

Costo adaptativo de la mutación de resistencia a
herbicidas inhibidores AHAS Trp-574-Leu en
Raphanus sativus L. (nabón).



Alumno: Natanel A. Schlaps.

Tutor: Dr. Alejandro Presotto.

Consejeros: Dr. Claudio E. Pandolfo y Dra. María S. Ureta.

Asesor externo: Dr. Román B. Vercellino.



2020

Agradecimientos

Índice

Índice de figuras	3
Índice de tablas	5
Índice de imágenes	6
Resumen	7
1. Introducción	8
Hipótesis	12
Objetivos	12
2. Materiales y métodos	13
<i>2.1 Material vegetal</i>	13
<i>2.2 Experimento</i>	13
<i>2.3 Análisis estadístico</i>	15
3. Resultados	20
<i>3.1 Nabón</i>	20
<i>3.2 Trigo</i>	28
4. Discusión	33
5. Conclusión	36
Bibliografía	37

Índice de figuras

- Figura 1.** Biomasa seca aérea total por planta en individuos de *Raphanus sativus* (nabón) resistentes a herbicidas AHAS (R) y su contraparte susceptible (S), criadas en condiciones de interferencia con trigo, a dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m^{-2} . Los datos son promedio de dos estaciones de crecimiento. 23
- Figura 2.** Número de silicuas por planta en individuos de *Raphanus sativus* (nabón) resistentes a herbicidas AHAS (R) y su contraparte susceptible (S), criadas en condiciones de interferencia con trigo, a dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m^{-2} . Los datos son promedios de dos estaciones de crecimiento. 23
- Figura 3.** Biomasa de semilla en individuos de *Raphanus sativus* (nabón) resistentes a herbicidas AHAS (R) y su contraparte susceptible (S), criadas en condiciones de interferencia con trigo, a dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m^{-2} . Los datos son promedios de dos estaciones de crecimiento. 24
- Figura 4.** Número de semillas por planta en individuos de *Raphanus sativus* (nabón) resistentes a herbicidas AHAS (R) y su contraparte susceptible (S), criadas en condiciones de interferencia con trigo, a dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m^{-2} . Los datos son promedios de dos estaciones de crecimiento. 24
- Figura 5.** Rendimiento por planta en individuos de *Raphanus sativus* (nabón) resistentes a herbicidas AHAS (R) y su contraparte susceptible (S), criadas en condiciones de interferencia con trigo, a dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m^{-2} . Los datos son promedios de dos estaciones de crecimiento. 25
- Figura 6.** Biomasa seca aérea total por m^2 en individuos de *Raphanus sativus* (nabón) resistentes a herbicidas AHAS (R) y su contraparte susceptible (S), criadas en condiciones de interferencia con trigo, a dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m^{-2} . Los datos son promedios de dos estaciones de crecimiento. 25
- Figura 7.** Número de semillas por m^2 en individuos de *Raphanus sativus* (nabón) resistentes a herbicidas AHAS (R) y su contraparte susceptible (S), criadas en condiciones de interferencia con trigo, a dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m^{-2} . Los datos son promedios de dos estaciones de crecimiento. 26
- Figura 8.** Partición de biomasa seca aérea total en semillas, silicuas y ramas-tallos sobre dos biotipos de *Raphanus sativus* (nabón) resistentes a herbicidas AHAS (R)

y su contraparte susceptible (S), criados en condiciones de interferencia con trigo con dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m⁻². 27

Figura 9. Espigas por m² de *Triticum aestivum* (trigo) bajo la interferencia de dos biotipos de *Raphanus sativus* (nabón), resistente (R) y susceptible (S) a herbicidas AHAS, y dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m⁻². Las distintas letras muestran diferencias significativas para la prueba de LSD de Fisher ($p < 0,05$). 30

Figura 10. Espiguillas por espiga de *Triticum aestivum* (trigo) bajo la interferencia de dos biotipos de *Raphanus sativus* (nabón), resistente (R) y susceptible (S) a herbicidas AHAS, y dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas por m⁻². Las distintas letras muestran diferencias significativas para la prueba de LSD de Fisher ($p < 0,05$). 30

Figura 11. Granos por espiguilla de *Triticum aestivum* (trigo) bajo la interferencia de dos biotipos de *Raphanus sativus* (nabón), resistente (R) y susceptible (S) a herbicidas AHAS, y dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m⁻². Las distintas letras muestran diferencias significativas para la prueba de LSD de Fisher ($p < 0,05$)... 31

Figura 12. Biomasa de grano de *Triticum aestivum* (trigo) bajo la interferencia de dos biotipos de *Raphanus sativus* (nabón), resistente (R) y susceptible (S) a herbicidas AHAS, y dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m⁻². Las distintas letras muestran diferencias significativas para la prueba de LSD de Fisher ($p < 0,05$)... 31

Figura 13. Rendimiento de *Triticum aestivum* (trigo) bajo la interferencia de dos biotipos de *Raphanus sativus* (nabón), resistente (R) y susceptible (S) a herbicidas AHAS, y dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m⁻². Las distintas letras muestran diferencias significativas para la prueba de LSD de Fisher ($p < 0,05$). 32

