaban completa madurez cuando el girasol alcanzó madurez comercial. En esta etapa, a pesar que la producción de semillas del biotipo AGR fue 22 % más baja que la de RUD, más de la mitad de las plantas se encontraban en igual estado de madurez que el cultivo (Figura 7.3).

En la mayor densidad estudiada, 10,7 malezas  $m^{-2}$ , los capítulos del biotipo RUD que estaban maduros al estado de madurez comercial del cultivo, podrían aportar más de 5000 propágulos  $m^{-2}$  al banco de semillas del suelo. Por el contrario, la fracción de plantas del biotipo AGR completamente maduras al mismo tiempo que el girasol, producirían potencialmente más de seis veces este valor, a igual densidad de maleza. Aunque casi la mitad de las semillas del AGR se cosecharán junto con el girasol (Casquero et al., 2013), el banco de semillas del suelo recibiría más de 18000 semillas  $m^{-2}$ , debido a la dehiscencia de las plantas y a que algunas semillas serían tan pequeñas que no resultarían captadas por la cosechadora. Esto implica que cuatro o más plantas del biotipo AGR  $m^{-1}$  podrían dispersar casi 1000 semillas en el banco del suelo, una densidad cien veces mayor que el stand de maleza capaz de causar pérdidas económicas.

Sólo el biotipo AGR mimetizó la evolución de la altura y del área foliar hasta el estadio R5 (Figura 7.2). De acuerdo con Barrett (1983), este sería un caso de "mimetismo vegetativo", donde una estrecha similitud en apariencia se produce durante el período de crecimiento vegetativo. Además de ello, quedó demostrado que también podría considerarse un caso de "mimetismo de semillas", debido a que una fracción de las semillas de las malezas puede ser recolectadas conjuntamente con el cultivo durante la cosecha (Casquero et al., 2013). El biotipo AGR también mostró el tercer tipo de mimetismo sugerido por Barrett (1983), relacionado con la imposibilidad de ser controlado con los herbicidas del cultivo que mimetizan. Como el biotipo AGR pertenece a la misma especie que el girasol, el control químico resulta imposible en los cultivos tradicionales.

Se demostró el alto grado de interferencia sobre el girasol ejercido por el biotipo agrestal. La mayor capacidad del biotipo AGR para interferir con el rendimiento del girasol estuvo asociada a la mayor altura y área foliar verde de la planta, respecto a RUD y a VOL. Además el biotipo AGR mimetizó al cultivo hasta fin de floración. Bajo una alta densidad de maleza, este biotipo disminuyó hasta 80 % el rendimiento y hasta el 6 % el contenido de ácido oleico del girasol. Debido a que una fracción de plantas permaneció vivas durante la etapa de madurez comercial del cultivo, podrían dificultar la trilla y almacenamiento de los granos, debido a la incorporación de material verde.

# **CAPÍTULO 8**

**SIMULACIÓN DE LA EXTINCIÓN DE  
INDIVIDUOS AGRESTALES DE *Helianthus  
annuus* LUEGO DE LA INTROGRESIÓN DE  
GIRASOL TOLERANTE A HERBICIDAS**



## INTRODUCCIÓN

En el actual escenario productivo, en el que ha aumentado la intensificación de la agricultura extensiva, el empleo de cultivos resistentes a herbicidas es la principal estrategia utilizada para el control químico de malezas (Madsen y Streibig, 2003). Los cultivos con tolerancia genética a herbicidas presentan una creciente adopción tanto a nivel mundial como nacional. Entre ellos, la soja RR (Roundup Ready, resistente a glifosato) constituye un caso emblemático. Este cultivo transgénico ha sido ampliamente adoptado por los productores, siendo el grado de satisfacción tal, que cerca de la totalidad de la producción nacional está basado en esta tecnología (Clive, 2012; ArgenBio, 2013).

La familia de herbicidas IMI, utilizados con la tecnología Clearfield (CL), incluye a imazapir, imazapic, imazetapir, imazamox, imazametabenz e imazaquin (Tabla 8.1). Estos herbicidas controlan malezas mediante la inhibición de la enzima acetohidroxiácido sintasa (AHAS), también llamada acetolactato sintasa (ALS), esencial para la biosíntesis de aminoácidos de cadena ramificada (Tan et al., 2005). Los herbicidas IMI controlan un amplio espectro de malezas gramíneas y de hoja ancha, incluyendo a algunas malezas parásitas como *Orobanche cumana* (Fernández-Martínez et al., 2012).

Uno de los riesgos asociados al empleo de los cultivos con tolerancia genética a herbicidas es la posibilidad de transferencia de los genes responsables a las poblaciones naturales de especies sexualmente compatibles. Este proceso, que solo es viable si entre los taxos involucrados existe coincidencia geográfica y temporal, conlleva el riesgo potencial de emergencia de malezas difíciles de controlar (Ellstrand, 2003). Una vez introducido, la persistencia en la población del gen que confiere la tolerancia a herbicida dependerá de la aptitud biológica (fitness) de las plantas introgresadas (Jenczewski et al., 2003).

Tabla 8.1: Herbicidas de la familia Imidazolinonas disponibles en Argentina (CASAFE, 2007; Marzocca et al., 1976).

Principio activo	Nombre Comercial	Dosis	Cultivo	Malezas que controla <sup>1</sup>								
				Dicotiledóneas		Dicotiledóneas	Monocotiledóneas	Monocotiledóneas				
				Anuales		Perennes	anuales	perennes				
Imazapir	Arsenal Arsenal forestal Arsenal forestal DF Clearsol Clearsol DF	0,3-4 l/ha	Caña de azúcar Girasol Clearfield Pino taeda Áreas sin cultivos	<i>Amaranthus quitensis</i>	<i>Fumaria officinalis</i>	<i>Acacia tucumanensis</i>	<i>Cenchrus incertus</i>	<i>Axonopus compressus</i>				
				<i>Ammi majus</i>	<i>Galinsoga parviflora</i>	<i>Cecopria adenopus</i>	<i>Eleusine indica</i>	<i>Cenchrus parviflorus</i>				
				<i>Anoda cristata</i>	<i>Ibicella lutea</i>	<i>Convolvulus arvensis</i>	<i>Hordeum leporinum</i>	<i>Cynodon dactylon</i>				
				<i>Anthemis cotula</i>	<i>Milkania micrantha</i>	<i>Maranta divaricata</i>	<i>Setaria verticillata</i>	<i>Cyperus esculentus</i>				
				<i>Bidens pilosa</i>	<i>Polygonum aviculare</i>	<i>Peschiera australis</i>		<i>Cyperus rotundus</i>				
				<i>Bowlesia incana</i>	<i>Polygonum convolvulus</i>	<i>Pyrostegia venusta</i>		<i>Digitaria insularis</i>				
				<i>Brassica campestris</i>	<i>Polygonum persicaria</i>	<i>Ricinus comunis</i>		<i>Paspalum paniculatum</i>				
				<i>Carduus thoermeri</i>	<i>Portulaca oleracea</i>	<i>Rumex crispus</i>		<i>Paspalum urvillei</i>				
				<i>Conyza bonariensis</i>	<i>Raphanus sativus</i>	<i>Senecio brasiliensis</i>		<i>Setaria poiretania</i>				
				<i>Coronopus didymus</i>	<i>Salsola kali</i>	<i>Solanum granuloso-leprosum</i>		<i>Sorghum halepense (semilla)</i>				
				<i>Chenopodium álbum</i>	<i>Sisymbrium irio</i>	<i>Solanum sisymbriifolium</i>		<i>Sorghum halepense (rizoma)</i>				
				<i>Datura ferox</i>	<i>Stellaria media</i>	<i>Vernonia scorpioides</i>						
				<i>Digitaria sanguinalis</i>	<i>Tagetes bonariensis</i>							
				<i>Echinochloa crus-galli</i>	<i>Verbesina encelioides</i>							
				<i>Euphorbia dentata</i>	<i>Xanthium cavanillesii</i>							
				<i>Euphorbia heterophylla</i>	<i>Xanthium spinosum</i>							
				<i>Euphorbia peplus</i>								
				Imazetapir	Pivot Pivot 70 DG Pivot H	60-143 g/ha	Maíz Clearfield Soja Alfalfa Arveja Maní Poroto	<i>Acanthospermum hyspidum</i>	<i>Myagrum rugosum</i>		<i>Echinochloa colona</i>	<i>Cenchrus parviflorus</i>
								<i>Amaranthus quitensis</i>	<i>Nicandra peruviana</i>		<i>Hordeum distichum</i>	<i>Cyperus rotundus</i>
								<i>Ammi majus</i>	<i>Physalis angulata</i>		<i>Triticum spp.</i>	<i>Sorghum halepense (rizoma)</i>
<i>Anoda cristata</i>	<i>Polygonum aviculare</i>							<i>Sorghum halepense (semilla)</i>				
<i>Bidens pilosa</i>	<i>Polygonum convolvulus</i>							<i>Stipa brachychaeta</i>				
<i>Bowlesia incana</i>	<i>Portulaca oleracea</i>											
<i>Brassica campestris</i>	<i>Raphanus raphanistrum</i>											
<i>Brassica nigra</i>	<i>Raphanus sativus</i>											
<i>Capsella bursa pastoris</i>	<i>Sida rhombifolia</i>											
<i>Coronopus didymus</i>	<i>Stellaria media</i>											
<i>Chenopodium álbum</i>	<i>Tagetes bonariensis</i>											
<i>Datura ferox</i>	<i>Tithonia tubaeformis</i>											
<i>Digitaria sanguinalis</i>	<i>Urtica urens</i>											
<i>Echinochloa crus-galli</i>	<i>Verbesina encelioides</i>											
<i>Ipomoea nil</i>	<i>Xanthium cavanillesii</i>											
<i>Ipomoea purpurea</i>	<i>Xanthium strumarium</i>											
<i>Ipomoea rubriflora</i>	<i>Galinsoga parviflora</i>											
<i>Lamium amplexicaule</i>	<i>Amaranthus spinosus</i>											
Imazapic	Cadre 70 DG	72-500 g/ha	Caña de azúcar Maní					<i>Datura ferox</i>	<i>Chenopodium álbum</i>			<i>Cyperus rotundus</i>
								<i>Anoda cristata</i>	<i>Portulaca oleracea</i>			<i>Cynodon dactylon</i>
				<i>Digitaria sanguinalis</i>				<i>Sorghum halepense</i>				
								<i>Cyperus esculentus</i>				

<sup>1</sup>Malezas señaladas en la Guía de Productos Fitosanitarios (CASAFE, 2007).

Continuación tabla 8.1

Principio activo	Nombre comercial	Dosis Recomendada	Cultivo recomendado	Malezas que controla <sup>1</sup>			
				Dicotiledoneas		Dicotiledoneas	Monocotiledoneas
				Anuales	Perennes	Anuales	perennes
Imazetapir	Pivot Pivot 70 DG Pivot H	60-143 g/ha	Maíz Clearfield Soja Alfalfa Arveja Maní Poroto	<i>Acanthospermum hypsidum</i>	<i>Myagrurn rugosum</i>	<i>Echinochloa colona</i> <i>Hordeum distichum</i> <i>Triticum</i> spp.	<i>Cenchrus parviflorus</i> <i>Cyperus rotundus</i> <i>Sorghum halepense</i> (rizoma) <i>Sorghum halepense</i> (semilla) <i>Stipa brachychaeta</i>
				<i>Amaranthus quitensis</i>	<i>Nicandra peruviana</i>		
				<i>Ammi majus</i>	<i>Physalis angulata</i>		
				<i>Anoda cristata</i>	<i>Polygonum aviculare</i>		
				<i>Bidens pilosa</i>	<i>Polygonum convolvulus</i>		
				<i>Bowlesia incana</i>	<i>Portulaca oleracea</i>		
				<i>Brassica campestris</i>	<i>Raphanus raphanistrum</i>		
				<i>Brassica nigra</i>	<i>Raphanus sativus</i>		
				<i>Capsella bursa pastoris</i>	<i>Sida rhombifolia</i>		
				<i>Coronopus didymus</i>	<i>Stellaria media</i>		
				<i>Chenopodium álbum</i>	<i>Tagetes bonariensis</i>		
				<i>Datura ferox</i>	<i>Tithonia tubaeformis</i>		
				<i>Digitaria sanguinalis</i>	<i>Urtica urens</i>		
				<i>Echinochloa crus-galli</i>	<i>Verbesina encelioides</i>		
				<i>Ipomoea nil</i>	<i>Xanthium cavanillesii</i>		
				<i>Ipomoea purpurea</i>	<i>Xanthium strumarium</i>		
				<i>Ipomoea rubriflora</i>	<i>Galinsoga parviflora</i>		
<i>Lamium amplexicaule</i>	<i>Amaranthus spinosus</i>	<i>Sida spinosa</i> <i>Ipomoea</i> spp. <i>Wedelia glauca</i>	<i>Eleusine indica</i>	<i>Cyperus rotundus</i> <i>Sorghum halepense</i>			
<i>Xanthium strumarium</i>	<i>Anthemis cotula</i>						
<i>Sida rhombifolia</i>	<i>Coronopus didymus</i>						
<i>Galinsoga parviflora</i>	<i>Brassica campestris</i>						
<i>Cenchrus echinatus</i>	<i>Lamium amplexicaule</i>						
<i>Echinochloa crus-galli</i>	<i>Digitaria sanguinalis</i>						
<i>Xanthium spinosum</i>	<i>Chenopodium álbum</i>						
<i>Datura ferox</i>	<i>Bidens pilosa</i>						
<i>Tagetes bonariensis</i>	<i>Portulaca oleracea</i>						
<i>Ammi majus</i>	<i>Tithonia tubaeformis</i>						
<i>Helianthus annuus</i>	<i>Amaranthus lividus</i>						
<i>Verbesina encelioides</i>	<i>Amaranthus spinosus</i>						
<i>Euphorbia dentata</i>	<i>Amaranthus quitensis</i>						
<i>Anoda cristata</i>	<i>Tagetes bonariensis</i>						
<i>Sida rhombifolia</i>	<i>Anoda cristata</i>						
<i>Ipomoea nil</i>	<i>Anoda cristata</i>						
<i>Ipomoea purpurea</i>	<i>Digitaria sanguinalis</i>						
<i>Bidens pilosa</i>	<i>Chenopodium álbum</i>						
<i>Echinochloa crus-galli</i>	<i>Portulaca oleracea</i>						
<i>Datura ferox</i>	<i>Amaranthus quitensis</i>						
Imazamox	Sweeper 70DG	70 g/ha	Soja			<i>Hordeum distichum</i> <i>Triticum</i> spp.	<i>Sorghum halepense</i> (semilla) <i>Sorghum halepense</i> (rizoma)

<sup>1</sup>Malezas indicadas en la Guía de Productos Fitosanitarios (CASAFE, 2007).

Para evitar el ingreso de malezas a nuevas regiones, se considera de alto valor el empleo de semilla pura. En nuestro país la única categoría legal de semilla de girasol es la Fiscalizada. La semilla Fiscalizada es producida bajo condiciones controladas y sus partidas son aprobadas para la venta solo si se superan estrictos niveles de pureza físico-botánica (Marzocca et al., 1976; INASE, 2014). La semilla Fiscalizada de híbridos debe cumplir con un mínimo de 99 % de pureza botánica (OECD, 2012).

En la flora natural de Argentina, están presentes dos especies emparentadas con el girasol; *H. annuus* spp. *annuus* y *H. petiolaris*. Estas especies fueron probablemente introducidas en forma accidental, como impurezas de semillas de especies forrajeras (Poverene et al., 2002). Aun cuando existen barreras reproductivas, ambas especies pueden cruzarse con el girasol (*H. annuus* var. *macrocarpus*). Este es un proceso recurrente en el escenario agroecológico de la región Central Argentina, donde aparecen con frecuencia formas morfológicamente intermedias (Covas y Vargas Lopez, 1970; Poverene et al., 2002; Gutiérrez et al., 2010). Se estima que estas especies invasoras se han naturalizado en más de la mitad de la región productora de girasol en Argentina.

*Helianthus annuus* es un invasor no nativo que está naturalizado en diferentes regiones del mundo, incluyendo varios países productores de girasol: Argentina (Poverene et al., 2002), Francia (Faure et al., 2002; Muller et al., 2006), Italia (Vischi et al., 2006), Serbia (Stanković-Kalezić et al., 2008) y España (Muller et al., 2009). En Argentina se encuentra ampliamente difundido en las provincias de Entre Ríos, San Juan, Mendoza, San Luís, Córdoba, La Pampa y Buenos Aires. Las poblaciones de esta especie vegetan en banquinas de caminos y bordes de canales de riego, pero también invaden cultivos (Poverene et al., 2004; Cantamutto et al., 2010b; Casquero et al., 2013).

El flujo génico entre las poblaciones ruderales y agrestales con el girasol, confirmado en los ambientes donde la especie es nativa, también ocurre en regiones donde la especie se comporta como invasora (Arias y Rieseberg, 1995; Burke et al., 2002; Massinga et al., 2003; Ureta et al., 2008a; Muller et al., 2010). Como limitación evolutiva, los individuos emergentes de la hibridación interbiotipos usualmente tienen menor producción de semilla (bajo fitness) que las plantas de las poblaciones naturales (Snow et al., 1998; Cummings et al., 2002; Presotto et al., 2012b).

Debido a que las condiciones agro-ecológicas del Valle Bonaerense del Río Colorado son aptas para la colonización de biotipos naturalizados del género *Helianthus*, las organizaciones técnicas regionales han iniciado acciones para prevenir su ingreso (Cantamutto et al., 2007). Si los biotipos anuales del género *Helianthus* de otras regiones de Argentina se establecieran en el valle, constituirían una seria limitante para la producción de semilla pura de alta calidad, que es una de las principales actividades de la región (Agamennoni et al., 2011). La forma invasora de *H. annuus* se cruza en forma natural con el girasol hasta distancias superiores a 500 m (Arias y Rieseberg, 1994; Ureta et al., 2008b). En Europa, se prefiere realizar la producción de semilla híbrida de girasol en Turquía, debido a que ese país es considerado libre de poblaciones invasoras de *Helianthus* anuales (Bervillé et al., 2005).

Dado que no presentan tolerancia natural a herbicidas, los biotipos agrestales de *H. annuus* de Argentina podrían ser controlados con herbicidas IMI en cultivos de girasol CL. Sin embargo, la durabilidad de esta técnica está altamente amenazada por la elevada probabilidad de la rápida adquisición de resistencia luego de la hibridación maleza-cultivo (Tan et al., 2005; Presotto et al., 2012b). La probabilidad de aparición de biotipos complejos es alta cuando los parientes sexualmente compatibles se superponen con la región del cultivo y florecen al mismo tiempo, como sucede con el girasol en Argentina (Ellstrand et al., 1999; Ureta et al., 2008a).

Los granos que caen al suelo debido a defectos operativos de las maquinarias, pueden incorporarse al banco de semillas transitorio, si permanecen viables menos de un año, o el banco de semillas permanente, si se mantienen vivas más de un año (Thompson y Grime, 1979). En especies anuales como el girasol, la fracción permanente posibilita su dispersión en el tiempo y superar períodos desfavorables (Moody-Weis y Alexander, 2007). Si una especie no produjo semillas el ciclo anterior, por ejemplo debido a su extinción por herbicidas, el banco de semillas del suelo posibilita que la especie pueda persistir en el sitio invadido (Alexander y Schrag, 2003).

La disponibilidad de la tecnología CL en girasol ha posibilitado el empleo de la labranza cero, una técnica conservacionista que previamente estaba limitada por la carencia de herbicidas postemergente para el control de malezas latifoliadas. La marcada simpatría

entre el girasol y sus parientes invasores podría limitar la durabilidad agronómica de la tecnología CL. En el oeste semiárido de la región pampeana, ello presionaría negativamente sobre el interés en el girasol, agravando aún más la conflictiva situación del monocultivo de soja (Ingaramo y Feoli, 2008). La tecnología CL en girasol debe protegerse, para agregar valor a los sistemas agrícolas del país, limitando la chance de aparición de biotipos de *Helianthus* anuales resistentes a herbicidas Imidazolinonas.

## **HIPÓTESIS**

Mediante modelización de la dinámica de extinción poblacional se puede estimar una serie razonable de ciclos de control de malezas capaz de minimizar el riesgo de formación de poblaciones resistentes a herbicidas.

## **OBJETIVOS**

Estimar el efecto de varios ciclos anuales de control de las cohortes de plantas agrestales de *Helianthus annuus* sobre la dinámica de la extinción de individuos introgresados luego de un evento de hibridación con girasol tolerante a Imidazolinonas.

Desarrollar información técnica para orientar en el manejo de la tecnología CL de girasol, con el fin de minimizar los riesgos de formación de poblaciones resistentes a los herbicidas emergidas a partir del flujo génico con el cultivo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se simuló la evolución poblacional de la descendencia de una planta agrestal de *Helianthus annuus* (AGR) expuesta a un evento de hibridación con girasol CL. El material genético considerado para la modelización estuvo constituido por diez poblaciones naturales de *H. annuus* de la región Central Argentina (Tabla 8.2). La modelización fue llevada a cabo considerando los siguientes supuestos:

- La genealogía del individuo AGR se encontraba libre de introgresión con el cultivo.
- El banco de semillas del suelo estaba libre de propágulos de la misma especie.
- Las semillas generadas por la planta AGR y su descendencia se incorporaban al banco del suelo.
- Las semillas quiescentes (viables, no dormidas) presentes en el suelo germinaban y producían una planta que se reprodujo con éxito.
- El sistema era cerrado, sin migración de semillas.
- Los granos de girasol fueron completamente recolectados por la máquina cosechadora.
- No se produjeron eventos de hibridación posteriores.
- Los individuos en cuya genealogía se registraba la cruce con el girasol se consideraron introgresados. Los individuos emergidos a partir del apareamiento entre plantas AGR con genealogía libre de hibridación con el girasol se consideraron no introgresados.

La frecuencia de hibridación entre la planta AGR (como parental femenino) y el girasol (como parental masculino) fue tomada de la bibliografía del grupo de trabajo (Tabla 8.3). El estudio consideró el rango constituido por los valores extremos (máximos y mínimos) provistos por las fuentes. La producción de semilla de las plantas introgresadas se expresó en forma proporcional al de las plantas no introgresadas de la misma población (fitness relativo).



Tabla 8.2: Condiciones en las que se colectó la semilla de poblaciones naturales de *Helianthus annuus* de Argentina, consideradas en la modelización de la evolución poblacional de la introgresión del girasol.

Acrónimo	Origen <sup>1</sup>	Departamento/ Partido	Hábitat	Tamaño Poblacional (n)	Área Ocupada (ha)	Año de primer Registro <sup>2</sup>
BRW-A	Barrow (BA)	Tres Arroyos	Cultivo de girasol	10 <sup>6</sup>	50-100	2009
PUM-R	Puán (BA)	Puán	Lindera a canal de desagüe de Maltería Puán	10 <sup>3</sup> -10 <sup>4</sup>	1,5	2000
CHU-R	Carhué (BA)	Adolfo Alsina	Lindera al arroyo que desemboca en el lago	10 <sup>3</sup> -10 <sup>4</sup>	10	2002
BAR-A	Colonia Barón (LP)	Quemú Quemú	Cultivo de girasol	10 <sup>6</sup>	50-100	2000
BAR-R	Colonia Barón (LP)	Quemú Quemú	Camino de tierra	10 <sup>3</sup> -10 <sup>4</sup>	0,5	2000
RAN-R	Rancul (LP)	Rancul	Banquina desmalezada	10-100	10 x 50	2002
HUA-R	Huanchilla (COR)	Juárez Celman	Banquina	10 <sup>6</sup>	300	2000
RCU-R	Río Cuarto (COR)	Río Cuarto	Lindera al Aeroclub	10 <sup>6</sup>	200	2000
MAG-R	Media Agua (SJ)	Sarmiento	Cercana a cortina de álamos en área de riego	> 10 <sup>4</sup>	40	2000
LMA-R	Las Malvinas (MZA)	San Rafael	Calle de tierra al final de parcelas irrigadas con cultivos de alfalfa, maíz y otros	> 10 <sup>5</sup>	7	2000

<sup>1</sup>LP= La Pampa, BA= Buenos Aires, COR= Córdoba, SJ= San Juan, MZA= Mendoza, SL= San Luis.

<sup>2</sup>De: Poverene et al., 2002; Com.Per Cantamutto Miguel; Capítulos 2 y 6.

Tabla 8.3: Valores de hibridación y fitness considerados para modelizar la presencia de genes de girasol en una población agrestal de *Helianthus annuus*.

Nivel consignado	Mínimo	Máximo	Fuente
<b>Hibridación (%)</b>			
F0 (inicial)	2	18	Poverene et al., 2008 Ureta et al., 2008b
Cruzamientos posteriores	100	100	Estimado como peor escenario
<b>Fitness (%)</b>			
F0	100	100	Estimado como peor escenario
F1	1,3	5,7	Presotto et al., 2012b
BC1	5,3	19	Presotto et al., 2012b
BC2, BC3 y sucesivos	100	100	Estimado como peor escenario
BCn x BCn	100	100	Estimado como peor escenario
BCn x Fn + Fn x BCn	100	100	Estimado como peor escenario

Para la modelización, se consideró la dinámica de la pérdida de viabilidad, capacidad germinativa y dormición de la semilla de *H. annuus* en el suelo, estimada en un ensayo de cuatro años de duración (Capítulo 4, Figura 8.1). La producción de semillas por planta (Tabla 8.4) se tomó del estudio de caracterización fenotípica en el jardín común (Capítulo 3).

A partir de la dinámica de la germinación anual, del porcentaje de hibridación, el fitness de la primera generación (F1) y de la primera retrocruza (BC1), se simuló la evolución poblacional de la introgresión. Se consideró que a partir de la segunda retrocruza (BC2) la progenie recuperaba completamente la capacidad reproductiva (Tabla 8.3). En base a la combinación de estos parámetros se obtuvieron las curvas de crecimiento poblacional.

La progenie generada a partir del evento de hibridación se agrupó en los siguientes “tipos”: AGR= población agrestal de *H. annuus*; F1 = primera generación filial o híbrido y; BC = retrocruzas o backcrosses. Estos tipos fueron agupados en dos clases. La clase “no introgresada” estuvo conformada únicamente por el biotipo agrestal, sin parentesco con el cultivo. Por otro lado, la clase “introgresada” estuvo constituida por aquellos individuos que registraban algún grado de parentesco con el girasol, a partir del evento de hibridación inicial.

#### **ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO POBLACIONAL POR COHORTE**

El número de individuos (tamaño) de cada cohorte fue calculado a partir de a) las semillas producidas la anterior estación de crecimiento que no entraron en dormición y b) las semillas quiescentes que permanecieron el suelo y que no habían germinado los ciclos anteriores (poseían dormición).

Figura 8.1: Evolución de la germinación de poblaciones naturales de *Helianthus annuus* utilizadas para modelizar la extinción de individuos introgresados con girasol (Capítulo 4).

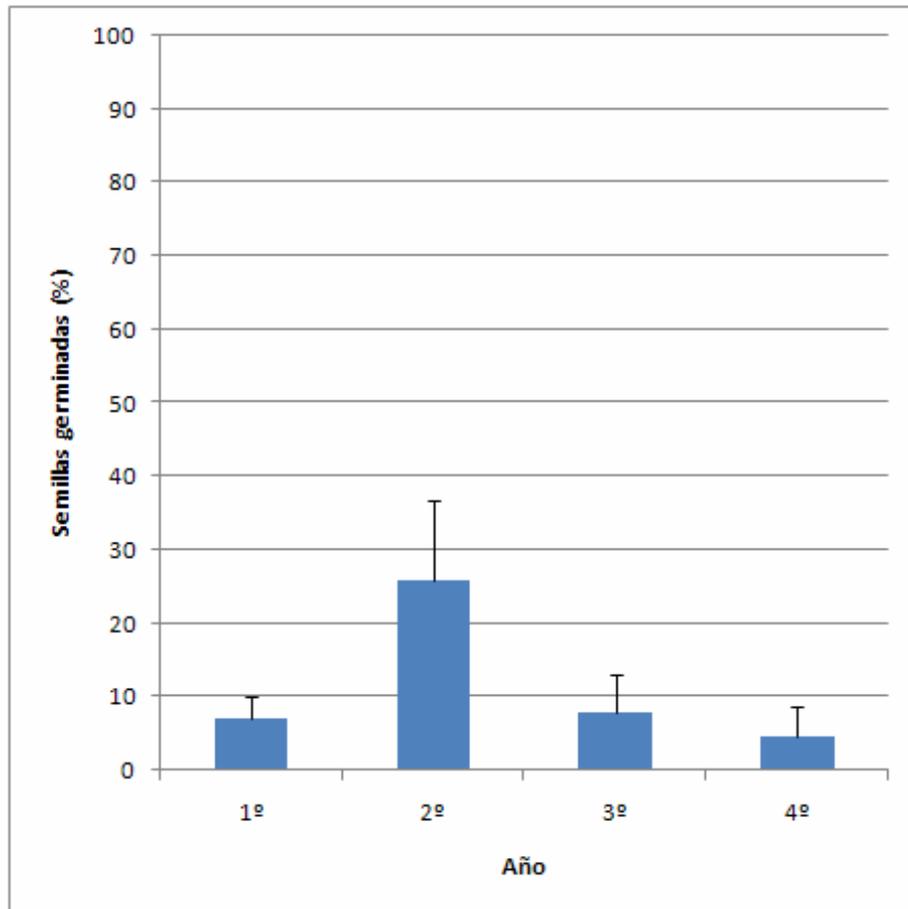




Tabla 8.4: Producción de propágulos en primera generación de los biotipos de *Helianthus annuus* considerados para la modelización de la evolución poblacional de la introgresión con girasol (Ver Capítulo 3). Estimación realizada bajo dos tasas extremas de hibridación con girasol.

Biotipo	Semillas (n pl <sup>-1</sup> )			
	2 % Hibridación		18 % Hibridación	
	No introgresadas	Introgresadas	No introgresadas	Introgresadas
BRW-A	5410	110	4526	994
PUM-R	17660	360	14776	3244
CHU-R	11780	240	9856	2164
BAR-A	10660	218	8920	1958
BAR-R	11607	237	9712	2132
RAN-R	17101	349	14309	3141
HUA-R	15268	312	12776	2804
RCU-R	16827	343	14079	3091
MAG-R	53410	1090	44690	9810
LMA-R	27411	559	22935	5035

Evento de hibridación (C0): El cultivo de girasol fue la fuente de polen, mientras que una planta agrestal de *H. annuus* fue la receptora (Tabla 8.5). La generación de semillas F1 se estimó, de acuerdo a la Ec. 8.1:

$$S_{G0}(F1) = \frac{SEMP \times Hibr}{100} \quad \text{XE} \quad " S_{C0}(F1) = \frac{SPL \times Hibr}{100} "$$

▣

Ec. 8.1

Donde  $S_{G0}(F1)$  es el número de semillas F1 producidas en la generación cero (G0); *SEMP* es el número de semillas producidas por planta de *H. annuus* (Tabla 7.4); *Hibr* es el porcentaje de hibridación cultivo-silvestre.

El porcentaje de semillas quiescentes se obtuvo considerando el tiempo de permanencia en el suelo. En cada cohorte, el número de plantas por tipo estuvo compuesto por las semillas quiescentes del banco de semillas del suelo (Ecuación 8.2).

$$PL_{Cn}(b) = \frac{S_{Gmn}(b) \times Germ_{Cmn}}{100} \quad \text{▣}$$

XE

$$" PL_{Cn}(b) = \frac{S_{Cn}(b) \times Germ_{Cn}}{100} " \quad \text{▣}$$

Ec. 8.2

donde  $PL_{Cn}(b)$  es el número de plantas del tipo *b* (AGR, F1 o BC) en la cohorte *n* (C1, C2, C3 o C4);  $S_{Gmn}$  es el total de semillas del tipo *b*, de la generación *m*, presentes en el banco de semillas del suelo al iniciarse la cohorte *n*;  $Germ_{Cn}$  es el porcentaje estimado de semillas quiescentes del tipo *b*, de la generación *m*, en la cohorte *n*.

Tabla 8.5: Estructura poblacional, generaciones, cruzamientos y descendencia consideradas en las cohortes de la población segregante originada a partir de la hibridación entre una planta de *Helianthus annuus* agrestal (AGR) y el girasol (SUN).

Cohortes (Cn)	Estructura poblacional por tipo y generación considerada (Gm)							Cruzamientos considerados
	SUN	AGR	F1	BC1	BC2	BC3	BC4	
C0		G0	G0					SUNxAGR = F1
C1	-	G1	G1	-	-	-	-	AGR xAGR = AGR F1xF1 =F2
C2	-	Idem C1 +	G1	G1	-	-	-	AGR xF1 + F1xAGR = BC1 Idem C1 +
C3	-	Idem C2 +	G1	Idem C2 +	G1	-	-	AGR xF1 + F1xAGR + BC1xBC1 = BC2 Idem C2 +
C4	-	Idem C3 +	G1	Idem C3 +	Idem C3 +	G1	-	AGR xBC2 + BC2xAGR + BC2xBC2 = BC3 Idem C3 +
C5	-	Idem C4 +	G1	Idem C4 +	Idem C4 +	Idem C4 +	G1	AGR xBC2 + BC2xAGR + BC2xBC2 = BC3 AGR xBC3 + BC3xAGR + BC3xBC3 = BC4 -
		G5		G4	G3	G2		

La proporción de individuos introgresados en cada cohorte se calculó considerando el cruzamiento espontáneo entre todos los individuos, de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$PS_{Cn} (I) = (PF_{AGR} \times PF_{F1}) \times 2 + (PF_{AGR} \times PF_{BC}) \times 2 + (PF_{BC} \times PF_{BC}) + (PF_{F1} \times PF_{F1}) \quad \text{XE}$$

$$"PS_{Cn} (I) = (PF_{AGR} \times PF_{F1}) \times 2 + (PF_{AGR} \times PF_{BC}) \times 2 + (PF_{BC} \times PF_{BC}) + (PF_{F1} \times PF_{F1})"$$

Ec. 8.3

Siendo:

$$PF_{AGR} = PL_{AGR} \times F_{AGR} \quad \text{Ec. 8.3.1}$$

$$PF_{F1} = PL_{F1} \times F_{F1} \quad \text{Ec. 8.3.2}$$

$$PF_{BC} = PL_{BC} \times F_{BC} \quad \text{Ec. 8.3.3}$$

donde  $PS_{Cn} (I)$  es el número relativo de semillas introgresadas de *H. annuus* en la cohorte  $n$ ;  $PL$  es el número de plantas y  $F$  el fitness del tipo considerado.

La proporción de individuos de *H. annuus* no introgresados (AGR) producidos en cada ciclo se estimó de la siguiente manera:

$$PS_{Cn} (AGR) = (PL_{AGR} \times F_{AGR}) \times (PL_{AGR} \times F_{AGR}) \quad \text{XE}$$

$$"PS_{Cn} (AGR) = (PL_{AGR} \times F_{AGR}) \times (PL_{AGR} \times F_{AGR})"$$

Ec. 8.4

donde  $PS_{Cn} (AGR)$  es el número relativo de semillas no introgresadas de *H. annuus* producidas en la cohorte  $n$ ;  $PL_{AGR}$  es el número de plantas AGR y  $F_{AGR}$  su fitness (1).

La frecuencia de introgresión se estimó de la siguiente manera:

$$P_{Cn}(I) = \frac{PS_{Cn}(I)}{PS_{Cn}(AGR) + PS_{Cn}(I)} \quad \text{XE}$$

$$P_{Cn}(I) = \frac{PS_{Cn}(I)}{PS_{Cn}(AGR) + PS_{Cn}(I)} \quad \text{Ec. 8.5}$$

donde  $P_{Cn}(I)$  es la proporción de plantas introgresadas sobre el total en la cohorte  $n$ ;  $PS_{Cn}$  es la proporción de semillas introgresadas potencialmente producidas. La proporción de plantas no introgresadas se determinó de igual modo que las introgresadas:

$$P_{Cn}(AGR) = \frac{PS_{Cn}(AGR)}{PS_{Cn}(AGR) + PS_{Cn}(I)} \quad \text{XE}$$

$$P_{Cn}(AGR) = \frac{PS_{Cn}(AGR)}{PS_{Cn}(AGR) + PS_{Cn}(I)} \quad \text{Ec. 8.6}$$

donde  $P_{Cn}(AGR)$  es la proporción de plantas agrestales en la cohorte  $n$ ;  $PS_{Cn}$  es la proporción de semillas introgresadas potencialmente producidas.

La producción de semillas *H. annuus* introgresadas en cada cohorte se estimó a partir de las ecuaciones 8.2 y 8.5:

$$S_{Cn}(I) = (PL_{AGR} + PL_{F1} + PL_{BC}) \times SPL \times P_{Cn}(I) \quad \text{XE}$$

$$S_{Cn}(I) = (PL_{AGR} + PL_{F1} + PL_{BC}) \times SPL \times P_{Cn}(I) \quad \text{Ec. 8.7}$$

donde  $S_{Cn}(I)$  es la producción de semillas silvestres en la cohorte  $n$ ;  $PL$  es el número de plantas (AGR, F1 y BC) en la generación  $n$ ;  $SEMP$  es el número de semillas producidas por planta de *H. annuus*;  $P_{Cn}(I)$  es proporción de plantas introgresadas en la cohorte  $n$ .

La producción de semillas *H. annuus* silvestres en cada cohorte se estimó a partir de las ecuaciones 8.2 y 8.6:

$$S_{Cn} (AGR) = (PL_{AGR} + PL_{F1} + PL_{BC}) \times SPL \times P_{Cn} (AGR) \quad \text{XE}$$

$$"S_{Cn} (AGR) = (PL_{AGR} + PL_{F1} + PL_{BC}) \times SPL \times P_{Cn} (ANN)" \quad \text{Ec. 8.8}$$

donde  $S_{Cn} (AGR)$  es la producción de semillas AGR en la generación  $n$ ;  $PL$  es el número de plantas AGR, F1 y BC en la generación  $n$ ;  $SEMP$  es el número de semillas producidas por planta;  $P_{Cn} (AGR)$  es proporción de plantas AGR en la cohorte  $n$ .