Índice de tablas

Tabla 1. Análisis de la varianza para distintos caracteres de aptitud biológica de dos biotipos de <i>Raphanus sativus</i> (nabón), resistente y susceptible a herbicidas AHAS, criados a dos densidades (4 y 12 plantas m ⁻²) en condiciones de interferencia con trigo, evaluados en dos estaciones de crecimiento (ciclo corto y ciclo largo) y sus interacciones. Los efectos significativos están indicados en negrita ($p < 0,05$).....	22
Tabla 2. Análisis de la varianza para biomasa seca total y semillas por m ² de dos biotipos de <i>Raphanus sativus</i> (nabón), resistente y susceptible a herbicidas AHAS, criados a dos densidades, baja (4 plantas m ⁻²) y alta (12 plantas m ⁻²), en condiciones de interferencia con trigo, evaluados en dos estaciones de crecimiento (ciclo corto y ciclo largo). Los efectos significativos están indicados en negrita ($p < 0,05$).....	22
Tabla 3. Análisis de la varianza para la partición de biomasa aérea total en semillas, silicuas y ramas-tallos de dos biotipos de <i>Raphanus sativus</i> (nabón), resistente y susceptible a herbicidas AHAS, criados a dos densidades (4 y 12 plantas m ⁻²) en condiciones de interferencia con trigo, evaluados en dos estaciones de crecimiento (ciclo corto y ciclo largo) y sus interacciones. Los efectos significativos están indicados en negrita ($p < 0,05$).....	26
Tabla 4. Análisis de la varianza para la partición de biomasa aérea total en semillas de dos biotipos de <i>Raphanus sativus</i> (nabón), resistente y susceptible a herbicidas AHAS, criados a dos densidades, baja (4 plantas m ⁻²) y alta (12 plantas m ⁻²), en condiciones de interferencia con trigo, evaluados en dos estaciones de crecimiento (ciclo corto y ciclo largo) y su interacción. Los efectos significativos están indicados en negrita ($p < 0,05$).....	27
Tabla 5. Análisis de la varianza para los componentes del rendimiento y el rendimiento del cultivo de <i>Triticum aestivum</i> (trigo) bajo la interferencia de dos biotipos de <i>Raphanus sativus</i> (nabón), resistente y susceptible a herbicidas AHAS, y dos densidades (4 y 12 plantas m ⁻²), evaluados en dos estaciones de crecimiento del cultivo (ciclo corto y ciclo largo), y su interacción. Los efectos significativos están indicados en negrita ($p < 0,05$).....	29

Índice de imágenes

Imagen 1. Vista del experimento de campo en estado vegetativo de <i>Raphanus sativus</i> (nabón). Departamento de Agronomía, UNS.	16
Imagen 2. Vista del experimento de campo en estado reproductivo de <i>Raphanus sativus</i> (nabón). Departamento de Agronomía, UNS.	16
Imagen 3. Vista lateral del experimento de campo. Departamento de Agronomía, UNS.....	17
Imagen 4. Planta de <i>Raphanus sativus</i> (nabón) acondicionada para su pesaje...	17
Imagen 5. Silicuas de <i>Raphanus sativus</i> (nabón).....	18
Imagen 6. Semillas de <i>Raphanus sativus</i> (nabón).....	18
Imagen 7. Instrumentos utilizados en el laboratorio de la cátedra de Producción Vegetal Extensiva, UNS. Arriba: mortero y balanza. Abajo: zaranda y elemento para trilla manual de trigo.	19

Resumen

Raphanus sativus L. (nabón) es una maleza común en los sistemas agrícolas de varios países del mundo. En Sudamérica, esta especie ha desarrollado resistencia a herbicidas inhibidores de acetohidroxiácido sintasa (AHAS) debido a la mutación Trp-574-Leu. A su vez, las mutaciones que aportan resistencia a herbicidas pueden tener efectos pleiotrópicos negativos sobre la aptitud biológica, y la cuantificación de estos efectos es clave para predecir la evolución de la resistencia a herbicidas y desarrollar estrategias de manejo en contra de la evolución de las poblaciones resistentes. En el presente trabajo se evaluó el efecto de la mutación Trp-574-Leu sobre la biomasa seca aérea y los componentes reproductivos de *R. sativus*, criado bajo interferencia con trigo. También, se cuantificó el efecto de la interferencia de tres densidades (0, 4 (baja) y 12 (alta) plantas m⁻²) y dos biotipos, resistente (R) y susceptible (S), de nabón sobre el rendimiento de trigo. Los resultados revelaron que el biotipo R tuvo menor producción de biomasa seca aérea total por planta, número de silicuas y semillas por planta, biomasa de semilla, y rendimiento respecto al biotipo susceptible, en ambas densidades. La interferencia de nabón resultó en pérdidas de rendimiento de trigo de 38-49% a baja densidad y 54-66% a alta densidad, para los biotipos R y S, respectivamente. La mutación Trp-574-Leu impone un costo adaptativo sobre los caracteres reproductivos de nabón en condiciones de competencia con trigo. Este costo de resistencia podría reducir la frecuencia de los alelos resistentes y la velocidad de propagación de las poblaciones resistentes en ambientes sin selección por herbicidas.

1. Introducción

Las malezas constituyen uno de los factores bióticos adversos de mayor importancia en los sistemas agrícolas de todo el mundo. Estas reducen el rendimiento de los cultivos al competir por agua, luz y nutrientes y al liberar sustancias químicas alelopáticas, que en su conjunto se denomina interferencia. El efecto de la interferencia de las malezas en el rendimiento de los cultivos es impulsado principalmente por tres variables principales: el tiempo de emergencia de la maleza en relación al cultivo, la densidad y la especie de maleza. Las malezas también incrementan los costos de protección de los cultivos, al albergar patógenos e insectos, permitiendo que estos organismos persistan en el medioambiente y re-infesten futuros cultivos. Estas pueden interferir con las labores de cosecha al incrementar la humedad y el volumen vegetal que pasa a través del sistema de trilla de las cosechadoras y reducir la calidad de los granos cosechados al contaminarlos con semillas de malezas y materias extrañas, que frecuentemente son difíciles de separar (Varanasi *et al.*, 2016; Swanton *et al.*, 2015). En consecuencia, el control de malezas es uno de los componentes principales del éxito de la producción de cultivos. Por otro lado, las malezas también pueden suministrar beneficios ecológicos en la calidad y fertilidad del suelo, alimento para humanos y animales, propiedades medicinales, y la preservación de la biodiversidad (Fernández *et al.*, 2014).

Existen diversos métodos de control de malezas, entre ellos, métodos físicos, biológicos, mecánicos y químicos. El control químico con herbicidas es el método más adoptado y el más efectivo para el control de malezas en los sistemas agrícolas de todo el mundo (Bajwa, 2014). Actualmente existen 26 modos de acción de herbicidas y solo unos pocos son continuamente utilizados para el control de malezas en los sistemas productivos de todo el mundo (Heap, 2020).

La enzima acetohidroxiácido sintasa (AHAS), también conocida como acetolactato sintetasa (ALS), es la primera enzima en biosíntesis de aminoácidos de cadena ramificada valina, leucina e isoleucina (Duggleby *et al.*, 2008). La enzima AHAS es el sitio de acción común de cinco familias químicas de herbicidas: sulfonilureas,

imidazolinonas, triazolopirimidinas, pirimidinil-benzoatos y sulfonil-aminocarbonil-triazolinonas. Estos herbicidas son ampliamente utilizados debido a su amplio espectro de control a bajas dosis de aplicación, bajo impacto ambiental, baja toxicidad en mamíferos, amplia selectividad de cultivos y alta eficacia de control (Duggleby *et al.*, 2008). La utilización repetida y generalizada de los herbicidas inhibidores de AHAS para el control de malezas en los sistemas agrícolas de todo el mundo ha resultado en la rápida evolución de poblaciones de malezas resistentes, principalmente debido a mutaciones puntuales en el gen que codifica para la enzima AHAS, que reducen la sensibilidad de la enzima a estos herbicidas (Yu y Powles, 2014). Hasta el momento, se han identificado 29 mutaciones puntuales en ocho posiciones del gen AHAS que confieren resistencia a herbicidas, apareciendo en mayor frecuencia la mutación Trp-574-Leu en condiciones de campo (Yu y Powles, 2014; Heap, 2020).

Los cambios evolutivos que facilitan la adaptación a un nuevo ambiente (por ejemplo, la resistencia a herbicidas), pueden traer aparejados efectos pleiotrópicos negativos sobre la aptitud de los individuos en el ambiente original (es decir, sin presión de selección), también llamado "costo de adaptación o costo de resistencia" (Vila-Aiub *et al.*, 2009). El costo de resistencia puede surgir debido a que las mutaciones de resistencia a AHAS pueden alterar no solo el sitio de unión de los herbicidas, es decir, impedir la unión herbicida-enzima, sino también el sitio activo de la enzima, resultando en la alteración de la funcionalidad de la enzima, en menor producción de aminoácidos, y en consecuencia comprometer el funcionamiento o metabolismo normal de la planta (Vila-Aiub *et al.*, 2009; Duggleby *et al.*, 2008). Sin embargo, la alteración de la funcionalidad AHAS no necesariamente se traduce en efectos pleiotrópicos a nivel de toda la planta.

Varios estudios han demostrado que los costos de resistencia son variables y dependen de la mutación específica, la especie de maleza y el ambiente (Vila-Aiub *et al.*, 2009). Por ejemplo, *Lolium rigidum* (Gaudin) Weiss ex Nyman, *Raphanus raphanistrum* L. y *Kochia scoparia* (L.) Schrad. con cinco, cuatro y dos mutaciones de resistencia AHAS, respectivamente, incluyendo la mutación Trp-574-Leu, no

tuvieron impacto significativo en el crecimiento y competitividad de las plantas. En estos casos, es probable que los alelos de resistencia permanezcan en la población, incluso en ambientes sin selección por herbicidas, y en algunos casos pueden acumularse varias mutaciones de resistencia en la misma población y hasta en la misma planta (Yu y Powles, 2014). Ello no sucede si existen costos biológicos. Para el mismo grupo de herbicidas, la mutación Trp-574-Leu mostró fuertes efectos pleiotrópicos sobre la morfología y anatomía de las plantas en *Amaranthus powellii* S. Watson, que resultó en reducción significativa en el crecimiento y la producción de semillas (Tardif *et al.*, 2006).

Raphanus sativus L. (nabón) es un cultivo antiguo principalmente domesticado por sus raíces comestibles. Se considera que las poblaciones espontáneas de rábano (nabón) encontradas en América del Norte, América del Sur, Europa y Japón corresponden a formas domesticadas (ferales) derivadas del biotipo cultivado. El nabón tiene un ciclo de vida anual u ocasionalmente bienal, es auto-incompatible y la polinización es facilitada por insectos (Snow y Campbell, 2005). Esta especie crece naturalmente en varias partes de mundo y en Argentina es una maleza común de los cultivos de cereales, oleaginosas y algunos cultivos hortícolas y forrajeros (Pandolfo *et al.*, 2018).

Poblaciones de *R. sativus* resistentes a herbicidas AHAS han sido encontradas en Brasil, Chile y Argentina (Heap, 2020; Vercellino *et al.*, 2018; Pandolfo *et al.*, 2016). En Argentina, las poblaciones mostraron resistencia a las cinco familias químicas de herbicidas inhibidores de AHAS debido a la mutación Trp-574-Leu en el gen que codifica para AHAS (Pandolfo *et al.*, 2016). La Asociación Argentina de Productores en Siembra Directa (AAPRESID) informó la presencia de nabón resistente AHAS en varios distritos en el centro sur de la provincia de Buenos Aires y en las provincias de Salta y Tucumán (AAPRESID, 2019). En el sudeste de la provincia de Buenos Aires, la principal región productora de cereales de invierno en Argentina (Scursoni *et al.*, 2014), se han encontrado varias poblaciones de nabón resistente a herbicidas AHAS invadiendo lotes cultivados (Vercellino *et al.*, 2018).

Un estudio reciente reveló que la mutación Trp-574-Leu reduce la actividad de la enzima AHAS y los caracteres reproductivos de nabón en condiciones de baja interferencia intraespecífica (Vercellino *et al.*, 2018). Sin embargo, la falta de información de los costos de resistencia asociados a la mutación Trp-574-Leu en condiciones de competencia con un cultivo limita el desarrollo y la implementación de estrategias de manejo de malezas resistentes basado en el conocimiento de la evolución de la resistencia (Vila-Aiub *et al.*, 2009).

En este estudio, se compararon individuos homocigotas resistentes con la mutación Trp-574-Leu e individuos susceptibles provenientes de una misma población, para minimizar los efectos debido a diferencias en el fondo genético. Por otro lado, la información sobre el efecto de la interferencia de nabón sobre los cultivos de invierno es muy limitada. El conocimiento de los efectos de la interferencia de nabón sobre el rendimiento de los cultivos de invierno puede proporcionar una base para el desarrollo de estrategias integradas y efectivas de control.

En función de los antecedentes previos se definen las siguientes hipótesis y objetivos:

Hipótesis

La mutación Trp-574-Leu que confiere resistencia a herbicidas AHAS no impone efectos pleiotrópicos negativos sobre la producción de materia seca aérea y los caracteres reproductivos de *Raphanus sativus* (nabón) en condiciones de interferencia con trigo.