Primera cohorte: La población estuvo compuesta por plantas no introgresadas (AGR) y aquellas plantas F1, originadas durante el evento de cruzamiento entre el girasol y AGR, que tuvieron la capacidad de germinar. Se consideró que las plantas F1 se cruzaron con AGR, en ambos sentidos, produciendo la semilla de la primera retrocruza (BC1) también se cruzarían entre ellas produciendo la segunda generación filial (F2).

Segunda cohorte: La población estuvo constituida por plantas no introgresadas (AGR) y plantas introgresadas (BC1, F1 y F2), que se cruzaron entre ellas. La retrocruza de las plantas BC1 produjo como descendencia a las BC2, las cuales recobraron la fertilidad (fitness = 100 %). Los individuos de la generación F2 y sucesivas no fueron considerados como parte de la población debido a que su frecuencia estimada fue extremadamente baja (< 0,01 %).

Tercera, cuarta y quinta cohorte: La población comprendió plantas no introgresadas (AGR) e introgresadas. Las cruza introgresadas estuvieron constituidas por los tipos BC1, BC2, BC3, BC4 (agrupadas en BC) y F1, siendo esta última la originada en el evento de cruzamiento cultivado por AGR que aún permanecían en el banco de semillas del suelo.

Se estimó el impacto del control de las cohortes sobre la dinámica de la introgresión de la población de maleza. Se simuló el control durante las cohortes C1, C2, C3 y C4, emergidas luego del evento de hibridación. Se consideró completa efectividad del control.

El crecimiento poblacional de una especie invasora se encuentra limitado por la disponibilidad de recursos bióticos y abióticos (Booth et al., 2003). Para estimar el grado en que las limitaciones de espacio físico afectaban el aumento poblacional luego del cruzamiento interespecífico, se tuvieron en cuenta los rangos de tamaño poblacional y

densidad observados en los cultivos de verano en la región (Capítulo 2). La tasa de expansión de la superficie invadida por *Helianthus annuus* se tomó de Casquero et al. (2013).

## RESULTADOS

Luego del evento de cruzamiento, el número estimado de descendientes introgresados estimado estuvo comprendido entre el rango  $382 \pm 275$  y  $3437 \pm 2479$  para el menor y el mayor fitness (Tabla 8.3).

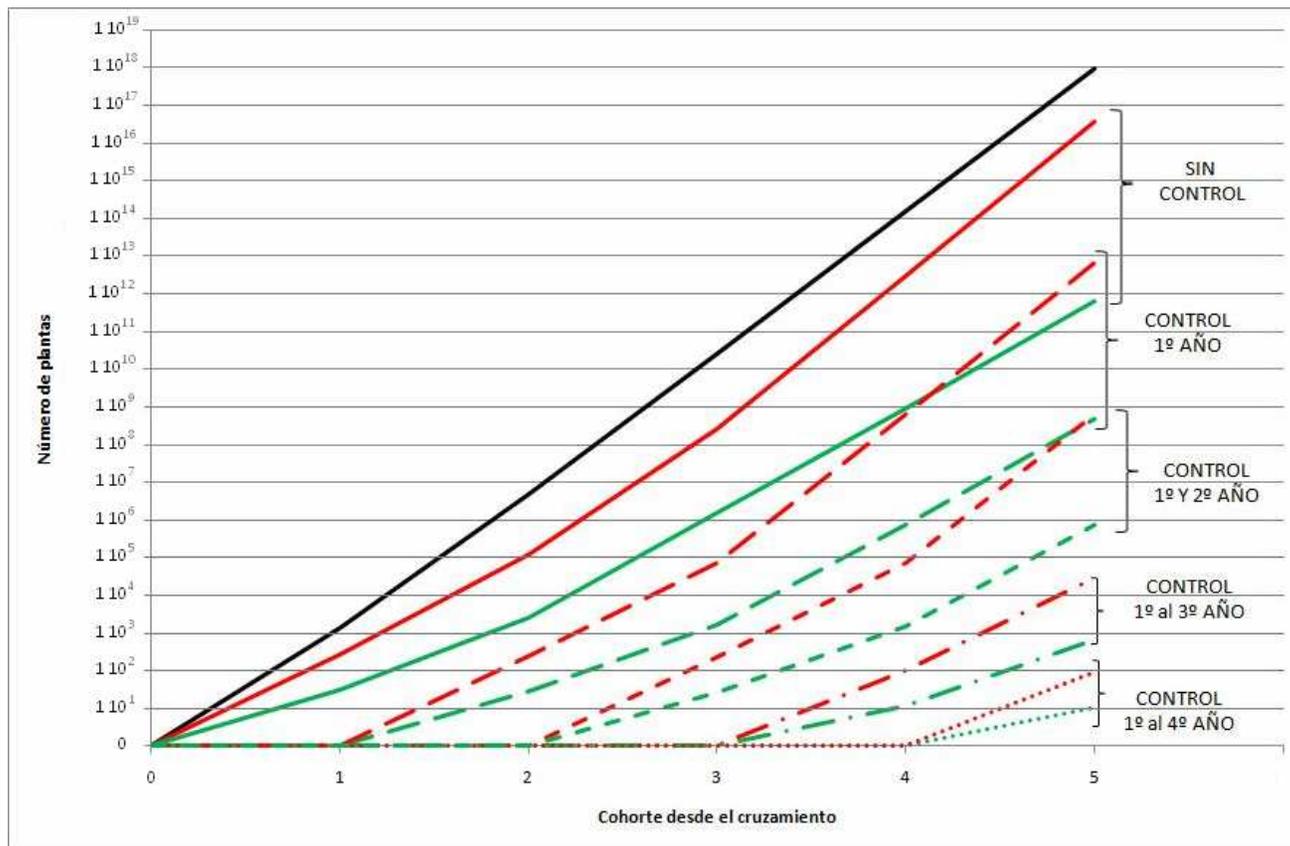
Sin control de malezas, la evolución temporal simulada del tamaño poblacional mostró un crecimiento exponencial que superó el billón de plantas al quinto ciclo luego del cruzamiento (Figura 8.2). Los biotipos más permeables a la hibridación y con altos valores de fitness en la primera (F1) y segunda (BC1) generación, produjeron un tamaño poblacional de plantas introgresadas superior a  $1 \cdot 10^{16}$  para el mismo período. El número de individuos introgresados fue menor para los biotipos que mostraron los parámetros reproductivos más restrictivos, pero igualmente alcanzó una magnitud cercana al billón.

Sin desmalezado, la proporción de individuos introgresados en la segunda cohorte luego de la hibridación, fue menor a 1 % (Figura 8.2). A partir de allí, aumentó hasta un máximo de 7 % en la quinta cohorte. Este incremento fue debido a la recuperación de la fertilidad de los BC2 (Fitness = 100 %). En aquellas situaciones donde el modelo no incluyó completa recuperación de la fertilidad con el avance generacional, la proporción de individuos introgresados disminuyó a menos de 0,03 % a partir de la tercera cohorte luego de la hibridación.

El control de las plantas de *Helianthus* desde generaciones tempranas luego del evento de cruzamiento limitó notoriamente el aumento del tamaño poblacional. Controlando solo en la primera cohorte se redujo el número de plantas introgresadas en más de  $1 \cdot 10^4$  veces. Luego de cuatro ciclos de control consecutivos, el tamaño potencial de la población de plantas introgresadas fue menor a 200 individuos.



Figura 8.2: Simulación de la evolución del número de plantas de *H. annuus* emergidas luego de un evento de hibridación con el girasol, sin limitaciones del área ocupada. Se representa el número de plantas no introgresadas (curva negra) y el de plantas introgresadas bajo el mayor (curvas rojas) y menor (curvas verdes) rango estimado. Los corchetes marcan el efecto del control químico de las cohortes emergidas durante el primer al cuarto ciclo (años) sucesivo. El número de plantas fue representado como X+1 para poder ser graficado en escala logarítmica.





## DISCUSIÓN

Una población podría crecer de manera exponencial sólo si la misma se encontrase bajo condiciones ilimitadas de recursos (Booth et al., 2003). En escenarios donde los recursos son finitos, el tamaño poblacional alcanzaría un valor a partir del cual el crecimiento se vería limitado por la competencia intraespecífica. Como resultado de esta interacción con los factores del ambiente, la población mostrará una curva de crecimiento logística (Booth et al., 2003). Las poblaciones alcanzan un máximo de biomasa que pueden soportar por unidad de área (Loomis y Connor, 2002). El aumento de la densidad impone un estrés entre las plantas como consecuencia de la disminución de los recursos ambientales, el cual se magnifica a medida que crecen. De esta forma, el crecimiento de los individuos solo será posible si se genera un nuevo espacio por muerte de plantas vecinas. Esta relación (densidad/biomasa por planta), que se ha observado en varias especies se denomina ley del auto-raleo o ley de los  $-3/2$  (Westoby, 1984).

Para los biotipos agrestales menos permeables a la introgresión, al quinto ciclo luego del evento de hibridación, el tamaño poblacional de los individuos introgresados alcanzó un valor superior a  $1 \cdot 10^{11}$ . Sin embargo, el modelo estimó que ese valor fue superior para las poblaciones con plantas más productivas, como MAG-R, sujetas a la máxima tasa de flujo génico AGR-cultivo (18 %).

El modelo estudiado estuvo basado en condiciones de peor escenario, que difícilmente serían posibles bajo las condiciones naturales de los agroecosistemas de la región Central Argentina. En los ambientes agrícolas donde se observaron los mayores tamaños poblacionales, la densidad de plantas de *H. annuus* nunca superó a  $1,1 \cdot 10^5 \text{ ha}^{-1}$  (Capítulo 2 y 6). Considerando que una densidad de 11 plantas  $\text{m}^{-2}$  constituiría el umbral por encima del cual comenzaría a limitarse el crecimiento y la producción de semilla por planta, el tamaño poblacional efectivo sería menor al modelizado, si no estuviera acompañado con una expansión del área invadida.

El área invadida por el biotipo agrestal hallado en la región pampeana creció desde ocho a 45 ha en cuatro años de agricultura con intensa participación del girasol en la rotación (Casquero et al., 2013; Capítulo 6). En el modelo simulado, si la progenie del cruzamiento ocupara una superficie aproximada a  $10 \text{ m}^2$ , cada cohorte alcanzaría una densidad 12 veces

superior al umbral de 11 plantas  $m^{-2}$  (Figuras 8.2). En lo sucesivo, si el crecimiento poblacional no estuviera acompañado por el del área ocupada, el incremento del tamaño poblacional estará limitado progresivamente por la competencia intraespecífica.

Considerando la capacidad reproductiva media, un stand de 11 plantas  $m^{-2}$  generará  $2,1 \cdot 10^5$  semillas. Si estos propágulos fuesen dispersados en  $10 m^2$  e incorporados al suelo durante cinco años, la cantidad de semilla en condiciones de germinar en cada estación sería menor a  $4,5 \cdot 10^3$  semillas  $m^{-2}$ . Del total de propágulos presentes en el suelo, solo 11 plantas  $m^{-2}$  alcanzarían el estado reproductivo, por lo tanto más del 99 % de la semilla se perdería por predación, falta de viabilidad, emigración (máquinas agrícolas, animales, viento), o germinarían pero no llegarían a reproducirse.

La permanencia de la semilla en el suelo estará afectada por las técnicas de laboreo. El peor escenario correspondería a aquel en donde la semilla dispersada quedara enterrada en las capas profundas del suelo y fuera restituida a la superficie luego de un período sin laboreo mecánico. Durante este período una elevada proporción de la semilla permanecería dormida en el suelo. Bajo estas condiciones, luego de cuatro años de almacenaje en el suelo, el biotipo MAG-R alcanzaría el mayor tamaño poblacional ( $> 3000$  semillas), principalmente debido a la gran producción inicial de propágulos. Considerando la germinación, dormición y mortandad anual de la semilla (Capítulo 4) y si el suelo fuese labrado anualmente, la eliminación de las cohortes emergidas de la semilla almacenada en el suelo reduciría a menos de 150 la cantidad de individuos que podrían emerger luego de cuatro años. En el caso de la población LMA-R, luego de cuatro años de permanencia en el suelo, debido a la alta producción inicial de propágulos las semillas viables en el suelo serían 700, sin embargo se reducirían a menos de 20 bajo un sistema de laboreo anual.

Mantener a la simiente sobre la superficie del suelo luego de su dispersión, las expondría a la acción de predadores y a deterioro o germinación inoportuna debido a la fuerte variabilidad de las condiciones ambientales y a la exposición lumínica (Alexander y Schrag, 2003). Por lo tanto, el empleo de un sistema de labranza cero sería recomendable, ya que bajo esta técnica la población se reducirá debido a la mortandad de la semilla.

El número de semillas viables del biotipo agrestal BRW-A, luego de cuatro años en el suelo, alcanzaría un valor menor a 300, debido a la baja producción inicial de propágulos por

planta. Mediante laboreo anual, luego de ese período, el número de semillas en el suelo se vería reducido a menos de 30. Si la tasa de hibridación alcanzara el máximo valor considerado en el modelo, correspondiente al 18 %, solamente cuatro de esas semillas podrían estar introgresadas con el girasol.

Sin embargo, es de esperar que la tasa efectiva de hibridación del biotipo agrestal BRW-A alcance un valor menor al 18%. Ello surge considerando que el solapamiento de la floración con el girasol alcanza a menos del 20 % del período de floración del biotipo agrestal (Roumet et al., 2013; Capítulo 3 y 7). Considerando que solo un quinto de las flores del biotipo AGR están receptivas conjuntamente con las del cultivo y podrían ser polinizadas por el girasol, es de esperar que solamente una de las 30 semillas sobrevivientes luego de cuatro años en el suelo fuese introgresada.

En girasol, la resistencia a Imidazolinonas obtenida de la población agrestal de Kansas está gobernada por dos genes (Bruniard y Miller, 2001), un gen mayor y un gen modificador. Para obtener completa tolerancia a herbicidas se requiere homocigosis de ambos genes, por lo tanto para producir híbridos resistentes es necesario que ambos parentales contengan los genes de resistencia. A partir de estos materiales comerciales, la tolerancia a Imidazolinonas del híbrido de primera generación emergido del cruzamiento entre una planta AGR (libre de antecedentes de introgresión con el cultivo) con el girasol CL será incompleta, debido a la condición de heterocigosis para ambos genes. A pesar de que se esperaría un buen control de las plantas introgresadas luego de cuatro años de la hibridación con el biotipo BRW-A, debido a que la tolerancia a herbicidas IMI será menor a la del padre tolerante (Girasol CL), estas plantas podrían sobrevivir a la dosis comercial de herbicida (Presotto et al., 2012a).

En el caso de la tecnología CLHA-plus y ExpresSun, en las cuales la resistencia a herbicidas IMI y SU se debe a un gen dominante específico para cada herbicida (Sala y Bulos, 2012), el riesgo de transferencia y permanencia de la resistencia a las poblaciones naturales aumenta. Ello se debe a que es esperable completa resistencia de las plantas de las poblaciones naturales, aún bajo heterocigosis del correspondiente alelo dominante. La planta emergida luego de cuatro años del evento de hibridación con el biotipo BRW-A tampoco podría ser controlada con dosis comerciales de estos herbicidas.

Los herbicidas IMI y SU podrían ser efectivos para el control de las plantas de las poblaciones ruderales y agrestales de *H. annuus* de Argentina, aun en bajas dosis (Capítulo 5). Ambas familias de herbicidas inhiben la actividad de la enzima AHAS (Brown, 1990; Arregui y Puricelli, 2008). Aunque se considera que la mutación que confiere la tolerancia a IMI podría producir amplia resistencia a herbicidas inhibidores de AHAS de varias familias (Tranel y Wright, 2002; Sala et al., 2008b), esto no se observó en el material comercial evaluado. El híbrido IMI-tolerante y su progenie (F2) no mostraron tolerancia a los dos herbicidas SU utilizados. Ello aumentaría el valor potencial de las SU para el control de las poblaciones AGR luego del evento de hibridación. Es poco probable que tal cruce derive en la adquisición de resistencia a herbicidas que no poseen ninguno de los dos parentales.

En una primera instancia, el imazapir podría emplearse en un girasol CL para controlar poblaciones AGR de *H. annuus* que no hubieran sido introgresadas por el cultivo. En ese caso, la aplicación debería realizarse de modo tal de asegurar la eliminación total de las malezas. De igual forma se debería proceder con las poblaciones naturales de *H. annuus* que pudieran estar expuestas al flujo de polen desde el cultivo, que puede ocurrir hasta 1000 m (Arias y Rieseberg, 1994), pues de lo contrario podrían constituir un reservorio de los genes de tolerancia.

Como estrategia de máxima bioseguridad emerge que luego del evento de cruzamiento no debería utilizarse herbicidas IMI durante los siguientes cuatro años. De igual modo, en las regiones con poblaciones naturales del género *Helianthus* sería recomendable que girasol CL se utilice menos de una vez cada cinco años. De esta forma, la probabilidad de introgresión de genes del cultivo sería muy baja. Luego del cultivo de girasol tolerante a IMI resulta recomendable realizar una rotación con alternancia de principios activos sin participación de los herbicidas de ese grupo para minimizar los riesgos de formación de poblaciones resistentes (Tabla 8.6).

Considerando los resultados de la evaluación (Capítulo 5), el glifosato y el prosulfuron, aplicados en postemergencia temprana de los cultivos de soja RR y maíz RR constituyen opciones que podrían aplicarse sin riesgos de seleccionar por resistencia. En maíz también podría considerarse la aplicación de atrazina (Reinhardt, 1995). También debe considerarse el control de las malezas emergidas sobre el fin de ciclo de un cultivo de invierno, durante

el período de barbecho para la implantación de un verdeo de invierno durante el mes de febrero. En esa situación, el control de malezas con metsulfuron aplicado en estadios tempranos del verdeo también limitará la fructificación de las malezas. La incorporación de IMI cada cinco años en la rotación debería estar acompañada con la eliminación manual de las malezas del género *Helianthus* no controladas de forma química (Presotto et al., 2011).

La reproducción de plantas agrestales de *H. annuus* debería ser evitada, hasta agotar el banco de semillas del suelo. Para el modelo simulado, el control de las malezas debería ser realizado al menos durante los cuatro ciclos siguientes al evento de hibridación. De esta manera la probabilidad de nacimiento de una planta introgresada caería por debajo del 5 %.

Tabla 8.6: Propuesta de rotación de cultivos y herbicidas para minimizar los riesgos de emergencia de malezas resistentes a herbicidas IMI por flujo génico, luego del cultivo de un girasol CL en regiones con poblaciones naturales del género *Helianthus*.