El rendimiento del cultivo de trigo es reducido debido a la interferencia de *Raphanus sativus*. El efecto será mayor con el aumento de la densidad de la maleza.

Objetivos

Evaluar la biomasa seca aérea y los caracteres reproductivos en individuos de *Raphanus sativus* con y sin la mutación Trp-574-Leu criados en condiciones de interferencia con trigo.

Evaluar el rendimiento de trigo bajo la interferencia de tres densidades y dos biotipos de *Raphanus sativus*, susceptible y resistente a herbicidas AHAS.

2. Materiales y métodos

2.1 Material vegetal

Se utilizó una población de nabón proveniente del sur de la provincia de Buenos Aires, cercano a la localidad de Balcarce, caracterizada por Pandolfo *et al.* (2013, 2016) y Vercellino *et al.* (2018). Los individuos de nabón resistentes a herbicidas AHAS con la mutación Trp-574-Leu fueron colectados en un lote cultivado con colza CL (Clearfield®, resistente a imidadolinonas) luego de la aplicación de imazetapir (Pandolfo *et al.*, 2013). A partir de estas plantas, se generó una sub-población homocigota resistente (R) para la mutación Trp-574-Leu a partir de la selección de al menos 15 plantas homocigotas resistentes utilizando un marcador CAPS específico para la mutación Trp-574-Leu, siguiendo los procedimientos descriptos por Pandolfo *et al.* (2016). Sus contrapartes susceptibles fueron colectadas en el borde del mismo lote, en un área cercana (<50 m) sin aplicación de herbicidas y, debido a que las mutaciones de resistencia a herbicidas AHAS son dominantes (Yu y Powles, 2014), se utilizaron como homocigota susceptibles (S) (Pandolfo *et al.*, 2013, 2016; Vercellino *et al.*, 2018). El nabón es una especie de polinización cruzada obligada; por lo tanto, se puede asumir similar fondo genético entre R y S (Keshtkar *et al.*, 2019).

Para incrementar la cantidad de semillas, al menos 15 plantas de cada biotipo (R y S) fueron utilizadas para producir una nueva generación. Para prevenir la contaminación entre los biotipos, se utilizaron carpas construidas con malla antiáfidos. Dentro de cada carpa, la polinización fue facilitada por el agregado de un núcleo de abejas (*Apis mellifera* L.). Al finalizar la estación de crecimiento, las silicuas maduras de cada biotipo fueron colectadas y trilladas manualmente o utilizando un mortero. Las semillas obtenidas fueron almacenadas en condiciones de laboratorio hasta su uso.

2.2 Experimento

Dos experimentos se llevaron a cabo en el campo experimental del Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Buenos Aires (38°41'46.18" S, 62°14'55.18" O). El suelo del campo experimental tiene una textura

arenosa-franca bien drenada, 1,1 % de MO y pH 7,7. Los experimentos se realizaron en dos fechas de siembra contrastantes (ciclo largo y ciclo corto) para simular la dinámica de crecimiento del nabón, que se considera una especie facultativa (Snow y Campbell, 2005) y dos cohortes diferentes son comúnmente observadas en el agroecosistema.

Se sembró manualmente los cultivares de trigo ACA 360 a mediados de mayo (ciclo largo) y KLEIN PROTEO a principios de agosto (ciclo corto) a densidades de 200 y 350 plantas m⁻², respectivamente. Cada unidad experimental consistió de siete líneas de siembra de 1,5 m de largo, distanciadas a 0,2 m y dos bordes. Se establecieron plántulas de los biotipos R y S en bandejas multi-celda plásticas rellenas con sustrato comercial (Grow Mix Terrafertil®), fueron criadas en invernáculo (20 ± 5 °C, luz natural) y regadas diariamente de forma automática. En el estadio fenológico del trigo de dos a tres hojas (estado fenológico Z1.2 – Z1.3 [Zadoks, 1974]), las plántulas de los dos biotipos de nabón (R y S) se trasplantaron al campo experimental de acuerdo a su plan de densidad. Las densidades de maleza fueron 0 (control), 4 y 12 plantas m⁻². Los experimentos fueron regados de manera complementaria y fertilizados con 90 kg ha⁻¹ de fosfato diamónico a la siembra y 200 kg ha⁻¹ de urea al inicio de macollaje (estado fenológico Z1.4 – Z2.1). Durante el ciclo del cultivo, se desmalezó manualmente con la finalidad de evaluar únicamente la interferencia ejercida por *R. sativus*. Se utilizó un diseño de bloques completamente aleatorizados con cuatro repeticiones, y ambos experimentos fueron realizados de la misma manera (Imagen 1, 2 y 3).

Al finalizar la estación de crecimiento, se midió la altura y el número de ramas primarias de cuatro plantas de nabón en el centro de cada unidad experimental. Posteriormente, las plantas fueron cosechadas manualmente, secadas a 60 °C hasta peso constante y pesadas para obtener el peso seco aéreo por planta (Imagen 4). Luego, las silicuas de cada planta fueron contadas, pesadas y trilladas manualmente o con ayuda de un mortero para obtener las semillas, que fueron limpiadas y pesadas para obtener el rendimiento por planta (Imagen 5, 6 y 7). La biomasa de semillas se obtuvo al promediar el peso de tres repeticiones de 100

semillas en cada planta. El número de semillas por silicua fue estimado al dividir el número de semillas por planta por el número de silicuas de cada planta. El número de semillas por planta se estimó dividiendo el rendimiento por el peso de las semillas.

En cuanto al cultivo, se midió la altura de cinco macollos consecutivos en las tres líneas centrales de cada parcela, se cosecharon manualmente tres repeticiones de 0,5 m de largo en el centro de las tres hileras centrales de cada unidad experimental y se secaron a 60 °C hasta peso constante para homogeneizar los tratamientos. En cada réplica también se evaluó número de espigas por m², número de espiguillas por espiga, número de granos por espiguilla, biomasa de granos y rendimiento. El número de espiguillas por espigas y el número de granos por espiguilla se estimó al evaluar cinco espigas representativas en cada repetición, y la biomasa de granos al promediar el peso de tres repeticiones de 100 granos (Imagen 7). La biomasa de granos de trigo y el rendimiento fue estandarizado a 13,5 % de humedad. Los datos de trigo y de nabón de cada unidad experimental se promediaron para el análisis estadístico.