	Año				
	1	2	3	4	5
Cultivo	Trigo/Soja RR 2 <sup>da</sup>	Maíz o sorgo	Soja RR	Maíz o sorgo	Girasol CL
Herbicida	Glifosato	Prosulfuron	Glifosato	Prosulfuron	Imazapir
Estado del cultivo	V1-V10	V3-V5	V1-V10	V3-V5	V2-V4

# **CAPÍTULO 9**

## **CONCLUSIONES**



A partir de las hipótesis de trabajo planteadas emergen las siguientes conclusiones generales:

La hipótesis 1 (*En la región central Argentina existen poblaciones agrestales de H. annuus y H. petiolaris que se diferencian fenotípicamente de las ruderales*) fue parcialmente aceptada. Durante las últimas tres décadas, las poblaciones naturales de *H. annuus* y *H. petiolaris* han habitado banquinas y márgenes de caminos, en su forma ruderal. En los últimos años ambas especies han invadido lotes de producción, sin embargo no habían sido consideradas como maleza de Argentina (Hopp, 2005). Desde el año 2009 en la región Central del país se encontraron más de 140 unidades productivas invadidas por alguna de las especies anuales del género *Helianthus*, indicando la creciente adaptación a los agroecosistemas Argentinos. Su presencia estuvo altamente asociada al cultivo de girasol, donde anualmente más del 10 % de los lotes presentaron plantas malezas de las especies estudiadas.

Las malezas agrestales de *H. annuus* y *H. petiolaris* no se diferenciaron de forma consistente de la ruderales, a partir de rasgos fenotípicos. Las poblaciones agrestales de *H. annuus* produjeron menos semillas por planta, debido al desarrollo de un menor número de capítulos. Sin embargo, la maduración fue más precoz y la biomasa de la semilla fue del doble. Estos rasgos le confieren al biotipo agrestal la capacidad de dispersar semillas antes (shattering) o durante la cosecha. Las semillas de las plantas agrestales de mayor tamaño posiblemente serán recolectadas por la cosechadora (Casquero et al., 2013), o consumidas por predadores (Alexander et al., 2001), mientras que las de menor tamaño alimentarán el banco de semillas del suelo. De esta forma la selección natural o antrópica irá a favor de aquellas plantas con propágulos de menor tamaño, los cuales no podrán ser extraídos por la cosechadora. La población agrestal hallada y estudiada desde el año 2009 en la localidad de Barrow (Tres Arroyos) constituyó el primer registro de un complejo caso de invasión e interferencia intraespecífica en Argentina.

La hipótesis 2 (*Las poblaciones agrestales de H. annuus presentan rasgos morfológicos intermedios entre poblaciones naturales y el girasol*) fue aceptada. La presencia de plantas con ramificación total, capítulos pequeños y presencia de antocianinas del biotipo agrestal de Tres Arroyos, se corresponden con la descripción de biotipos ruderales de la especie

(Seiler y Rieseberg, 1997). Sin embargo, como evidencia de hibridación con el girasol, en más del 10 % de las plantas se observó ausencia de antocianinas, ramificación apical, presencia de capítulo principal, diámetro de capítulo mayor a 50 mm. Ello impidió que pueda descartarse el origen exoferal (Casquero et al., 2013).

Se estima que las poblaciones invasoras de *H. annuus* de Europa habrían emergido a partir de semilla híbrida contaminada, importada desde América del Norte, en las cuales la línea materna había sido polinizada en forma incontrolada por algún biotipo invasor (Bervillé et al., 2005; Muller et al., 2010). Dado que en Tres Arroyos no existen poblaciones ruderales de *H. annuus*, se consideró que la invasión podría haber comenzado a partir de diseminulos originados en regiones donde existen poblaciones ruderales. La empresa agropecuaria que produce en el establecimiento invadido de Tres Arroyos (Barrow), también lo hace en Relmó. Por ello no se puede descartar que la población invasora de esa localidad haya sido la fuente de semilla de la población agrestal de Tres Arroyos. La semilla posiblemente se dispersó ayudada por el tránsito de las máquinas agrícolas y otros rodados que circulan en ambos sitios. En el nuevo hábitat la población mostró una elevada capacidad invasiva, pues aumentó el área ocupada de 8 a 45 ha en solo cuatro ciclos estivales (Casquero et al., 2013).

La hipótesis 3 (*La interferencia ejercida por poblaciones agrestales de H. annuus disminuye el rendimiento y la calidad del cultivo de girasol*) fue aceptada. En general la presencia de la maleza no modificó la fenología ni la altura de planta del girasol. El biotipo agrestal de *H. annuus* de Tres Arroyos disminuyó el rendimiento del girasol hasta en un 80 % con 10,7 malezas m<sup>-2</sup>. Aunque no modificó el contenido de aceite de los granos, la mayor densidad de maleza evaluada disminuyó hasta un 6 % el contenido de ácido oleico del girasol. Debido a que los granos del biotipo agrestal poseen menor contenido de aceite que el girasol, la contaminación física y mezcla con los del cultivo disminuirá el contenido de aceite de los granos cosechados. En investigaciones futuras resultará interesante evaluar la capacidad competitiva del biotipo agrestal por medio de estudios que incluyan índices de complementariedad de recursos y la dinámica de uso de los mismos.

La hipótesis 4 (*La semilla de las poblaciones naturales de H. annuus y H. petiolaris de Argentina presenta dormición, lo cual posibilita la supervivencia por más de una estación de*

*crecimiento en el banco de semillas del suelo*) fue aceptada. Una vez en el suelo, más del 15 % de la semilla de poblaciones naturales de *H. annuus* y *H. petiolaris* de Argentina mostraron capacidad para sobrevivir al menos por 42 meses en el suelo. En los agroecosistemas, el biotipo agrestal de Tres Arroyos podría dispersar más de 1500 semillas m<sup>-2</sup>, 80 % de las cuales tendrán la capacidad de germinar el siguiente ciclo. El control de malezas en el primer ciclo luego de la dispersión reducirá el banco de semillas del suelo. Sin embargo, luego de 42 meses el 9 % de la semilla permanecería viable. Los resultados de la simulación reafirman la conveniencia de evitar la introducción y reproducción de malezas agrestales de *H. annuus* dentro de cultivos de girasol con tolerancia genética a herbicidas. Los contaminantes genéticos de la semilla híbrida, simulados por cruzas controladas entre líneas puras y biotipos ruderales también tuvieron capacidad de sobrevivir 42 meses en el suelo, aunque en este caso la fracción que logró ese estado fue menor al 5 %.

La hipótesis 5 (*El empleo de estrategias de manejo con herbicidas limita el crecimiento poblacional de H. annuus agrestal con resistencia a Imidazolinonas*) fue aceptada. Las poblaciones naturales de *H. annuus* de Argentina fueron susceptibles a los herbicidas estudiados, incluso a la subdosis de los mismos. A pesar de ello, se recomienda el empleo de dosis no inferiores a las indicadas en el registro de inscripción, debido a la susceptibilidad media observada a media dosis de glifosato y metsulfuron. En general la tolerancia de *H. petiolaris* a los herbicidas evaluados fue mayor que la de *H. annuus*. La simulación realizada predijo que luego de un evento de hibridación entre una planta agrestal y girasol con tolerancia genética a Imidazolinonas, el control químico con herbicidas alternativos evitará el crecimiento poblacional de malezas cruzadas con el cultivo. Luego de cuatro años de control se disminuirá notoriamente el banco de semillas del suelo y la probabilidad de nacimiento de una planta introgresada será menor al 5 %.

Los resultados obtenidos demuestran la existencia del problema emergente de malezas parientes del girasol, que evoluciona hacia una mayor complejidad y dificultad de control. Sin embargo, mediante el empleo de buenas prácticas agronómicas, que incluyan limpieza de maquinarias, rotación de cultivos y de principios activos, se podría mitigar la evolución del problema potencial. Es altamente recomendable realizar la producción de semilla híbrida de girasol en zonas libres de poblaciones naturales de *H. annuus* y *H. petiolaris* para evitar la polinización incontrolada con esos biotipos. Ello conduciría a la aparición de

plantas fuera de tipo en los cultivos de girasol, que tienen capacidad para sobrevivir al menos cuatro años en el suelo. Una vez introducidas en un nuevo hábitat, si no se incorporan al banco de semillas del suelo, el empleo de un sistema de labranza cero (siembra directa), aumentará la predación y mortandad de semillas, lo cual resultaría favorable para limitar el crecimiento poblacional. Debido a que las poblaciones invasoras tienen capacidad para persistir en el banco de semillas del suelo, se recomienda que se aplique estrictas medidas de control de malezas del grupo taxonómico en estudio por al menos cuatro ciclos de producción.

La subestimación del problema traerá como consecuencia el aumento del número de casos con malezas de *H. annuus* y *H. petiolaris* y la aparición de biotipos cada vez más complejos y de difícil control. La presencia de estos biotipos tornará antieconómico el cultivo de girasol e inducirá al desplazamiento hacia zonas libres de poblaciones naturales. Aquellos productores que incluyan al girasol en sus rotaciones y aspiren combatir a la maleza podrían utilizar un sistema que incluya la tecnología Clearfield. Para ello es altamente recomendable la completa eliminación de los individuos emergidos en los ciclos posteriores para evitar el desarrollo de biotipos resistentes a Imidazolinonas.

## Conclusiones específicas

- Las poblaciones agrestales del género *Helianthus* están presentes en Argentina. Se documentaron más de un centenar de casos de malezas del género en La Pampa-Oeste de Buenos Aires. Fuera de la región central del país, también fueron documentados en la provincia de Salta.
- *Helianthus petiolaris* fue la especie con mayor frecuencia de poblaciones agrestales. En el caso de *H. annuus*, más del 25 % de los casos de plantas maleza estuvieron adjudicados a contaminantes de semillas. Las plantas voluntarias y otras malezas con rasgos de hibridación no controlada constituyeron menos del 35 % de los casos observados.
- La presencia de plantas agrestales del género *Helianthus* en el país estuvo altamente asociada al cultivo de girasol. Entre el 10 % y el 30 % de los cultivos de girasol observados en la región central Argentina presentaban malezas o contaminantes del género *Helianthus*.
- La caracterización fenotípica diferenció a las poblaciones naturales de *H. annuus* de las de *H. petiolaris*.
- Las poblaciones agrestales de *H. petiolaris* fueron fenotípicamente similares entre sí y las diferencias fenotípicas con las ruderales fueron de escasa magnitud (< 20 %), en solo ocho de los caracteres evaluados.
- Los biotipos agrestales de *H. annuus* se diferenciaron porque desarrollaron la mitad de capítulos y semillas por planta, y el doble de biomasa por semilla que los biotipos

ruderales. Los biotipos agrestales de *H. annuus* anticiparon el inicio del estado reproductivo y la finalización de la floración respecto a los ruderales.

- Más del 15 % de los propágulos de las poblaciones naturales de la región Central Argentina permanecieron viables luego de 42 meses en el banco de semillas del suelo.
- Las poblaciones naturales de *H. annuus* de Argentina fueron sensibles a la aplicación de glifosato, imazapir, imazapir+imazetapir, aclonifen, prosulfuron, metsulfuron metil, aun a subdosis (0,5X) del producto comercial. En general, *H. petiolaris* fue más tolerante que *H. annuus* a los herbicidas mencionado. El glifosato a doble dosis comercial tuvo completo control sobre las poblaciones invasoras. *H. annuus* fue más afectado por las Sulfonilureas, mientras que *H. petiolaris* presentó menor tolerancia a las Imidazolinonas. El girasol comercial CL y su progenie fueron completamente tolerantes a las Imidazolinonas, no así a las Sulfonilureas.
- El biotipo agrestal de *H. annuus* de Tres Arroyos incrementó el área invadida de 8 a 45 ha en cuatro años a partir de su detección. La presencia de una fracción de plantas con ausencia de antocianinas, ramificación apical, capítulo principal y diámetro de capítulo mayor a 50 mm, mostró evidencia de hibridación con el girasol, por lo tanto no se pudo descartar un origen exoferal.
- La interferencia ejercida por el biotipo agrestal de *H. annuus* no modificó la fenología, la altura de la planta, ni el contenido de aceite de los granos de girasol. Sin embargo los restantes componentes del rendimiento fueron severamente afectados. Por ello la producción por planta disminuyó hasta en un 80 % con 10,7 malezas m<sup>-2</sup>.

- El biotipo agrestal de *H. annuus* presentó mayor tamaño de planta, mayor duración de área foliar y un del período de llenado de granos de menor duración que aun biotipo ruderal. El biotipo maleza tuvo la capacidad de mimetizar al girasol en la evolución de la altura y el área foliar del girasol hasta R5.
- La modelización de la extinción de individuos introgresados, emergidos del cruzamiento entre una planta *H. annuus* agrestal y girasol IMI-tolerante, mostró un crecimiento exponencial que superó el billón de plantas al quinto ciclo. Si durante un período de cuatro años luego del evento se realizara el control de las malezas con métodos mecánicos o químicos, con herbicidas alternativos a las Imidazolinonas, el banco de semillas del suelo disminuirá progresivamente y la probabilidad de nacimiento de una planta introgresada será menor al 5 %.



# REFERENCIAS



- Aapresid (Asociación Argentina en Siembra Directa), 2012. Evolución de la superficie en siembra directa en Argentina. En: [http://www.aapresid.org.ar/wp-content/uploads/2013/02/aapresid.evolucion\\_superficie\\_sd\\_argentina.1977\\_a\\_2011.pdf](http://www.aapresid.org.ar/wp-content/uploads/2013/02/aapresid.evolucion_superficie_sd_argentina.1977_a_2011.pdf)
- Agamennoni, R., Rivas, J., Vanzolini, J.I., Matarazzo, R., 2011. Cultivos alternativos semi-intensivos difundidos en el valle bonaerense del Rio Colorado (VBRC). Material para extensión. INTA. EEA Hilario Ascasubi.
- Aguirrezábal, L.A.N., Orioli, G., Hernández, L., Pereyra, V., Miravé, J., 1996. Girasol. Aspectos fisiológicos que determinan el rendimiento. Unidad Integrada Balcarce. Buenos Aires. Argentina.
- Al-Khatib, K., Baumgartner, J.R., Peterson, D.E., Currie, R.S., 1998. Imazethapyr resistance in common sunflower (*Helianthus annuus*). *Weed Sci.* 46, 403-407.
- Al-Khatib, K., Peterson, D.E., Regehr, D.L., 2000. Control of Imazethapyr-Resistant Common Sunflower (*Helianthus annuus*) in Soybean (*Glycine max*) and Corn (*Zea mays*). *Weed Technol.* 14, 133-139.
- Allen, J.R., Johnson, W.G., Smeda, R.J., Kremer, R.J., 2000. ALS-resistant *Helianthus annuus* interference in *Glycine max*. *Weed Sci.* 48, 461-466.
- Alexander, H.M., Cummings, C.I., Kahn, L., Snow, A.A., 2001. Seed size variation and predation of seeds produced by wild and crop-wild sunflowers. *Am. J. Bot.* 88, 623-627.
- Alexander, H.M., Schrag, A., 2003. Role of soil seed banks and newly dispersed seed in population dynamics of the annual sunflower, *Helianthus annuus*. *J. Ecol.* 91, 987-998.
- Alonso-Prados, J.L., Hernandez-Sevillano, E., Llanos, S., Villarroya, M., 2002. Effects of sulfosulfuron soil residues on barley (*Hordeum vulgare*), sunflower (*Helianthus annuus*) and common vetch (*vicia sativa*). *Crop Prot.* 21, 1061-1066.
- Anderson, R.L., Soper, G., 2003. Review of volunteer wheat (*Triticum aestivum*) seedling emergence and seed longevity in soil. *Weed Technol.* 17, 620-626.

- Anfinrud, M.N., 1997. Planting Hybrid Seed Production and Seed Quality Evaluation in Sunflower Technology and Production. Schneiter, A.A. (Ed.) American Society of Agronomy, Madison, USA, pp. 697-708.
- ArgenBio, Consejo Argentino para la Información y Desarrollo de la Biotecnología. 2013. Cultivos aprobados y adopción. En: <http://www.argenbio.org/index.php?action=cultivos&opt=5>
- Arnaud, J-F., Viard, F., Delescluse, M., Cuguen, J., 2003. Evidence for gene flow via seed dispersal from crop to wild relatives in *Beta vulgaris* (Chenopodiaceae): consequences for the release of genetically modified crop species with weedy lineages. Proc. R. Soc. Lond. 270, 1565-1571.
- Arnold, M.L., 2004. Natural hybridization and the evolution of domesticated, pest and disease organisms. Mol. Ecol. 13, 997-1007.
- Arregui, M.C., Puricelli, E., 2008. Mecanismos de Acción de Plaguicidas. Dow Agrosiences, pp. 208.
- Arias, D.M., Rieseberg, L.H., 1994. Gene flow between cultivated and wild sunflowers. Theor. Appl. Genet. 89, 655-660.
- Arias, D.M., Rieseberg, L.H., 1995. Genetic relationships among domesticated and wild sunflower. Econ. Bot. 43, 239-248.
- Báez, J.R., Mácola, T., 1954. Obtención de nuevas variedades e híbridos comerciales de girasol. IDIA 77, 73-75.
- Bagavathiannan, M.V., Van Acker, R.C., 2008. Crop fertility: implications for novel trait confinement. Agric. Ecosyst. Environ. 127, 1-6.
- Baldini, M., Giovanardi, R., Tahmasebi-Enferadi, S., Vannozzi, G.O., 2002. Effects of water regime on fatty acid accumulation and final fatty acid composition in the oil of standard and high oleic sunflower hybrids. Ital. J. Agron. 6, 119-126.
- Ball, D.A., 1992. Weed seedbank response to tillage herbicides, and crop rotation sequence. Weed Sci. 40, 654-659.

- Baker, H.G., 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. En: Baker, H.G., Stebbins, G.L. (Ed.), *The Genetics of Colonizing Species*, New York: Academic Press, pp. 147-168.
- Baker, H.G., 1974. The evolution of weeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5, 1-24.
- Baker, H.G., 1986. Patterns of plant invasion in North America. En: Mooney, H.A., Drake, J.A. (Ed.), *Ecology of Biological Invasions of Patterns of Plant Invasion in North America North America and Hawaii* Springer-Verlag, New York, NY, pp. 44-58.
- Barrett, S.C.H., 1983. Crop mimicry in weeds. *Econ. Bot.* 37, 255-282.
- BASF, 2008. La tecnología Clearfield® en girasol. Informe interno del Departamento Técnico BASF. Información cedida por Nidera S.A. (atn. Dr. Carlos Sala).
- BASF, 2010. Clearfield. En: <http://www.agro.basf.com.ar/clearfield/clearfield.htm>
- BASF, 2012. Clearfield Plus. Production system for sunflower. En: [www.agro.basf.com](http://www.agro.basf.com)
- Baskin, J.M, Baskin, C.C, 1985. The annual dormancy cycle in buried weed seeds: A continuum. *BioScience* 35, 492-498.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., 1998. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. San Diego, CA, USA: Academic Press.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 2004. A clasification system for seed dormancy. *Seed Sci. Res.* 14, 1-16.
- Bauer, H.A., 1991. Cuarenta años de mejoramiento del girasol (*Helianthus annuus* L.) en Argentina - 1947-1987. *HELIA* 14, 63-68.
- Baumgartner, J.R., Al-Khatib, K., Currie, R.S., 1999. Cross-resistance of imazethapyr-resistant common sunflower (*Helianthus annuus*) to selected imidazolinone, sulfonilurea, and triazolopyrimidine herbicides. *Weed Technol.* 13, 489-493.
- Beckie, H.J., Tardif, F.J., 2012. Herbicide cross resistance in weeds. *Crop Prot.* 35, 15-28.
- Belmonte, M.L., Carrasco, N., Báez, A., 2007. Descripción de malezas. En: Cosecha Gruesa. Soja. Maíz. Girasol. Manual de Campo. INTA.