2.3 Análisis estadístico

Para evaluar las diferencias en biomasa seca aérea total por planta y por m², altura de planta, número de ramas, número de silicuas por planta, semillas por silicua, semillas por planta y por m², biomasa de semillas y rendimiento entre los individuos susceptibles y resistentes de nabón se utilizó ANOVA mediante el programa estadístico InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2020). El modelo incluyó ciclo (largo y corto), densidad de maleza (4 y 12 plantas m⁻²), biotipo (R y S), todas sus interacciones y bloque dentro de cada ciclo.

Además, se utilizó ANOVA para evaluar número de espigas por m², número de espiguillas por espiga, número de granos por espiguilla, biomasa de granos y rendimiento de trigo. El modelo incluyó, ciclo, tratamiento (control, 4 y 12 plantas de nabón m⁻² para R y S), su interacción y bloque dentro de cada ciclo. Las medias fueron comparadas utilizando la prueba de Fisher ($p < 0,05$).



Imagen 1. Vista del experimento de campo en estado vegetativo de *Raphanus sativus* (nabón). Departamento de Agronomía, UNS.



Imagen 2. Vista del experimento de campo en estado reproductivo de *Raphanus sativus* (nabón). Departamento de Agronomía, UNS.



Imagen 3. Vista lateral del experimento de campo. Departamento de Agronomía, UNS.



Imagen 4. Planta de *Raphanus sativus* (nabón) acondicionada para su pesaje.



Imagen 5. Silicuas de *Raphanus sativus* (nabón).



Imagen 6. Semillas de *Raphanus sativus* (nabón).



Imagen 7. Instrumentos utilizados en el laboratorio de la cátedra de Producción Vegetal Extensiva, UNS. Arriba: mortero y balanza. Abajo: zaranda y elemento para trilla manual de trigo.

3. Resultados

3.1 Nabón

No se encontró interacción entre ciclo y densidad, ciclo y biotipo, densidad y biotipo, ni en ciclo por densidad por biotipo en la producción de biomasa seca aérea total por planta, número de silicuas por planta, número de semillas por silicua, biomasa de semilla, número de semillas y rendimiento por planta. Por lo tanto, los datos de las dos estaciones de crecimiento (ciclos) fueron agrupados (Tabla 1). Se encontraron diferencias significativas entre los biotipos resistente y susceptible en biomasa seca aérea total por planta, número de silicuas, biomasa de semilla, número de semillas y rendimiento, pero no se encontraron diferencias significativas en altura de planta, número de ramas y número de semillas por silicua (Tabla 1). El biotipo resistente mostró entre 36-46 % menor producción de biomasa seca aérea total por planta, 20-48 % menor número de silicuas por planta, 10-11 % menor biomasa de semilla, 26-47 % menor número de semillas por planta y 36-53 % menor rendimiento respecto al biotipo susceptible, a baja (4 plantas m⁻²) y alta (12 plantas m⁻²) densidad, respectivamente (Figura 1, 2, 3, 4 y 5).

Se encontró interacción significativa entre densidad y biotipo en la producción de biomasa seca aérea total por m² y en el número de semillas por m², por lo tanto, los datos fueron separados por densidad (Tabla 1). En estos análisis, no se encontró interacción entre ciclo y biotipo (Tabla 2). Se encontraron diferencias significativas entre los biotipos (R y S) en la producción de biomasa seca aérea total por m² y en el número de semillas por m², en ambas densidades (Tabla 2). El biotipo resistente mostró entre 36-46 % menor producción de biomasa seca aérea total por m² y 26-47 % menor número de semillas por m² respecto al biotipo susceptible, en baja y alta densidad, respectivamente (Figuras 6 y 7).

En el análisis de asignación de recursos a las estructuras reproductivas - es decir, la fracción de biomasa de semillas respecto a la biomasa aérea total, también llamado índice de cosecha - se encontró interacción entre biotipo y densidad (Tabla 3). Por lo tanto, los datos fueron evaluados por densidad. No se encontraron diferencias significativas entre los biotipos a baja densidad, pero si en alta densidad

(Tabla 4). En alta densidad, el biotipo resistente mostró 14% menos fracción de semilla respecto a la biomasa aérea total que el biotipo susceptible (Figura 8). Además, se encontraron diferencias significativas entre los biotipos en la fracción que corresponde a ramas y tallos (Tabla 3). El biotipo resistente tuvo 7 % más de fracción de ramas y tallos respecto al biotipo susceptible (Figura 8).

Tabla 1. Análisis de la varianza para distintos caracteres de aptitud biológica de dos biotipos de *Raphanus sativus* (nabón), resistente y susceptible a herbicidas AHAS, criados a dos densidades (4 y 12 plantas m⁻²) en condiciones de interferencia con trigo, evaluados en dos estaciones de crecimiento (ciclo corto y ciclo largo) y sus interacciones. Los efectos significativos están indicados en negrita ($p < 0,05$).

Efecto	Altura		Número de ramas		Biomasa seca total planta ⁻¹		Biomasa seca total m ⁻²		Silicuas planta ⁻¹		Semillas silicua ⁻¹		Semillas planta ⁻¹		Semillas m ⁻²		Biomasa de semilla		Rendimiento	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
Ciclo (C)	47,43	< 0,0001	0,59	0,45	0,21	0,65	0,28	0,60	1,15	0,30	61,47	<0,0001	19,30	0,0003	16,16	0,0006	80,15	<0,0001	2,76	0,11
Bloque	4,49	0,06	0,36	0,78	2,16	0,12	1,82	0,17	1,33	0,29	0,00	1,00	1,34	0,29	1,04	0,39	0,94	0,44	2,38	0,10
Densidad (D)	0,08	0,78	0,62	0,44	12,45	0,0020	64,23	<0,0001	10,70	0,0036	0,41	0,53	16,42	0,0006	55,19	<0,0001	1,08	0,31	14,97	0,0009
Biotipo (B)	0,25	0,62	2,09	0,16	31,86	< 0,0001	34,39	<0,0001	16,41	0,0006	1,23	0,28	26,47	<0,0001	28,51	<0,0001	17,99	0,0004	44,47	<0,0001
C x D	0,87	0,36	0,32	0,58	0,01	0,93	0,11	0,74	0,00	0,97	0,76	0,39	0,09	0,77	3,24	0,09	0,69	0,42	0,01	0,93
C x B	0,26	0,61	2,95	0,10	0,93	0,35	0,64	0,43	0,45	0,51	2,51	0,12	0,65	0,43	0,93	0,34	0,85	0,37	0,57	0,46
D x B	0,04	0,83	1,32	0,26	0,00	0,99	8,63	0,0079	1,96	0,18	1,28	0,27	0,98	0,33	11,36	0,0029	0,08	0,78	0,42	0,52
C x D x B	0,27	0,61	0,03	0,88	0,15	0,70	0,01	0,93	0,00	0,96	0,03	0,87	0,18	0,68	0,62	0,44	1,80	0,19	0,05	0,83