- Benech-Arnold, R.L., Sánchez, R.A., Forcella, F., Kruka, B.C., Ghersa, C.M., 2000. Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crop Res.* 67, 105-122.
- Benvenuti, S., Macchia, M., Miele, S., 2001a. Quantitative analysis of emergence of seedlings from buried weed seeds with increasing soil depth. *Weed Sci.* 49, 528-535.
- Benvenuti, S., Macchia, M., Miele, S., 2001b. Light, temperature and burial depth effects on *Rumex obtusifolius* seed germination and emergence. *Weed Res.* 41, 177-186.
- Bertero de Romano, A., Vasquez, A.N., 2003. Origin of the Argentine sunflower varieties. *HELIA* 26, 127-136.
- Bervillé, A., 2010. Oil composition variations. En: Hu, J., Seiler, G., Kole, Ch. (Ed.), *Genetics, Genomics and Breeding of Sunflower*. Enfield, New Hampshire, USA, pp. 253-277.
- Bervillé, A., Muller, M-H., Poinso, B., Serieys, H., 2005. Ferality. Risks of gene flow between sunflower and other *Helianthus* species, Chapter 14. En: Gressel, J. (Ed.), *Crop Ferality and Volunteerism*. CRC Press, Boca Ratón, USA, pp. 209-230.
- Bewley, J.D., 1997. Seed germination and dormancy. *Plant cell* 9, 1055-1066.
- Bhowmik, P.C., Inderjit, J., 2003. Challenges and opportunities in implementing allelopathy for natural weed management. *Crop Prot.* 22, 661-671.
- Blackman, B.K., Scascitelli, M, Kane, N.C., Luton, H.H., Rasmussen, D.A., Bye, R.A., Lentz, D.L., Rieseberg, L.H., 2011. Sunflower Domestication Alleles Support Single Domestication Center In Eastern North America. *PNAS* 108, 14360-14365.
- Blamey, F., Zollinger, R., Schneiter, A., 1997. En: Schneiter, A. (Ed.), *Sunflower Technology and Production*. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin, USA, pp. 595-670.
- Bolcereaes (Bolsa de cereales de Buenos Aires), 2013. Informe de Pre - Campaña N° 4. Girasol 2013/2014.
- Booth, B.D., Murphy, S.D., Swanton, C.J., 2003. *Weed Ecology in Natural and Agricultural Systems*. CABI publishing, London, UK.

- Brown, H.M., 1990. Mode of action, crop selectivity, and soil relations of the sulfonylurea herbicides. *Pestic. Sci.* 29, 263-281.
- Bragachini, M., Peiretti, D., Damen, D., 2004. Eficiencia de cosecha de girasol. En: Bragachini, M., Casini, C. (Ed.) Eficiencia de cosecha y postcosecha. Proyecto Eficiencia de Cosecha y Postcosecha de granos. Manual técnico N° 2. INTA.
- Brunick, R., 2007. Seed dormancy in domesticated and wild sunflowers (*Helianthus annuus* L.): Types, Longevity and QTL Discovery. Tesis doctoral.
- Bruniard, J.M., Miller, J.F., 2001. Inheritance of imidazolinone herbicide resistance in sunflower. *HELIA* 24, 11-16.
- Buhler, D., 1995. Influence of tillage system on weed population dynamics and management in corn and soybean in the central USA. *Crop Sci.* 35, 1247-1258.
- Buhler, D., Parochetti, J., 2011. Characterize Weed Population Dynamics for Improved Long-term Weed Management Decision Making (NC202). En: <http://nimss.umd.edu/homepages/outline.cfm?trackID=6699>
- Burke, J.M, Tang, S., Knapp, S.J., Rieseberg, L.H., 2002. Genetic analysis of sunflower domestication. *Genetics* 161, 1257-1267.
- Burnside, O.C., Wilson, R.G., Weisberg, S., Hubbard, K.G., 1996. Seed longevity of 41 weed species buried 17 years in eastern and western Nebraska. *Weed Sci.* 44, 74-86.
- Bushong, J., Peeper, T., Boyles, M., Stone, A., 2011. Italian ryegrass (*Lolium perenne*), feral cereal rye (*Secale cereale*), and volunteer wheat (*Triticum aestivum*) control in winter canola. *Weed Technol.* 25, 344-349.
- Cabrera, A.L., 1963. Flora de la Provincia de Buenos Aires. Parte VI. Compuestas. Colección científica del INTA, Buenos Aires, Argentina.
- Cabrera, A.L., 1974. Compositae. Flora Ilustrada de Entre Rios (Argentina). Parte VI. Colección científica del INTA, Buenos Aires, Argentina.

- Campbell, L.G., Snow, A.A., Ridley, C.E., 2006. Weed evolution after crop gene introgression: greater survival and fecundity of hybrids in a new environment. *Ecol. Lett.* 9, 1198-1209.
- Cantamutto, M., Alvarez, D., Presotto, A., Fernandez-Moroni, I., Seiler, G., Poverene, M., 2008. Seed morphology and oil composition of wild *Helianthus annuus* from Argentina. Proc. 17<sup>th</sup> Sunflower Conference. International Sunflower Association. Córdoba, España, pp. 703-708.
- Cantamutto, M., Poverene, M., 2003. Los recursos genéticos del girasol silvestre. *IDIA* 3, 152-157.
- Cantamutto, M., Poverene, M., 2007. Genetically modified sunflower release: Opportunities and risks. *Field Crop Res.* 101, 133-144.
- Cantamutto, M., Poverene, M., 2010. Transgenic Sunflower. En: Hu, J., Seiler, G., Kole, C. (Ed.), *Genetics, Genomics and Breeding of Sunflower*. Science Publishers, Enfield, USA, pp. 278-312.
- Cantamutto, M., Poverene, M., Presotto, A., Fernández Moroni, I., Gutiérrez, A., Ureta, S., Casquero, M., 2010a. ¿Está domesticado el girasol? *Ciencia Hoy* 20, 19-29.
- Cantamutto, M., Presotto, A., Fernandez Moroni, I., Alvarez, D., Poverene, M., Seiler, G., 2010b. High infraspecific diversity of wild sunflowers (*Helianthus annuus* L.) naturally developed in Central Argentina. *Flora* 205, 306-312.
- Cantamutto, M., Presotto, A., Poverene, M., Rivas, J., Matarazzo, R., Renzi, J., 2007. *Helianthus* que amenazan la producción de semilla en el valle bonaerense del Río Colorado. INTA, boletín técnico N° 16.
- Cantamutto, M., Torres, L., Presotto, A., Gutierrez, A., Ureta, S., Poverene, M., 2010c. Migration pattern suggested by terrestrial proximity as possible origin of wild annual *Helianthus* populations in Central Argentina. *Biol. Invasions* 12, 541-551.
- Cardina, J., Herms, C.P., Doohan, D.J., 2002. Crop rotation and tillage system effects on weed seedbanks. *Weed Sci.* 50, 448-460.

- Carney, S.E., Gardner, K.A., Rieseberg, L.H., 2000. Evolutionary changes over the fifty-year history of a hybrid population of sunflower (*Helianthus*). *Evolution* 54, 462-474.
- CASAFE, 2007. Generalidades, herbicidas, fertilizantes, tomo I. En: Guía de productos fitosanitarios para la República Argentina (13ª edición). Cámara de seguridad alimentaria y fertilizantes. 1064 p.
- Casquero, M., Cantamutto, M., 2011. Forces driving the invasive *Helianthus* process in a university campus. 2nd World Conference on Biological Invasions and Ecosystem Functioning.
- Casquero, M., Presotto, A., Cantamutto, M., 2013. Exoferality in sunflower (*Helianthus annuus* L.): A case study of intraspecific/interbiotype interference promoted by human activity. *Field Crop Res.* 142, 95-101.
- Chauhan, B.S., Gill, G., Preston, C., 2006. Influence of environmental factors on seed germination and seedling emergence of Oriental mustard (*Sisymbrium orientale*). *Weed Sci.* 54, 1025-1031.
- Chen, Q.F., Yen, C., Yang, J.L., 1998. Chromosome location of the gene for brittle rachis in the Tibetan weed race of common wheat. *Genet. Resour. Crop Evol.* 45, 407-410.
- Chin, D.V., 2001. Biology and management of barnyardgrass, red sprangletop and weedy rice. *Weed Biol. Manage.* 1, 37-41.
- Chubb, W.O., Friesen, G.H., 1985. Wild oat interference in sunflower. *Can. J. Plant Sci.* 65, 219-222.
- Clements, D.R., Benoit, D.L., Murphy, S.D., Swanton, C.J., 1996. Tillage effects on weed seed return and seedbank composition. *Weed Sci.* 44, 314-322.
- Clive, J., 2012. Global Status of Commercialized Biotech/GM Crops: 2012. En: <http://www.isaaa.org/resources/publications/briefs/44/executivesummary/default.asp>.
- Cohen, D., 1966. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *J. Theor. Biol.* 12, 119-129.

- Colbach, N., Clermont-Dauphin, C., Meynard, J.M., 2001. GeneSys: a model of the influence of cropping system on gene escape from herbicide tolerant rapeseed crops to rape volunteers II. Genetic exchanges among volunteer and cropped populations in a small region. *Agric. Ecosyst. Environ.* 83, 255-270.
- Coll, L., Cerrudo, A., Rizzalli, R., Monzon, J.P., Andrade, F.H., 2012. Capture and use of water and radiation in summer intercrops in the south-east Pampas of Argentina. *Field Crop Res.* 134, 105-113.
- CONABIA (Comisión Nacional Asesora en Biotecnología Agropecuaria), 2013. En: [http://64.76.123.202/site/agregado\\_de\\_valor/biotecnologia/55-OGM\\_COMERCIALES/index.php](http://64.76.123.202/site/agregado_de_valor/biotecnologia/55-OGM_COMERCIALES/index.php)
- Corbineau, F., Baginol, S., Come, D., 1990. Sunflower (*Helianthus annuus* L.) seed dormancy and its regulation by ethylene. *Isr. J. Bot.* 39, 313-325.
- Cousens, R., 1985. A simple model relating yield loss to weed density. *Ann. Appl. Biol.* 107, 239-252.
- Covas, G., 1966. Antófitas nuevas para la flora pampeana. *Apuntes para la Flora de La Pampa (Arg.)* 22, 88.
- Covas, G., Vargas López, J.L., 1970. Híbridos naturales de *Helianthus petiolaris* x *Helianthus annuus*. *Apuntes Flora La Pampa.* 46, 181-182.
- Cubero, J.I., 2003. Variedades híbridas En: *Introducción a la Mejora Genética Vegetal*. 2da. Edición. Mundi-Prensa, Madrid, pp. 275-294.
- Cummings, C.L., Alexander, H.M., Snow, A.A., Rieseberg, L.H., Kim, M.J., Culley, T.M., 2002. Fecundity selection in a sunflower crop-wild study: can ecological data predict crop allele changes? *Ecol. Appl.* 12, 1661-1671.
- Davis, A.S., Renner, K.A., 2009. Influence of Seed Depth and Pathogens on Fatal Germination of Velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) and Giant Foxtail (*Setaria faberi*). *Weed Sci.* 55, 30-35.

- De Fina, A., 1992. Aptitud Agroclimática de la República Argentina. Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria, Buenos Aires, Argentina.
- de la Vega, A.J., DeLacy, I.H., Chapman, S.C., 2007. Progress over 20 years of sunflower breeding in central Argentina. *Field Crop Res.* 100, 61-72.
- De Wet, J.M.J., Harlan, J.R., 1975. Weeds and domesticates: evolution in the man-made habitat. *Econ. Bot.* 29, 99-107.
- Deines, S.R., Dille, J.A., Blinka, E.L., Regehr, D.L., Staggenborg, S.A., 2004. Common sunflower (*Helianthus annuus*) and shattercane (*Sorghum bicolor*) interference in corn. *Weed Sci.* 52, 976-983.
- Dekker, J., 2005. Biology and anthropology of plant invasion. En: Inderjit (Ed.), *Invasive Plants: Ecological and Agricultural Aspects*. Birkhäuser, Verlag, Basel, pp. 235-250.
- Diarra, A., Smith, R.J., Talbert, R.E., 1985. Interference of Red Rice (*Oriza sativa*) with Rice (*O. sativa*). *Weed Sci.* 33, 644-649.
- Donald, C.M., 1963. Competition among crops and pasture plants. *Adv. Agron.* 15, 1-118.
- Dry, P.J., Burdon, J.J., 1986. Genetic structure of natural populations of wild sunflowers (*Helianthus annuus* L.) in Australia. *Aust. J. Biol. Sci.* 39, 255-270.
- Durgan, B.R., Dexter, A.G., Miller, S.D., 1990. Kochia (*Kochia scoparia*) interference in sunflower (*Helianthus annuus*). *Weed Technol.* 4, 52-56.
- Duke, S.O., Powles, S.B., 2008. Glyphosate: a once-in-a-century herbicide. *Pest. Manag. Sci.* 64, 319-325.
- Echarte, M.M., Angeloni, P., Jaimes, F., Tognetti, J., Izquierdo, N.G., Valentinuz, O., Aguirrezábal, L.A.N., 2010. Night temperature and intercepted solar radiation additively contribute to oleic acid percentage in sunflower oil. *Field Crop Res.* 119, 27-35.
- Ellstrand, N.C., 2003. *Dangerous Liaisons? When Cultivated Plants Mate with Their Wild Relatives*. Johns Hopkins University Press. Baltimore MD.

- Ellstrand, N.C., Prentice, H.C., Hancock, J.F., 1999. Gene flow and introgression from domesticated plants into their wild relative. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30, 539-563.
- Erbas, S., Baydar, H., 2007. Defoliation effects on sunflower (*Helianthus annuus* L.) seed yield and oil quality. *Turk. J. Biol.* 31, 115-118.
- Estorninos, L.E., Gealy, D.R., Talbert, R.E., Gbur, E.E., 2005. Rice and red rice interference. I. Response of red rice (*Oryza sativa*) to sowing rates of tropical japonica and indica rice cultivars. *Weed Sci.* 53, 676-682.
- Faure, N., Serieys, H., Bervillé, A. 2002. Potential gene flow from cultivated sunflower to volunteer, wild *Helianthus* species in Europe. *Agric. Ecosyst. Environ.* 89, 183-190.
- Fernández-Martínez, J., Knowles, P.F., 1982. Genética de la polifloria en el girasol silvestre *Helianthus annuus* L. *Anal. Instit. Nacional Invest. Agrarias Ser. Agrícola* 17, 25-30.
- Fernández-Martínez, J.M., Velasco, L., Pérez-Vich, B., 2012. Progress in research on breeding for resistance to sunflower broomrape. *HELIA* 35, 47-56.
- Fick, G.N., Miller, J.F., 1997. Sunflower breeding. En: Schneiter, A. (Ed.), *Sunflower Technology and Production*. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin, USA, pp. 395-440.
- Finch-Savage, W.E., Leubner-Metzger, G., 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytol.* 171, 501-523.
- Finkelstein, R., Reeves, W., Ariizumi, T., Steber, C., 2008. Molecular Aspects of Seed Dormancy. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59, 387-415.
- García-Torres, L., López-Granados, F., Castejón-Muñoz, M., 1994. Pre-emergence herbicides for the control of broomrape (*Orobancha cernua* Loeff.) in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Weed Res.* 34, 395-402.
- Gealy, D., Mitten, D., Rutger, N., 2003. Gene flow between red rice (*Oryza sativa*) and herbicide-resistant rice (*O. sativa*): implications for weed management. *Weed Technol.* 17, 627-645.

- Geier, P.W., Maddux, L.D., Moshier, L.J., Stahlman, P.W., 1996. Common sunflower (*Helianthus annuus*) interference in soybean (*Glycine max*). Weed Technol. 10, 317-321.
- Ghersa, C.M., Martínez-Ghersa, M.A., Benech-Arnold, R.L., 1997. Seed dormancy implications in grain and forage production. J. Prod. Agric. 10, 111-117.
- Gigon, R., Labarthe, F.S., Lageyre, L.E., Viggna, M.R., Lopez, R.L., Vergara, M.F., Varela, P., 2008. Comunidades de malezas en cultivos de trigo en el sur y sudoeste de la provincia de Buenos Aires. VII Congreso Nacional de Trigo, Santa Rosa, La Pampa.
- Gillespie, G., Miller, S.D., 1984. Sunflower competition in wheat. Can. J. Plant Sci. 64, 105-111.
- Giordano, H.J., de Senin García, N.W.R., 1967. Legislación nacional sobre fiscalización de semillas de cereales y oleaginosas en Argentina desde 1902 hasta agosto de 1966. Secretaría de Estado de Agricultura y Ganadería. Publicación Miscelánea 431. Buenos Aires.
- González Roelants, G., Vicién, C., Gherza, C., León, A., 1997. El girasol en la República Argentina. Influencia de las especies silvestres. Informe preparado para la CONABIA. 21 pp.
- Google Earth, 2013. Version 7.1.2.2041. US Department of State Geographer. Data SIO, NOAA, U.S. Navy, NGA, GEBCO.
- Gressel, J., 2005. The challenges of ferality. En: Gressel, J. (Ed.), Crop Ferality and Volunteerism. CRC Press, Boca-Raton, pp. 1-7
- Grichar, W.J., Lemon, R.G., Dotray, P.A., Besler, B.A., 2004. Control of problem weeds and net returns with herbicide programs in peanut (*Arachis hypogaea* L.). En: Inderjit (Ed.), Invasive Plants: Ecological and Agricultural Aspects. Birkhäuser, Verlag, Basel.
- Grichar, W.J., Dotray, P.A., Sestak, D.C., 1999. Diclosulam for weed control in Texas peanut. Peanut Sci. 26, 23-28.

- GRIN (Germplasm Resources Information Network), 2012. USDA, ARS, National Genetic Resources Program. [Online Database]. National Germplasm Resources Laboratory, Beltsville, Maryland. En: <http://www.ars-grin.gov/cgi-bin/npgs/html/crop.pl?79>
- Grime, J.P., 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250, 26-31.
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.* 111, 1169-1194.
- Grime, J.B., Hunt, R., 1975. Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *J. Ecol.* 63, 393-422.
- Groot, M.H.M., van de Wiel, C.C.M., van Tienderen, P.H., den Nijs, H.C.M., 2003. Hybridisation and Introgression Between Crops and Wild Relatives. Current knowledge and research priorities in lieu of impending introductions of GM crops. University of Amsterdam and Plant Research International. Amsterdam and Wageningen. 55 p.
- Gruber, S., Bühler, A., Möhring, J., Claupein, W., 2010. Sleepers in the soil - Vertical distribution by tillage and long-term survival of oilseed rape seeds compared with plastic pellets. *Eur. J. Agron.* 33, 81-88.
- Gruber, S., Claupein, W., 2006. Effect of soil tillage intensity on seedbank dynamics of oilseed rape compared with plastic pellets as reference material. *J. Plant Dis. Protect.* 20, 273-280.
- Gunsolus, J.L., 2002. Herbicide resistant weeds. University of Minnesota. En: <http://www.extension.umn.edu/distribution/cropsystems/dc6077.html>
- Gutiérrez, A., Cantamutto, M., Poverene, M., 2011. Persistence of sunflower crop traits and fitness in *Helianthus petiolaris* populations. *Plant Biol.* 13, 821–830.
- Gutiérrez, A., Carrera, A., Basualdo, J., Rodriguez, R., Cantamutto, M., Poverene, M., 2010. Gene flow between cultivated sunflower and *Helianthus petiolaris* (Asteraceae). *Euphytica* 172, 67–76.

- Håkansson, S., 2003. Weeds and Weed Management on Arable Land: an Ecological Approach. CABI. London, UK.
- Hancock, J.F., 2012. Plant Evolution and the Origin of Crop Species, third ed. Michigan State University, USA.
- Hall, L.M., Devine, M.D., 1990. Cross-resistance of a chlorsulfuron-resistant biotype of *Stellaria media* to a triazolopyrimidine herbicide. *Plant Physiol.* 93, 962-966.
- Hall, J.C., Donnelly-Vanderloo, M.J., Hume, D.J., 1996. Triazine-resistant crops: The agronomic impact and physiological consequences of chloroplast mutation. En: Duke, S.O. (Ed.), *Herbicide-resistant crops. Agricultural, Environmental, Economic, Regulatory and technical aspects.* USA, CRC Press. pp. 107-126.
- Harlan, J.R., 1992. *Crops and Man.* American Society of Agronomy and Crop Science Society of America. Madison, USA.
- Harlan, J.R., de Wet, J.M.J., Price E.G., 1973. Comparative evolution of cereals. *Evolution* 27, 311–325.
- Harlan, J.R., de Wet, J.M.J., 1965. Some thoughts about weeds. *Econ. Bot.* 19, 16-24.
- Harper, J.L., 1977. *Population biology of plants.* Academic Press, New York, USA.
- Harter, A.V., Gardner, K.A., Falush, D., Lentz, D.L., Bye, R.A., Rieseberg, L.H., 2004. Origin of extant domesticated sunflowers in eastern North America. *Nature* 430, 201-205.
- Heiser, C.B., 1951. The Sunflower among the North American Indians. *Proc. Am. Phil. Soc.* 95, 432-448.
- Heiser, C.B., 1954. Variation and Subspeciation in the Common Sunflower, *Helianthus annuus*. *Am. Midl. Nat.* 51, 287-305.
- Heiser, C.B., 1961. Morphological and cytological variation in *Helianthus petiolaris* with notes on related species. *Evolution* 15, 247-258.
- Heiser, C.B., 1976. *The Sunflower.* Univ. of Oklahoma Press, Norman, 198 pp.

- Heiser, C.B., 1978. Taxonomy of *Helianthus* and origin of domesticated sunflower. En: Carter, J. (Ed.), Sunflower Science and Technology. Madison, USA, pp. 31-53.
- Heiser, C.B., 2008. The sunflower (*Helianthus annuus*) in Mexico: further evidences for a North American domestication. Genet. Resour. Crop Evol. 55, 9-13.
- Heiser, C.B., Smith, D.M., Clevenger, S.B., Martin, W.C., 1969. The North American sunflowers (*Helianthus*). Memoirs of the Torrey Botanical Club 22, 1-37.
- Henry, W.B., Shaner, D.L., West, M.S., 2007. Shikimate accumulation in sunflower, wheat, and proso millet after glyphosate application. Weed Sci. 55, 1-5.
- Hermanutz, L., 1991. Outcrossing in the weed, *Solanum ptycanthum* (Solanaceae): A comparison of agrestal and ruderal populations. Am. J. Bot. 78, 638-646.
- Hermanutz, L., Weaver, S.E., 1991. Variability of temperaturedependent germination in the weed, eastern black nightshade (*Solanum ptycanthum*). Can. J. Bot. 69, 1463-1470.
- Hermanutz, L.A., Weaver, S.E., 1994. Variability in metribuzin tolerance among ruderal and agrestal populations of *Solanum ptycanthum* Dun. Can. J. Plant Sci. 74, 395-401.
- Hilhorst, H.W.M., Toorop, P.E., 1997. Review on dormancy, germinability, and germination in crop and weed seeds. Adv. Agron. 61, 112-165.
- Hobbs, R.J., 2000. Land-use changes and invasions. En: Mooney, H.A., Hobbs, R.J. (Ed.), Invasive Species in a Changing World, Washington DC: Island Press, pp. 55-64.
- Hockett, E.A., Knowles, P.F., 1970. Inheritance of branching in sunflowers, *Helianthus annuus* L. Crop Sci. 10, 432-436.
- Holec, J., Soukup, J., Cerovska, M., Novakova, K., 2005. Common sunflower (*Helianthus annuus* var. *annuus*) – potential threat to coexistence of sunflower crops in Central Europe. Proc. 2th Int. Conf. on co-existence between GM and non GM based agricultural supply chains, Montpellier, France, 14-15, pp. 271-272.
- Holt, N.W., Campbell, S.J., 1984. Effect of plant density on the agronomic performance of sunflower on dryland. Can. J. Plant Sci. 64, 599-605.

- Holzner, W., 1978. Weed species and weed communities. *Vegetatio* 38, 13-20.
- Honda, Y., 2008. Ecological correlations between the persistence of the soil seed bank and several plant traits, including seed dormancy. *Plant Ecol.* 196, 301–309.
- Hopp, E., 2005. *Genética y Biotecnología*. 3er Congreso Argentino de Girasol. Buenos Aires. Argentina.
- INASE (Instituto Nacional de Semillas), 2014. Especies de fiscalización obligatoria. En: [http://www.inase.gov.ar/index.php?option=com\\_content&view=article&id=89&Itemid=152](http://www.inase.gov.ar/index.php?option=com_content&view=article&id=89&Itemid=152)
- Inderjit, Cadotte, M.W., Colautti, R.I., 2005. The ecology of biological plant invasions: past, present and future. En: Inderjit (Ed.), *Invasive Plants: Ecological and Agricultural Aspects*. Birkhäuser, Verlag, Basel.
- InfoStat, 2013. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Ingaramo, J., Feoli, C., 2008. La importancia del complejo girasol en Argentina. En: Quiroga, A., Pérez Fernández, J. (Ed.), *El cultivo de girasol en la región semiárida pampeana*. EEA INTA Anguil, pp. 1-11.
- Instituto de Botánica Darwinion, 2013. Catálogo de las Plantas Vasculares del Conosur. En: <http://www2.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/FA.asp>
- Irons, S.M., Burnside, O.C., 1982. Competitive and allelopathic effects of sunflower (*Helianthus annuus*). *Weed Sci.* 30, 372-377.
- ISTA (International Seed Testing Association), 2004. *International Rules for Seed Testing*. Glattbrugg, Switzerland.
- Izquierdo, N.G., Aguirrezábal, L.A.N, Andrade, F.H., Geroudet, C., Valentinuz, O., Pereira Iraola, M., 2009. Intercepted solar radiation affects oil fatty acid composition in crop species. *Field Crop Res.* 1114, 66-74.
- Jan, C.C., Seiler, G.J., 2007. Sunflower. En: Singh, R. (Ed.), *Genetic Resources, Chromosome Engineering, and Crop Improvement*. Oilseed Crops. CRC Press, Boca Raton, pp. 103-165.

- Jenczewski, E., Ronfort, J., Chevre, A., 2003. Crop-to-wild gene flow, introgression and possible fitness effects of transgenes. *Environ. Biosafety Res.* 2, 9-24.
- Jocić, S., Malidža, G., Cvejić, S., Hladni, N., Miklič, V., Škorić, D., 2011. Development of sunflower hybrids tolerant to tribenuron methyl. *Genetika* 43, 175-182.
- Jordan, N., 1989. A statistical analysis for area-of-influence experiments. *Weed Technol.* 3, 114-121.
- Kane, N., Burke, J., Marek, L., Seiler, G., Vear, F., Baute, G., Knapp, S., Vincourt, P., Rieseberg, L., 2013. Sunflower genetic, genomic and ecological resources. *Mol. Ecol. Resour.* 13, 10-20.
- Kane, N.C., Rieseberg, L.H., 2008. Genetics and evolution of weedy *Helianthus annuus* populations: adaptation of an agricultural weed. *Mol. Ecol.* 17, 384-394.
- Kawata, M., Murakami, K., Ishikawa, T., 2009. Dispersal and persistence of genetically modified oilseed rape around Japanese harbors. *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* 16, 120-126.
- Kaya, J., Jocić, S., Miladinović, D., 2012. Sunflower. En: Gupta, S.K. (Ed.), *Technological Innovations in Major World Oil Crops, Volume 1. Breeding*, New York, USA, pp. 85-130.
- Kilinc, O., Grasset, R., Reynaud, S., 2011. The herbicide acifluorfen: The complex theoretical bases of sunflower tolerance. *Pestic. Biochem. Phys.* 100, 193-198.
- Kinman, M.L., 1970. New developments in the USDA and state experiment station sunflower breeding programs. En: *Proc. 4th Int. Sunflower Conf.*, Memphis, TN. Int. Sunflower Assoc., Toowoomba, Australia, pp. 181-184.
- Knezevic, S.Z., Streibig, J.C., Ritz, C., 2007. Utilizing R software package for dose-response studies: the concept and data analysis. *Weed Technol.* 21, 840-848.
- Kozioł, L., Rieseberg, L., Kane, N., Bever, J., 2012. Reduced drought tolerance during domestication and the evolution of weediness results from tolerance-growth trade-offs. *Evolution* 12, 3803-3814.

- Kowarik, I., 2005. Urban ornamentals escaped from cultivation. En: Gressel, J. (Ed.), *Crop Fertility and Volunteerism*, CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, pp. 97-121.
- Kramer, C., Soltani, N., Swanton, C.J., Robinson, D.E., Sikkema, P.H., 2010. Control of volunteer adzuki bean (*Vigna angularis*) with pre- and postemergence herbicides in corn (*Zea mays*). *Can. J. Plant Sci.* 90, 225-232.
- Krato, C., Petersen, J., 2012. Competitiveness and yield impact of volunteer oilseed rape (*Brassica napus*) in winter and spring wheat (*Triticum aestivum*). *J. Plant Dis. Protect.* 119, 74-82.
- Kurstjens, D.A.G., 2007. Precise tillage systems for enhanced non-chemical weed management. *Soil Till. Res.* 97, 293-305.
- Labrada-Romero, R., 2009. The lurking menace of weeds - Farmers' enemy No. 1. En: <http://www.fao.org/news/story/0/item/29402/icode/en/>
- Lai, Z., Kane, N.C., Zou, Y., Rieseberg, L.H., 2008. Natural variation in gene expression between wild and weedy populations of *Helianthus annuus*. *Genetics* 179, 1881-1890.
- Lass, L.W., Prather, T.S., Glenn, N.F., Weber, K.T., Mundt, J.T., Pettingill, J., 2005. A review of remote sensing of invasive weeds and example of the early detection of spotted knapweed (*Centaurea maculosa*) and babysbreath (*Gypsophila paniculata*) with a hyperspectral sensor. *Weed Sci.* 53, 242-251.
- Leclercq, P., 1969. Une stérilité male cytoplasmique chez le tournesol. *Ann. Amélior. Plant.* 19, 99-106.
- Lee, J., Park, J-H., Koh, H-J., 2013. Morphological and genetic characterization of off-type rice plants collected from farm fields in Korea. *J. Plant Biol.* 56, 160-167.
- Leguizamón, E.S., 2009. Herbicidas. La agricultura y el manejo de las malezas en la región pampeana. En: Ricci, D. (Ed.). *La Argentina 2050. La revolución tecnológica del agro*. Buenos Aires: CASAFE, pp. 400-416.

- Li, B., Foley, M.E., 1997. Genetic and molecular control of seed dormancy. *Trends Plant Sci.* 2, 383-389
- Linder, C.R., Taha, I., Seiler, G.J., Snow, A.A., Rieseberg, L.H., 1998. Long-term introgression of crop genes into wild sunflower populations. *Theor. Appl. Genet.* 96, 339-347.
- Lloret, F., Médail, F., Brundu, G., Camarda, I., Moragues, E., Rita, J., Lambdon, P., Hulme, P.E., 2005. Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *J. Ecol.* 93, 512-520.
- Loomis, R.S., Connor, D.J., 2002. Conceptos sobre comunidad. En: Loomis, R.S., Connor, D.J. (Ed.). *Ecología de cultivos. Productividad y manejo en sistemas agrarios*. Ediciones Multi-Prensa.
- Luciano, A., 1964. Report on sunflower research in Argentina. *Proc. 1<sup>st</sup> Int. Sunflower Conf.*, College Station, TX, USA.
- Madsen, K., Streibig, J., 2003. Benefits and risks of the use of herbicide-resistant crops. En: Labrada R. (Ed.) *Weed Management for Developing Countries*. FAO.
- Mallory-Smith, C.A., Retzinger JR, E.J., 2003. Revised Classification of Herbicides by Site of Action for Weed Resistance Management Strategies<sup>1</sup>. *Weed Technol.* 17, 605-619.
- Marquardt, P.T., Terry, R., Krupke, C.H., Johnson, W.G., 2012. Competitive effects of volunteer corn on hybrid corn growth and yield. *Weed Sci.* 60, 537-541.
- Martínez-Ghersa, M.A., Ghersa, C.M., 2006. The relationship of propagule pressure to invasion potential in plant. *Euphytica* 148, 87-96.
- Martínez-Ghersa, M.A., Ghersa, C.M., Satorre, E.H., 2000. Coevolution of agricultural systems and their weed companions: implications for research. *Field Crop Res.* 67, 181-190.
- Marzocca, A., Mársico, O., Del Puerto, O., 1976. *Manual de Malezas*. INTA.
- Marzocca, A., 1994. *Guía descriptiva de malezas del cono Sur*. INTA.

- Mashhadi, H.R., Radosevich, S.R., 2004. Invasive plants: Ecology and Management. En: Inderjit (Ed.), Weed Biology and Management. Kluwer Academic Publishers, Netherland, pp. 1-28.
- Massinga, R.A., Al-Khatib, K., St Amand, P., Miller, J.F., 2003. Gene flow from imidazolinone-resistant domesticated sunflower to wild relatives. *Weed Sci.* 51, 854-862.
- Mayrose, M., Kane, N, Mayrose, I., Dlugosch, K., Rieseberg, L., 2011. Increased growth in sunflower correlates with reduced defenses and altered gene expression in response to biotic and abiotic stress. *Mol. Ecol.* 20, 4683–4694.
- Melgarejo, M., 2003. Girasol/Usos. Semilla, aceite, pellets, nutrición. ASAGIR. Cuadernillo Informativo N° 3, pp. 1-37.
- Mennan, H., 2003. The Effects of Depth and Duration of Burial on Seasonal Germination, Dormancy and Viability of Galium aparine and Bifora radians Seeds. *J. Agron. Crop. Sci.* 189, 304-309.
- Mercer, K.L., Shaw, R.G., Wyse, D.L., 2006. Increased germination of diverse crop-hybrid sunflower seeds. *Ecol. Appl.* 16, 845-854.
- Merotto, A., Jasieniuk, M., Osuna, M.D., Vidotto, F., Ferrero, A., Fischer, A.J., 2009. Cross-resistance to herbicides of five ALS-inhibiting groups and sequencing of the ALS gene in *Cyperus difformis* L. *J. Agric. Food Chem.* 57, 1389-1398.
- Mesbah, A., Miller, S., Koetz, P., 2004. Common sunflower (*Helianthus annuus*) and green foxtail (*Setaria viridis*) interference in dry bean. *Weed Technol.* 18, 902-907.
- MinAgri (Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca), 2013. Sistema Integrado de Información Agropecuaria. En: <http://www.siiia.gov.ar/index.php/series-por-tema/agricultura>
- Miller, J.F., Al-Khatib, K., 2002. Registration of imidazolinone herbicide-resistant sunflower maintainer (HA 425) and fertility restorer (RHA 426 and RHA 427) germoplasms. *Crop Sci.* 42, 988–989.

- Miller, J.F., Al-Khatib, K., 2004. Registration of two oilseed sunflower genetic stocks, SURES-1 and SURES -2, resistant to tribenuron herbicide. *Crop Sci.* 44, 1037-1038.
- Miller, J.F., Roath, W.W., 1982. Compensatory response of sunflower to stand reduction applied at different plant growth stages. *Agron. J.* 74, 119-121.
- Miller, J.F., Seiler, G.J., 2005. Tribenuron resistance in accessions of wild sunflower collected in Canada. Proc. 27th Sunflower Research Workshop, Fargo, ND, 12-13.
- Mircovich, C., Regnault, Y., 1996. Studies on conditions of application of early post-emergence acetonifene in sunflower. Proc. of Seizième conférence du COLUMA. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes, 6-8 décembre 1995, Reims, France 2, 923-930.
- Mirshakari, B., Kouchebagh, S.B., Valizadeh, N., Roudsari, A.M., 2010. Interference of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus* L.) in sunflower hybrids. *J. Food Agric. Environ.* 8, 810-814.
- Moody-Weis, J., Alexander, H.M., 2007. The mechanisms and consequences of seed bank formation in wild sunflowers (*Helianthus annuus*). *J. Ecol.* 95, 851-864.
- Moriondo, M., Orlandini, S., Villalobos, F.J., 2003. Modelling compensatory effects of defoliation on leaf area growth and biomass of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Europ. J. Agronomy* 19, 161-171.
- Moutous, J., Fernández, A., Vázquez, A., Monge Navarro, O., 1989. Mejoramiento Genético. En: Cuaderno de Actualización Técnica Nº 40, Producción de Girasol. AACREA.
- MSGGA (Montana Seed Growers Association), 2014. Definition and terms. Montana State University.
- Muller, M-H., Arlie, G., Bervillé, A., David, J., Delieux, F., Fernandez-Martinez, J.M., Jouffret, P., Lecomte, V., Reboud, X., Rousselle, Y., Serieys, H., Teissere, N., Tsitroni, A., 2006. Le compartiment spontané du tournesol en Europe: prospections et premières caractérisations génétiques. *Les Actes du BRG*, 6, 335-353.