Tabla 2. Análisis de la varianza para biomasa seca total y semillas por m² de dos biotipos de *Raphanus sativus* (nabón), resistente y susceptible a herbicidas AHAS, criados a dos densidades, baja (4 plantas m⁻²) y alta (12 plantas m⁻²), en condiciones de interferencia con trigo, evaluados en dos estaciones de crecimiento (ciclo corto y ciclo largo). Los efectos significativos están indicados en negrita ($p < 0,05$).

Efecto	Biomasa seca total m ⁻²				Semillas m ⁻²			
	Baja		Alta		Baja		Alta	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Ciclo (C)	0,05	0,82	0,23	0,65	10,71	0,0096	9,6	0,0128
Bloque	1,86	0,21	1,28	0,34	1,77	0,22	0,94	0,46
Biotipo (B)	12,41	0,0065	23,22	0,0009	8,43	0,0175	21,5	0,0012
C x B	0,72	0,42	0,24	0,64	0,07	0,79	0,87	0,38

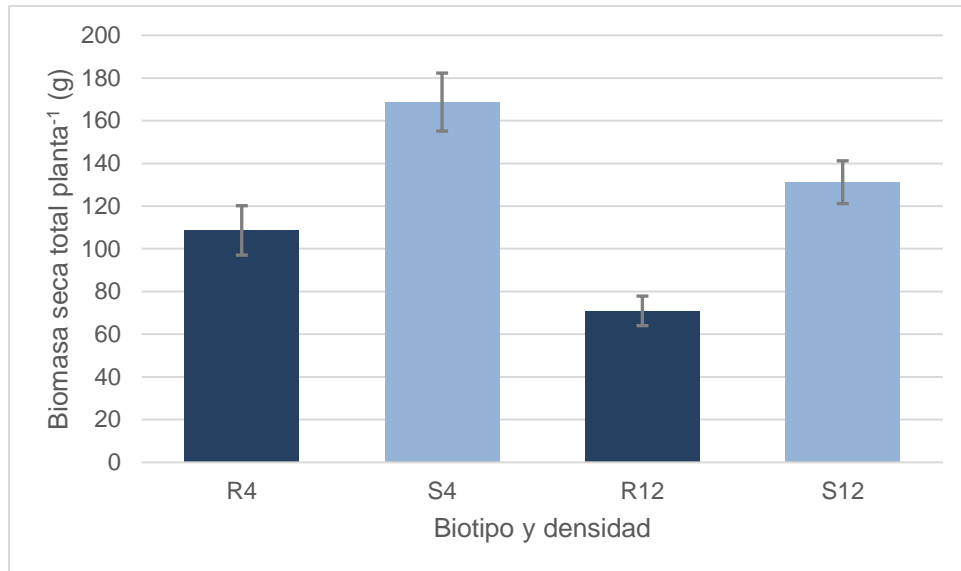


Figura 1. Biomasa seca aérea total por planta en individuos de *Raphanus sativus* (nabón) resistentes a herbicidas AHAS (R) y su contraparte susceptible (S), criadas en condiciones de interferencia con trigo, a dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m⁻². Los datos son promedio de dos estaciones de crecimiento.

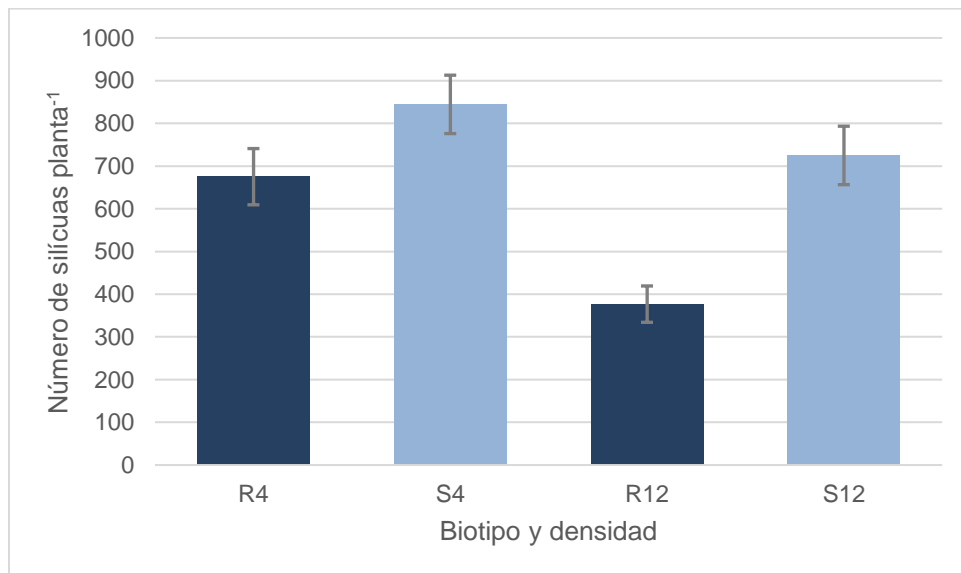


Figura 2. Número de silicuas por planta en individuos de *Raphanus sativus* (nabón) resistentes a herbicidas AHAS (R) y su contraparte susceptible (S), criadas en condiciones de interferencia con trigo, a dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m⁻². Los datos son promedios de dos estaciones de crecimiento.