- Muller, M-H., Délieux, F., Fernández-Martinez, J.M., Garric, B., Lecomte, V., Anglade, G., Leflon, M., Motard, C., Segura, R., 2009. Occurrence, distribution and distinctive morphological traits of weedy *Helianthus annuus* L. population in Spain and France. Genet. Resour. Crop Evol. 56, 869-877.
- Muller, M-H., Latreille, M., Tollon, C., 2010. The origin and evolution of a recent agricultural weed: population genetic diversity of weedy populations of sunflower (*Helianthus annuus* L.) in Spain and France. Evol. Appl. 4, 449-514.
- Muñoz, R., 2013. Informe Quincenal Mercado de Granos. [www.agrositio.com](http://www.agrositio.com)
- Muro, J., Irigoyen, I., Militino, A.F., Lamsfus, C., 2001. Defoliation effects on sunflower yield reduction. Agron. J. 93, 634–637.
- Nikolaeva, MG., 1967. Fiziologiya glubokogo pokoya semyan [Physiology of deep dormancy in seeds]. Leningrad: Nauka [Translated from the Russian to English in 1969 by Z. Shapiro, National Science Foundation, Washington, DC, USA].
- NLREG (Nonlinear Regression Analysis Program), 2008. Version 6.5. (Demonstration). Phillip H. Sherrod.
- OECD (Organisation for Economic Co-operation and Development), 2004. Consensus document on the biology of *Helianthus annuus* L. (sunflower). Series on Harmonisation of Regulatory Oversight in Biotechnology Nº 31. En: [http://www.oecd.org/officialdocuments/displaydocumentpdf?cote=env/jm/mono\(2004\)30&doclanguage=en](http://www.oecd.org/officialdocuments/displaydocumentpdf?cote=env/jm/mono(2004)30&doclanguage=en)
- OECD (Organisation for Economic Co-operation and Development), 2012. OECD Scheme for the Varietal Certification of Crucifer Seed and other oils or fibre species seed moving in international trade. En <http://www.oecd.org/tad/standardsforseedtractorsforestfruitandvegetables/40203167.pdf>
- Olson, B., Al-Khatib, K., Aiken, R.M., 2004. Distribution of resistance to imazamox and tribenuron-methyl in native sunflowers. Proc. 26th Sunflower Research Workshop, Fargo, ND, 14-15.

- Pannacci, E., Graziani, F., Covarelli, G., 2007. Use of herbicide mixtures for pre and post-emergence weed control in sunflower (*Helianthus annuus*). Crop Prot. 26, 1150-1157.
- Petcu, E., Arsintescu, A., Stranciu, D., 2001. The effect of drought stress on fatty acid composition in some Romanian sunflower hybrids. Rom. Agric. Res. 15, 39-42.
- Pérez-Vich, M.B., 2012. Herramientas para combatir al Orobanche. Proc. 18th Int. Sunflower Conf. Mar del Plata y Balcarce, Argentina.
- Pfenning, M., Palfay, G., Guillet, T., 2008. The CLEARFIELD® technology – A new broad-spectrum post-emergence weed control system for European sunflower growers. J. Plant Dis. Protect. Special Issue 649-654.
- Pfenning, M., Tan, S., Perez-Brea, J. 2012. Improved weed control in Clearfield-Plus sunflowers with superior herbicide solutions. Proc. 18th Int. Sunflower Conf. Mar del Plata y Balcarce, Argentina.
- Pheloung, P.C., Williams, P.A., Halloy, S.R., 1999. A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. J. Environ. Manage. 57, 239-251.
- Pomsár, P., Reisinger, P., 2004. Analysis of achene dispersion in sunflower. Novenytermeles 53, 489-498.
- Pons, T.L., 1991. Induction of dark dormancy in seeds: its importance for the seed bank in the soil. Funct. Ecol. 5, 669-675.
- Piñeiro, M., Villarreal, F., 2005. Modernización agrícola y nuevos actores sociales. Ciencia Hoy 15, 32-36.
- Poverene, M., Cantamutto, M., Carrera, A., Ureta, S., Salaberry, M., Echeverria, M., Rodriguez, R., 2002. El girasol silvestre (*Helianthus* spp.) en la Argentina: Caracterización para la liberación de cultivares transgénicos. Rev. Invest. Agropec. 31, 97-116.

- Poverene, M., Cantamutto, M., Seiler, G.J., 2008. Ecological characterization of wild *Helianthus annuus* and *Helianthus petiolaris* germplasm in Argentina. *Plant Genet. Resour.* 7, 42–49.
- Poverene, M., Cantamutto, M., 2010. A comparative study of invasive *Helianthus annuus* populations in their natural habitats of Argentina and Spain. *HELIA* 33, 63-74.
- Poverene, M., Carrera, A., Ureta, S., Cantamutto, M., 2004. Wild *Helianthus* species and wild-sunflower hybridization in Argentina. *HELIA* 27, 133-142.
- Presotto, A., Poverene, M., Cantamutto, M., 2014. Seed dormancy and hybridization effect of the invasive species, *Helianthus annuus*. *Ann. Appl. Biol.* (En prensa).
- Presotto, A., Cantamutto, M., Poverene, M., Seiler, G., 2009. Phenotypic diversity in wild *Helianthus annuus* from Argentina. *HELIA* 32, 37-50.
- Presotto, A., Gigon, R., Renzi, J.P., Poverene, M., Cantamutto, M., 2012a. Sensibility to AHAS inhibitors in progenies of wild *Helianthus annuus* hybridized to a CL sunflower cultivar. *Proc. 18th Int. Sunflower Conf., Mar del Plata, Argentina.*
- Presotto, A., Fernández-Moroni, I., Poverene, M., Cantamutto, M., 2011. Sunflower crop-wild hybrids: Identification and risks. *Crop Prot.* 30, 611-616.
- Presotto, A., Ureta, M., Cantamutto, M., Poverene, M., 2012b. Effects of gene flow from IMI resistant sunflower crop to wild *Helianthus annuus* populations. *Agric. Ecosyst. Environ.* 146, 153-161.
- Proarroz, 2004. Nuevas variedades de arroz. Puita INTA CL, arroz resistente a herbicida. En: <http://www.proarroz.com.ar/variedades.php?pag=puita>
- Putt, E.D., 1978. History and present world status. En: Carter, J.F. (Ed.), *Sunflower Science and Technology*. Agronomy Monograph 19. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America and Soil Science Society of America, Madison, USA, pp. 1-30.
- Putt, E.D., Sackston, W.E., 1957. Studies on rust. I. Some sources of rust resistance. *Can. J. Plant Sci.* 37, 43-54.

- Putt, E.D., 1962. The value of hybrids and synthetics in sunflower seed production. *Can. J. Plant Sci.* 42, 488-500.
- Pyšek, P., Richardson, D.M., Rejmánek, M., Webster, G.L., Williamson, M., Kirschner, J., 2004. *Taxon* 53, 131–143.
- Quality Crops, 2013. En: <http://www.qualitycrops.com/>
- Reagon, M., Thurber, C.S., Olsen, K.M., Jia, J., Caicedo, A.L., 2011. The long and the short of it: SD1 polymorphism and the evolution of growth trait divergence in U.S. weedy rice. *Mol. Ecol.* 20, 3743-3756.
- Reagon, M., Snow, A.A., 2006. Cultivated *Helianthus annuus* (asteraceae) volunteers as a genetic “bridge” to weedy sunflower populations in North America. *Am. J. Bot.* 93, 127–133.
- Reinhardt, C.F., 1995. Residual effect of atrazine on field-grown dry beans and sunflower. *S. Afr. J. Plant Soil*, 12, 82-85.
- Rejmánek, M., 2000. Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecol.* 25, 497-506.
- Rejmánek, M., Pitcairn, M.J., 2002. When is eradication of exotic pest plants a realistic goal? En: Veitch, C.R., Clout, M.N. (Ed.), *Turning the Tide: The Eradication of Invasive Species*. IUCN SSC invasive Species Specialist Group. IUCN, Grand Switzzeland and Cambridge, UK.
- Rejmánek, M., Richardson, D.M., 1996. What Attributes Make Some Plant Species More Invasive? *Ecology* 77, 1655-1661.
- Rendón, B., Núñez–Farfán, J., 2000. Population differentiation and phenotypic plasticity of wild and agrestal populations of the annual *Anoda cristata* (Malvaceae) growing in two contrasting hábitats. *Plant Ecol.* 00, 1-9.
- Richards, C.L., Bossdorf, O., Muth, N.Z., Gurevitch, J., Pigliucci, M., 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecol. Lett.* 9, 981-993.

- Richardson, D.M., Pyšek, P., 2012. Naturalization of introduced plants: ecological drivers of biogeographical patterns. *New Phytol.* 196, 383-396.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., West C.J., 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Divers. Distrib.* 6, 93-107.
- Rieseberg, L.H., Linder, C.R., Seiler, G.J., 1995. Chromosomal and genic barriers to introgression in *Helianthus*. *Genetics* 141, 1163-1171.
- Rieseberg, L.H., Seiler, G., 1990. Molecular evidence and the origin and development of the domesticated sunflower (*Helianthus annuus*). *Econ. Bot.* 44, 79-91.
- Rieseberg, L.H., Sinervo, B., Linder, C.R., Ungerer, M.C., Arias, D.M., 1996. Role of gene interactions in hybrid speciation: evidence from ancient and experimental hybrids. *Science* 272, 741-745.
- Robinson, R.G., 1978a. Control by tillage and persistence of volunteer sunflower and annual weeds. *Agron. J.* 70, 1053-1056.
- Robinson, R.G., 1978b. Production and Culture. En: Carter, J.F. (Ed.) *Sunflower Science and Technology*. Madison, Wisconsin, USA.
- Rosales-Robles, E., Salinas Garcia, J.R., Sanchez de la Cruz, R., Esqueda Esquivel, V., 2002. Interference and control of wild sunflower (*Helianthus annuus* L.) in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) in northeastern México. *Cereal Res. Commun.* 30, 439-446.
- Roumet, M., Noilhan, C., Latreille, M., David, J., Muller, M-H., 2013. How to escape from crop-to-weed gene flow: phenological variation and isolation-by-time within weedy sunflower population. *New Phytol.* 197, 642-654.
- Sala, C.A., Bulos, M., Echarte, A.M., 2008a. Genetic analysis of an induced mutation conferring imidazolinone resistance in sunflower. *Crop Sci.* 48, 1817-1822.
- Sala, C.A., Bulos, M., Echarte, M., Whitt, S., Ascenzi, R., 2008b. Molecular and biochemical characterization of an induced mutation conferring imidazolinone resistance in sunflower. *Theor. Appl. Genet.* 118, 105-112.

- Sala, C.A., Bulos, M., 2012. Inheritance and molecular characterization of broad range tolerance to herbicides targeting acetohydroxyacid synthase in sunflower. *Theor. Appl. Genet.* 124, 355-364.
- Sala, C.A., Echarte, A.M., Rodriguez, R., 1990. Una nueva especie de *Helianthus* (Compositae) para la flora Argentina. *Darwiniana* 30, 293-295.
- Schilling, E.E., 2006. *Helianthus*. En: Flora of North America Editorial Committee (Ed.), *Flora of North America North of Mexico*. New York and Oxford.
- Schweizer, E., Bridge, L., 1982. Sunflower (*Helianthus annuus*) and velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) interference in sugarbeet (*Beta vulgaris*). *Weed Sci.* 30, 514-519.
- Schneider, A.A., Miller, J.F., 1981. Description of sunflower growth stages. *Crop Sci.* 21, 901-903.
- Schwinghamer, T.D., Van Acker, R.C., 2008. Emergence timing and persistence of kochia (*Kochia scoparia*). *Weed Sci.* 56, 37-41.
- Škorić, D., 1992. Achievements and future directions of sunflower breeding. *Field Crop Res.* 30, 231-270.
- Seiler, G.J., Rieseberg, L.H., 1997. Systematics, Origin, and Germplasm Resources of the Wild and Domesticated Sunflower. En: Schneider, A. (Ed.), *Sunflower Technology and Production*. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin, USA, pp. 21-65.
- Seiler, G.J., 2007. The Wild Search for Sunflower Genetics. En: *Sunflower Magazine*, NSA, National Sunflower Association.
- Seiler, G.J., 2010. Germination and viability of wild sunflower species achenes stored at room temperature for 20 years. *Seed science and technology* 38, 786-791.
- Shao, Q., Li, C., Basang, C., 1980. Semiwild wheat from Xizang (Tibet). *Acta Genet. Sin.* 7, 149-156.
- Shimono, Y., Konuma, A., 2007. Effects of human-mediated processes in weed species composition in internationally traded grain. *Weed Res.* 48, 10-18.

- Snow, A.A., Morán-Palma, P., Rieseberg, L.H., Wszelaki, A., Seiler, G.J., 1998. Fecundity, phenology, and seed dormancy of F1 wild-crop hybrids in sunflower (*Helianthus annuus*, Asteraceae). *Am. J. Bot.* 85, 794–801.
- Sprague, C.L., Stoller, E.W., Wax, L.M., 1997. Common cocklebur (*Xanthim strumarium*) resistance to selected ALS-inhibiting herbicides. *Weed Technol.* 11, 241-247.
- Stanković-Kalezić, R., Radivojević, L., Janjić, V., Santrić, L., Malidža, G., 2008. A new association of ruderal weeds at Pančevačkirit in Serbia. *HELIA* 31, 35-44.
- Steinrücken, HC, Amrhein, N, 1980. The herbicide glyphosate is a potent inhibitor of 5-enolpyruvyl-shikimic acid-3-phosphate synthase. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 94, 1207-1212.
- Streit, L.G., 2012. DuPont™ ExpressSun™ Herbicide Technology in Sunflower. Proc. 18th Int. Sunflower. Conf., Mar del Plata y Balcarce, Argentina.
- Sun, Q., Ni, Z., Liu, Z., Gao, J., Huang, T., 1998. Genetic relationships and diversity among Tibetan wheat, common wheat and European spelt wheat revealed by RAPD markers. *Euphytica* 99, 205-211.
- Sutherland, S., 2004. What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia* 141, 24-39.
- Tan, S., Evans, R.R., Dahmer, M.L., Singh, B.K., Shaner, D.L., 2005. Imidazolinone-tolerant crops: history, current status and future. *Pest Manag. Sci.* 61, 246-257.
- Teo-Sherrell, C.P.A., Mortensen, D.A., Keaton, M.E., 1996. Fates of weed seeds in soil: A seeded core method of study. *J. Appl. Ecol.* 33, 1107-1113.
- Terzić, S., Zorić, M., Miladinović, F., 2006. Phenotype variability and inheritance of plant height and branching in F1 generation of sunflower. *HELIA* 29, 87-94.
- Thompson, K., Grime, J.P., 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* 67, 893-921.
- Toole, E.H., Brown, E., 1946. Final results of the duvel buried seed experiment. *J. Agric Res.* 72, 201-210.

- Tranel, P.J., Wright, T.R., 2002. Resistance of weeds to ALS-inhibiting herbicides: what have we learned? *Weed Sci.* 50, 700-712.
- Traxler, G., 1999. Assessing the prospects for the transfer of genetically modified crop varieties to developing countries. *AgBioForum* 2, 198-202.
- Trápani, N., López Pereira, M., Sadras, V.O., 1999. Desarrollo, crecimiento y generación del rendimiento del girasol. En: Satorre, E. (Ed.) Cuaderno de actualización técnica. Nº 62, pp 6-13.
- Troiani, H.O., Steibel, P.E., 1999. Sinopsis de las Compuestas (Compositae Giseke) de la Provincia de La Pampa, República Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 10, Serie Suplemento 1, Santa Rosa LP, 90 pp.
- USDA, 2013. Major Oilseeds: World supply and distribution. En:  
[http://www.fas.usda.gov/psdonline/psdreport.aspx?hidReportRetrievalName=BVS  
&hidReportRetrievalID=531&hidReportRetrievalTemplateID=5](http://www.fas.usda.gov/psdonline/psdreport.aspx?hidReportRetrievalName=BVS&hidReportRetrievalID=531&hidReportRetrievalTemplateID=5)
- USDA, 2014. Plants database. Plant profile. En:  
<http://plants.usda.gov/core/profile?symbol=hean3>
- Ureta, S., Cantamutto, M., Carrera, A., Delucchi, C., Poverene, M., 2008a. Natural hybrids between cultivated and wild sunflowers in Argentina. *Genet. Resour. Crop Evol.* 55, 1267-1277.
- Ureta, S., Carrera, A., Cantamutto, M., Poverene, M., 2008b. Gene flow among wild and cultivated sunflower, *Helianthus annuus* L. in Argentina. *Agric. Ecosyst. Environ.* 123, 343–349.
- van Heemst, H.D.J., 1985. The influence of weed competition on crop yield. *Agr. Syst.* 18, 81-93.
- Vanasse, A., Leroux, G.D., 2000. Floristic diversity, size, and vertical distribution of the weed seedbank in ridge and conventional tillage systems. *Weed Sci.* 48, 454-460.
- Vavilov, N., 1951. Estudio sobre el origen de las plantas cultivadas. Spanish version of Felipe Freier, Acme Agency.

- Vear, F., 2010. Classic genetics and breeding. En: Hu, J., Seiler, G., Kole, C. (Ed.), Genetics, Genomics and Breeding of Sunflower. Science Publishers, Enfield, USA, pp. 51-77.
- Venable, D.L., Brown, J.S., 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *Am. Nat.* 131, 360-384.
- Vidotto, F., Ferrero, A., 2005. Modeling population dynamics to overcome feral rice in rice. En: Gressel, J. (Ed.), Crop Fertility and Volunteerism. CRC Press, Boca-Raton, pp. 355-370.
- Vigueira, C.C., Olsen, K.M., Caicedo, A.L., 2013. Review. The red queen in the corn: agricultural weeds as models of rapid adaptive evolution. *Heredity* 110, 303-311.
- Villaseñor Ríos, J-L., Espinosa García, F.J., 1998. Catálogo de Malezas de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Consejo Nacional Consultivo Fitosanitario, Fondo de Cultura Económica. México, D.F.
- Vischi, M., Di Berardo, N., Scotti, I., Della Casa, S., Seiler, G., Olivieri, A., 2004. Comparison of populations of *Helianthus argophyllus* and *H. debilis* ssp. *cucumerifolius* and their hybrids from the African Coast of the Indian Ocean and USA using molecular markers. *HELIA* 27, 123-132.
- Vischi, M., Cagiotti, M.E., Cenci, C.A., Seiler, G.J., Olivieri, A.M., 2006. Dispersal of wild sunflower by seed and persistent basal stalks in some areas of Central Italy. *HELIA* 29, 89-94.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., Rejmánek, M., Westbrooks, R., 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zeal. J. Ecol.* 21, 1-16.
- Wall, D.A., Smith, M.A.H., 1999. Control of volunteer-flax in wheat. *Can. J. Plant Sci.* 79, 463-468.
- Wang, G., Ehlers, J.D., Ogbuchiekwe, E.J., Yang, S., McGiffen Jr., M.E., 2004. Competitiveness of erect, semierect, and prostrate cowpea genotypes with

- sunflower (*Helianthus annuus*) and purslane (*Portulaca oleracea*). *Weed Sci.* 52, 815-820.
- Warwick, S.I., Stewart, C.N., 2005. Crops come from wild plants – How domestication, transgenes, and linkage together shape ferality. En: Gressel, J. (Ed.), *Crop Ferality and Volunteerism*. CRC Press, Boca-Raton, pp. 9-29.
- Weber, E., Sun, S-G., Li, B., 2008. Invasive alien plants in China: diversity and ecological insights. *Biol. Invasions* 10, 1411-1429.
- Westoby, M., 1984. The self-thinning rule. *Adv. Ecol. Res.* 14, 167-225.
- Whaley, C.M., Wilson, H.P., Westwood, J.H., 2007. A New Mutation in Plant ALS Confers Resistance to Five Classes of ALS-Inhibiting Herbicides. *Weed Sci.* 55, 83-90.
- Whitton, J., Wolf, D.E., Arias, D.M., Snow, A.A., Rieseberg, L.H., 1997. The persistence of cultivar alleles in wild populations of sunflowers five generations after hybridization. *Theor. Appl. Genet.* 95, 33-40.
- Williamson, M., Fitter, A., 1996. The varying success of invaders. *Ecology* 77, 1661-1666.
- WSSA (Weed Science Society of America), 1998. "Herbicide resistance" and "herbicide tolerance" defined. *Weed Technol.* 12, 789-790
- WSSA (Weed Science Society of America), 2014. Composite list of weeds. En: <http://wssa.net/weed/composite-list-of-weeds/>
- Yamauchi, Y., Ogawa, M., Kuwahara, A., Hanada, A., Kamiya, Y., Yamaguchi, S., 2004. Activation of gibberellin biosynthesis and response pathways by low temperature during imbibition of *Arabidopsis thaliana* seeds. *Plant Cell* 16, 367-378.
- Zollinger, R., 2003. Innovaciones en control de malezas en girasol. En: 2º Congreso Argentino de Girasol de la Asociación Argentina de Girasol, Buenos Aires, Argentina. En: <http://www.asagir.org.ar/asagir2008/pdf/1-Malezas.pdf>.
- Zuloaga, F.O., Morrone, O.E., 1999. Catálogo de las plantas vasculares de la Argentina. *Monographs of Systematic Botany*. Missouri Botanical Garden. <http://www2.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/Especies.asp?Letra=H>

**ANEXO**

**DE**

**IMÁGENES**



Imagen 1: Proceso invasivo destacado de *H. annuus*, correspondiente al biotipo agrestal BRW-A, en la localidad de Tres Arroyos (Buenos Aires). Vista general del lote en el año 2009 (a) y 2011 (b).





Imagen 2: Proceso invasivo destacado de *H. annuus*, correspondiente al biotipo agrestal REL-A, caracterizado en la localidad de Relmó (La Pampa) en el año 2012. a: planta juvenil de nacimiento otoñal con antocianinas en el tallo; b: vista general de lote de girasol cosechado con restos de plantas de REL-A.

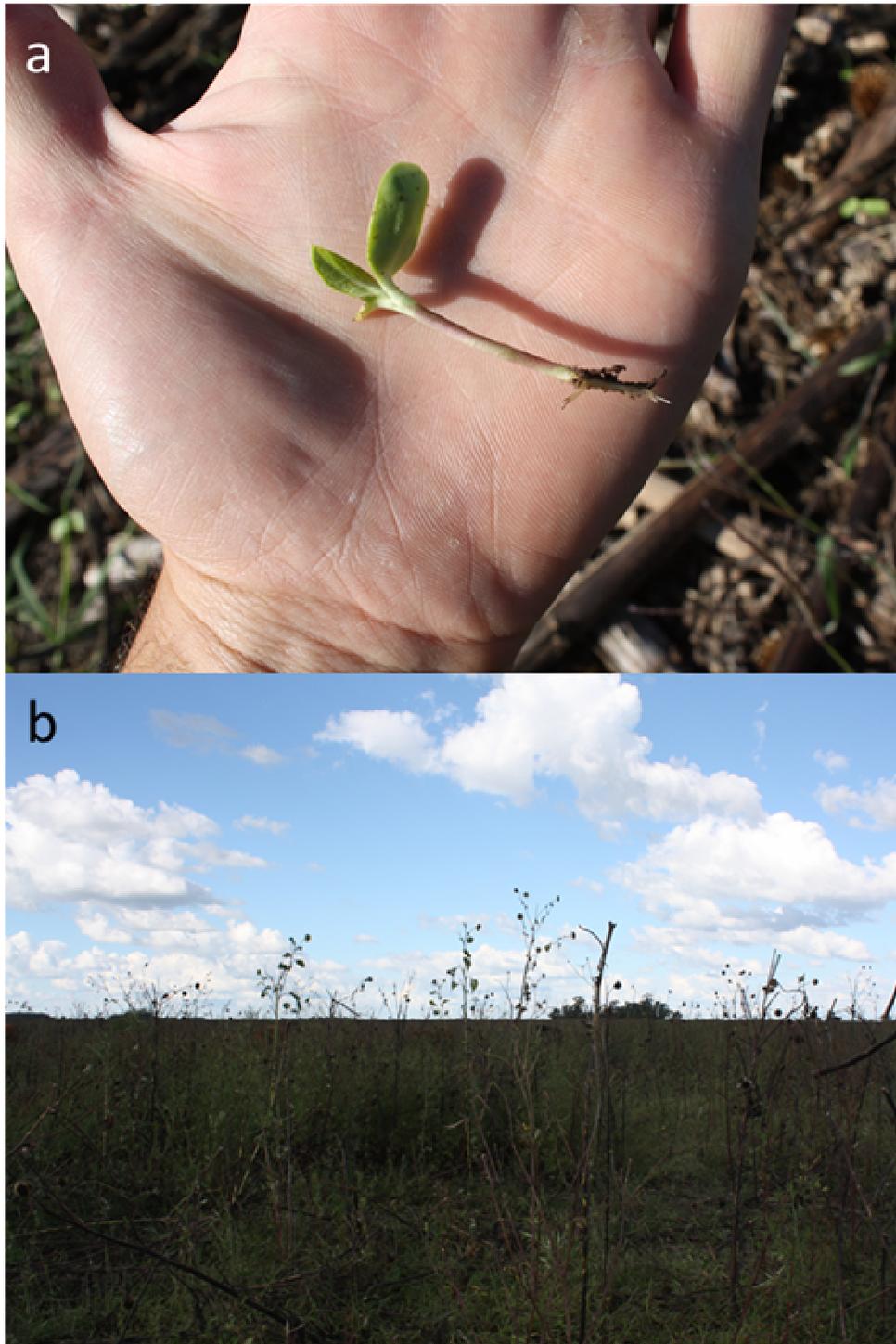




Imagen 3: Cultivo de girasol invadido por plantas agrestales de *H. petiolaris*, correspondiente al biotipo agrestal LON-A. Proceso invasivo registrado en Lonquimay (La Pampa) en el año 2010.





Imagen 4: Monte forestal invadido por plantas agrestales de *H. petiolaris*, correspondiente al biotipo agrestal FOR-A. Proceso invasivo registrado en Catriló (La Pampa) en el año 2010. a: Vista general del lote; b: plantas invadiendo las líneas no labradas de un monte forestal.

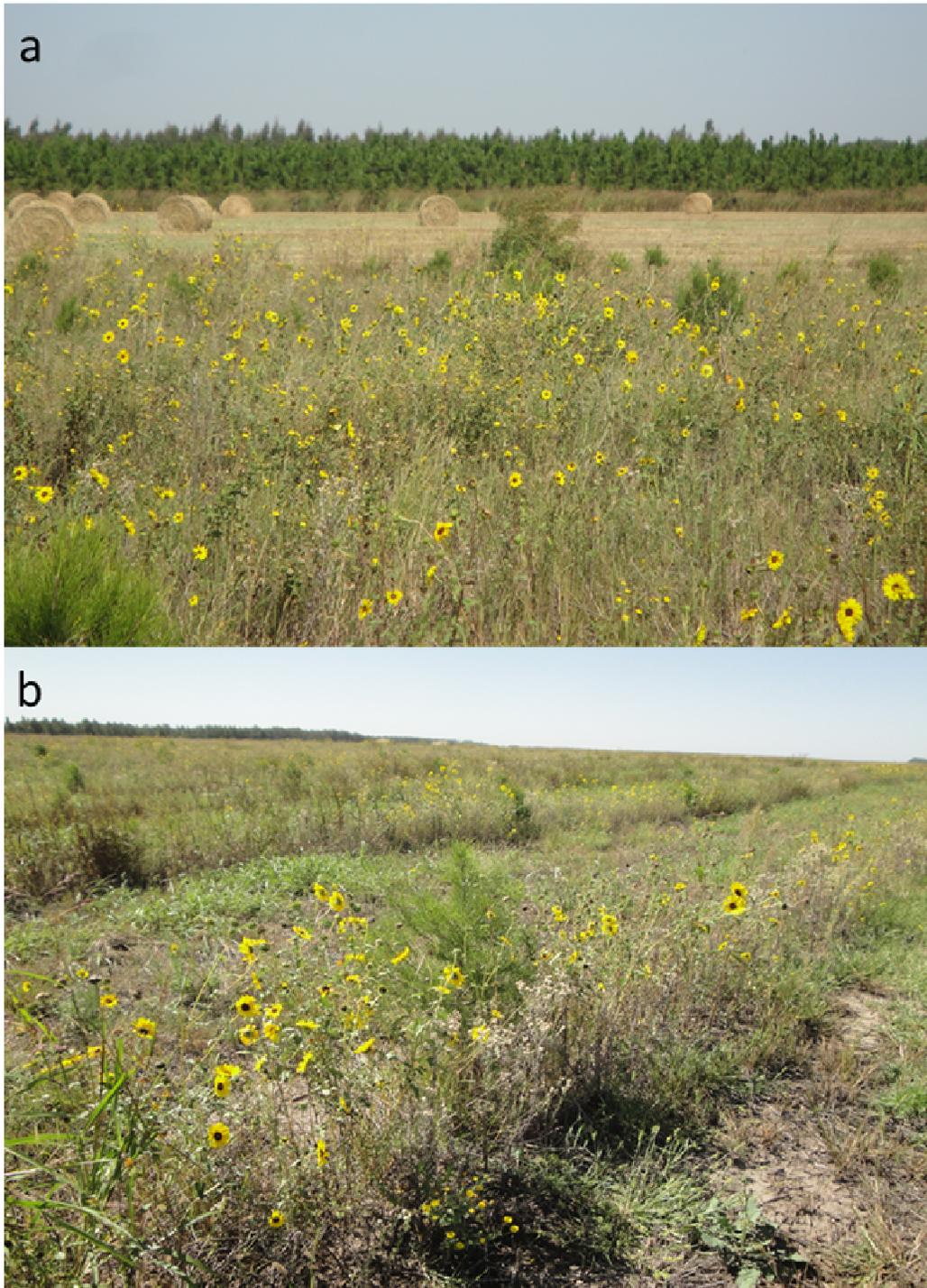




Imagen 5: Cultivo de girasol invadido por plantas agrestales de *H. petiolaris*, correspondiente al biotipo agrestal LIN-A en Macachín (La Pampa) en el año 2012. a: Vista general del lote; b: el Dr. Miguel Cantamutto y el autor dialogando con el productor Remigio Haberkon sobre los caracteres distintivos de *H. petiolaris*.

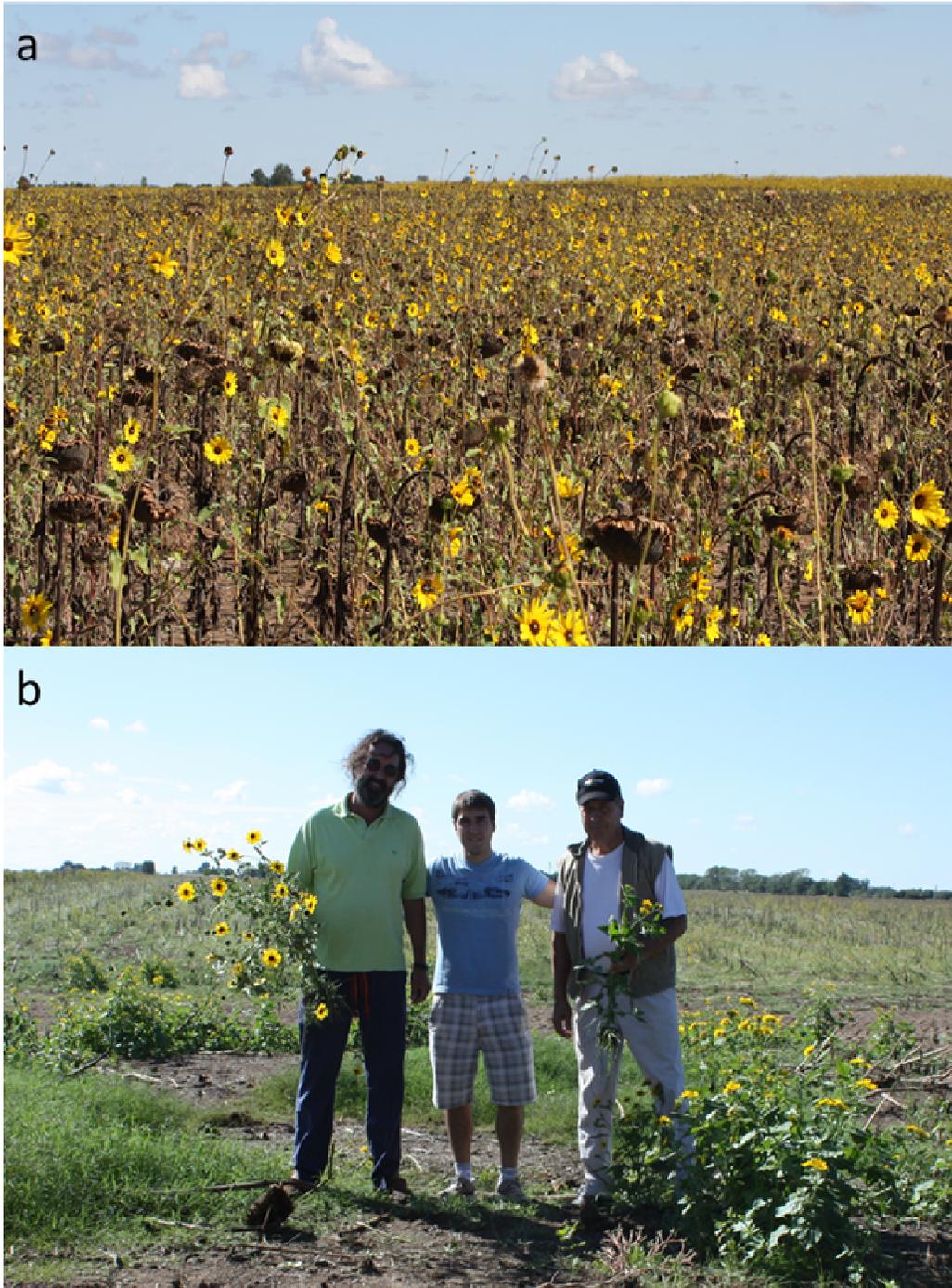




Imagen 6: Cultivo de girasol con presencia de plantas fuera de tipo o contaminantes de semilla. Proceso invasivo registrado en Miramar (Buenos Aires) en el año 2012.





Imagen 7: Cultivo de alfalfa invadido por plantas resultantes de la hibridación entre *H. petiolaris* y girasol. Proceso invasivo registrado en 2011 en Anguil (La Pampa). a: vista general del cultivo; b: detalle de una inflorescencia de una planta agrestal híbrida.

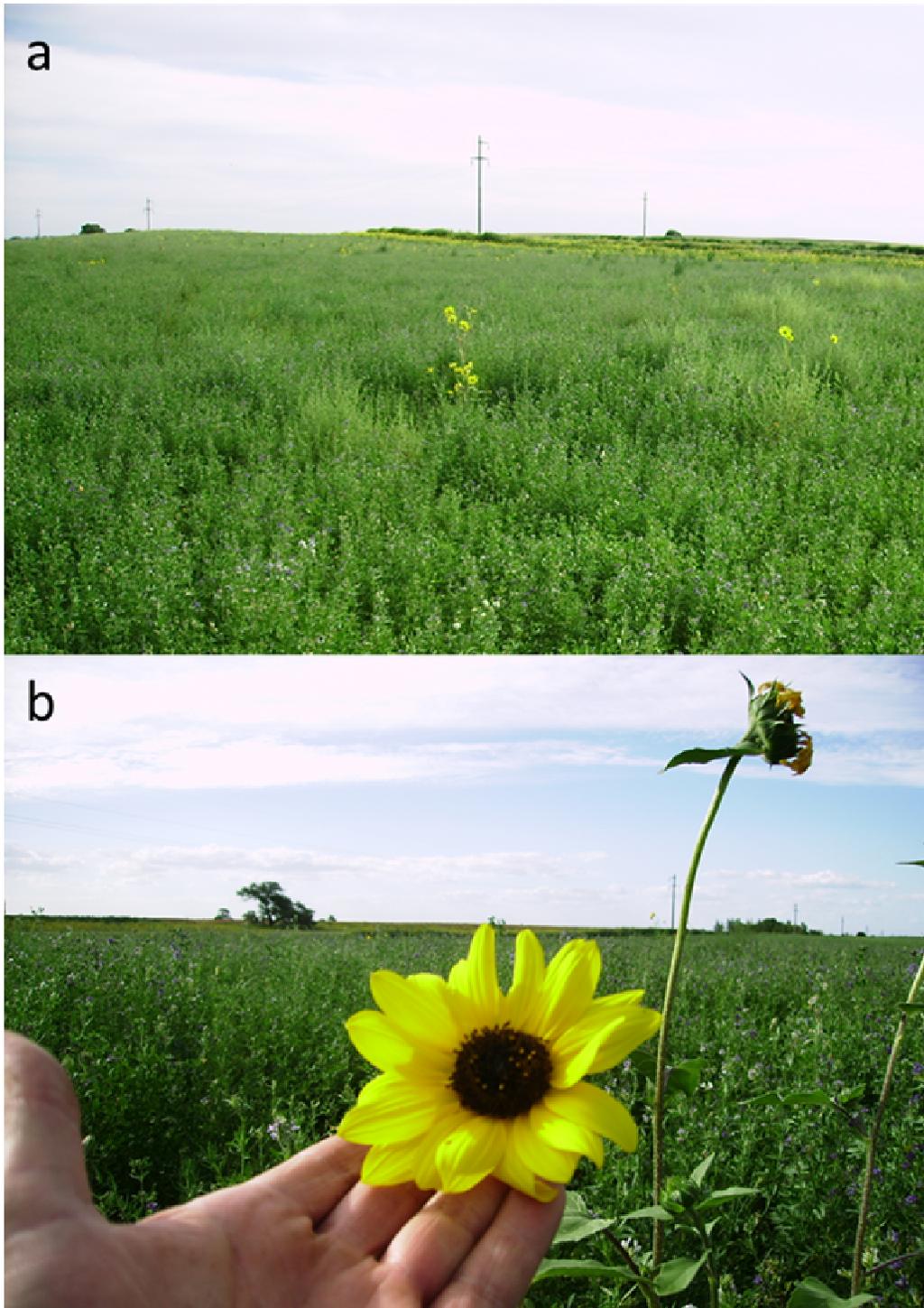




Imagen 8: Plantas espontáneas de *H. annuus* posiblemente dispersadas por aves. a: individuo en los barrancos de la Avenida Cabrera donde habita el loro barranquero (*Cyanoliseus patagonus*); b: individuo debajo de arboleda en el departamento de Agronomía de la UNS (indicado por una flecha).