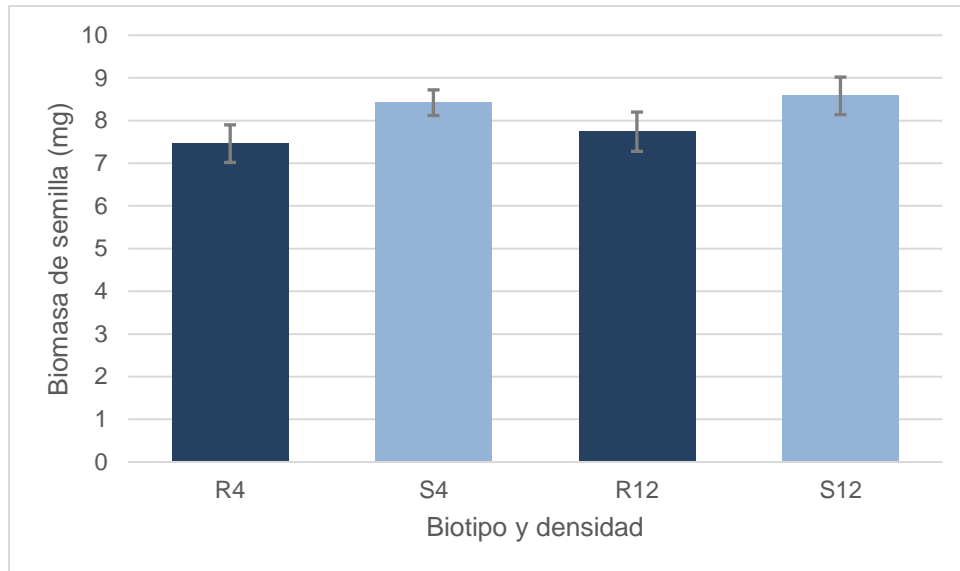


Figura 3. Biomasa de semilla en individuos de *Raphanus sativus* (nabón) resistentes a herbicidas AHAS (R) y su contraparte susceptible (S), criadas en condiciones de interferencia con trigo, a dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m⁻². Los datos son promedios de dos estaciones de crecimiento.

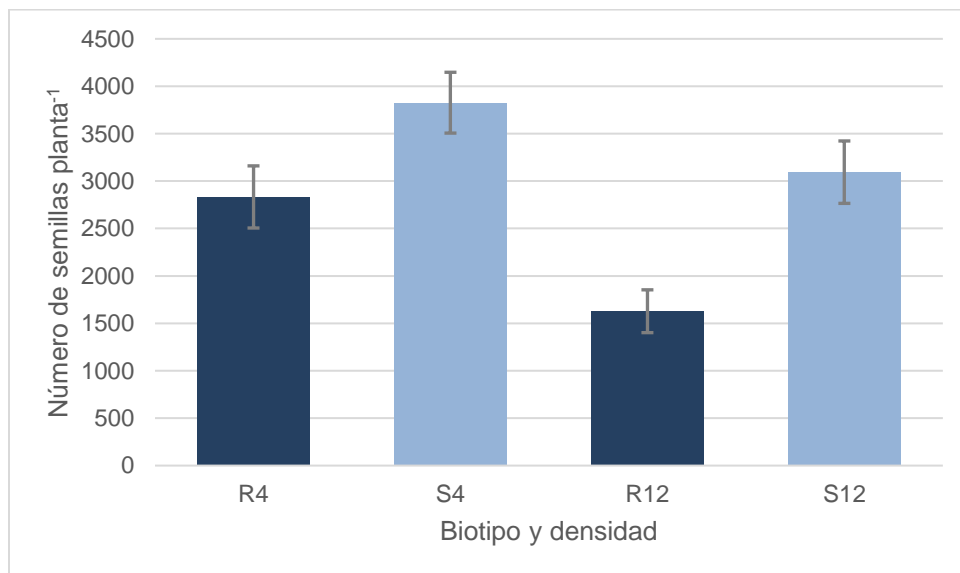


Figura 4. Número de semillas por planta en individuos de *Raphanus sativus* (nabón) resistentes a herbicidas AHAS (R) y su contraparte susceptible (S), criadas en condiciones de interferencia con trigo, a dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m⁻². Los datos son promedios de dos estaciones de crecimiento.

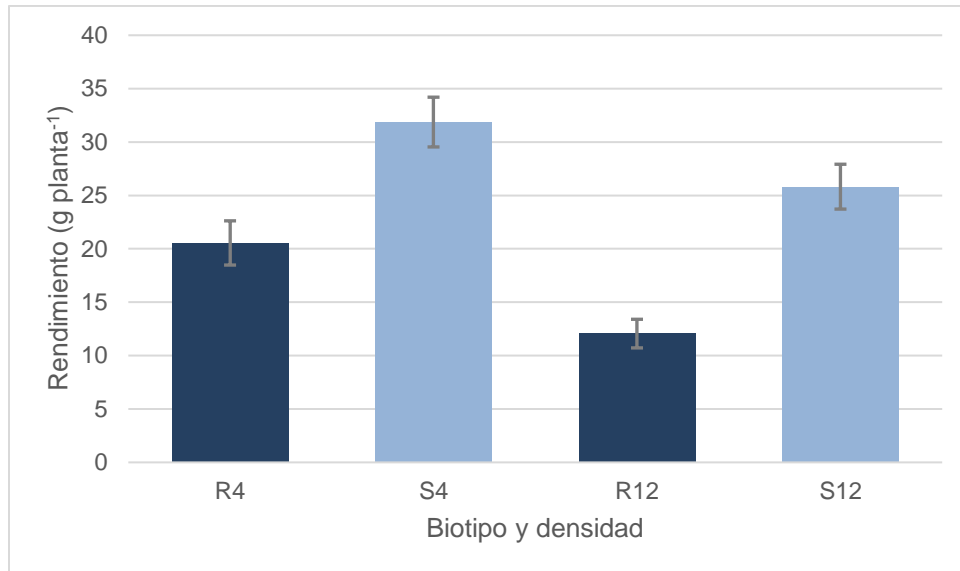


Figura 5. Rendimiento por planta en individuos de *Raphanus sativus* (nabón) resistentes a herbicidas AHAS (R) y su contraparte susceptible (S), criadas en condiciones de interferencia con trigo, a dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m⁻². Los datos son promedios de dos estaciones de crecimiento.

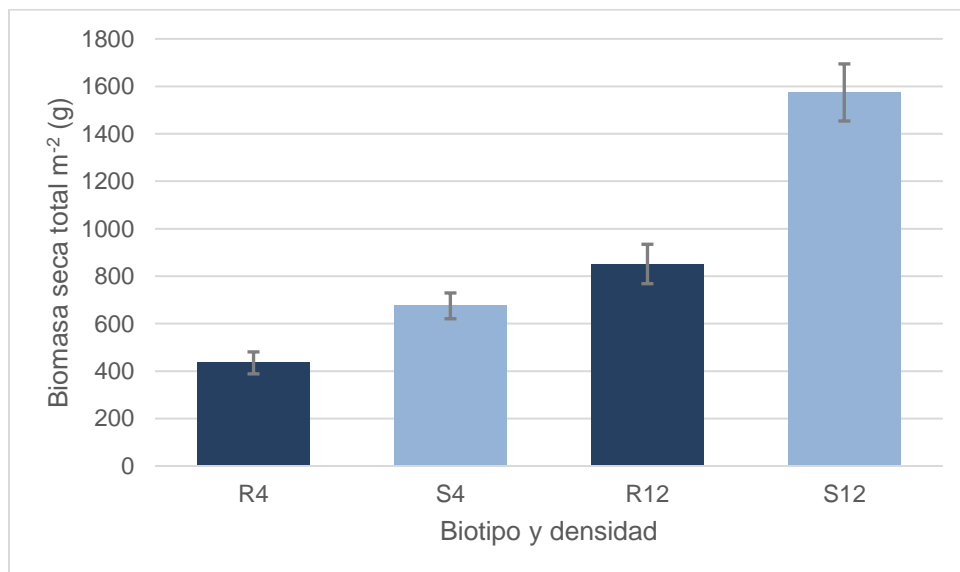


Figura 6. Biomasa seca aérea total por m² en individuos de *Raphanus sativus* (nabón) resistentes a herbicidas AHAS (R) y su contraparte susceptible (S), criadas en condiciones de interferencia con trigo, a dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m⁻². Los datos son promedios de dos estaciones de crecimiento.

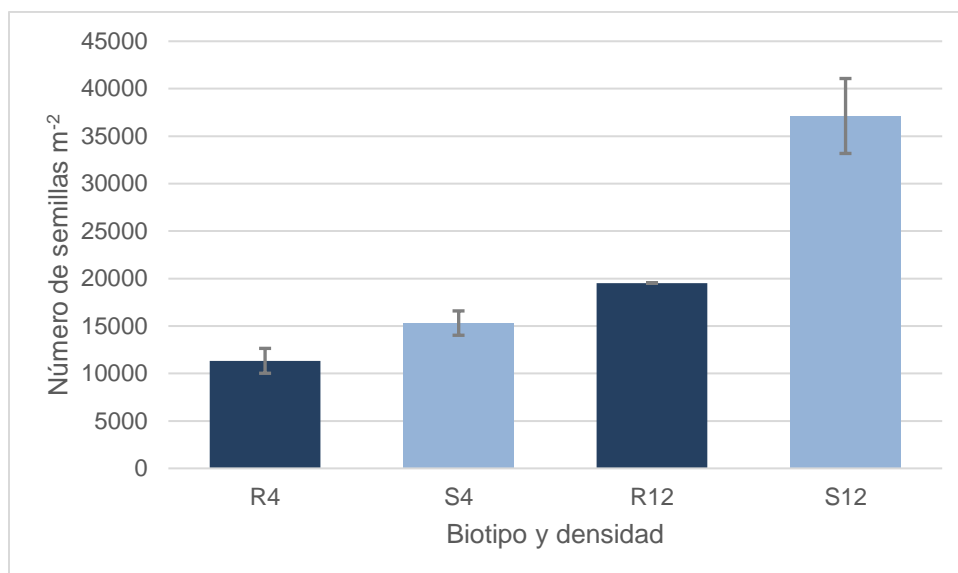


Figura 7. Número de semillas por m² en individuos de *Raphanus sativus* (nabón) resistentes a herbicidas AHAS (R) y su contraparte susceptible (S), criadas en condiciones de interferencia con trigo, a dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m⁻². Los datos son promedios de dos estaciones de crecimiento.

Tabla 3. Análisis de la varianza para la partición de biomasa aérea total en semillas, silicuas y ramas-tallos de dos biotipos de *Raphanus sativus* (nabón), resistente y susceptible a herbicidas AHAS, criados a dos densidades (4 y 12 plantas m⁻²) en condiciones de interferencia con trigo, evaluados en dos estaciones de crecimiento (ciclo corto y ciclo largo) y sus interacciones. Los efectos significativos están indicados en negrita ($p < 0,05$).

Efecto	% semillas		% silicuas		% ramas-tallos	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Ciclo (C)	20,58	0,0002	9,57	0,0055	0,96	0,3395
Bloque	0,47	0,7055	2,09	0,1317	3,03	0,0519
Densidad (D)	2,79	0,1099	4,01	0,0584	1,66	0,2112
Biotipo (B)	8,13	0,0096	2,3	0,1445	9,64	0,0054
C x D	0,22	0,6426	1,71	0,205	1,35	0,2576
C x B	3,74	0,0668	0,00	0,9774	0,94	0,3421
D x B	8,82	0,0073	1,17	0,2918	0,14	0,7133
C x D x B	0,02	0,8919	1,01	0,3269	1,32	0,2631

Tabla 4. Análisis de la varianza para la partición de biomasa aérea total en semillas de dos biotipos de *Raphanus sativus* (nabón), resistente y susceptible a herbicidas AHAS, criados a dos densidades, baja (4 plantas m⁻²) y alta (12 plantas m⁻²), en condiciones de interferencia con trigo, evaluados en dos estaciones de crecimiento (ciclo corto y ciclo largo) y su interacción. Los efectos significativos están indicados en negrita ($p < 0,05$).

Efecto	% Semillas			
	Baja		Alta	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Ciclo (C)	5,86	0,0385	15,64	0,0033
Bloque	0,1	0,96	0,87	0,49
Biotipo (B)	0,01	0,95	21,14	0,0013
C x B	1,52	0,25	2,01	0,19

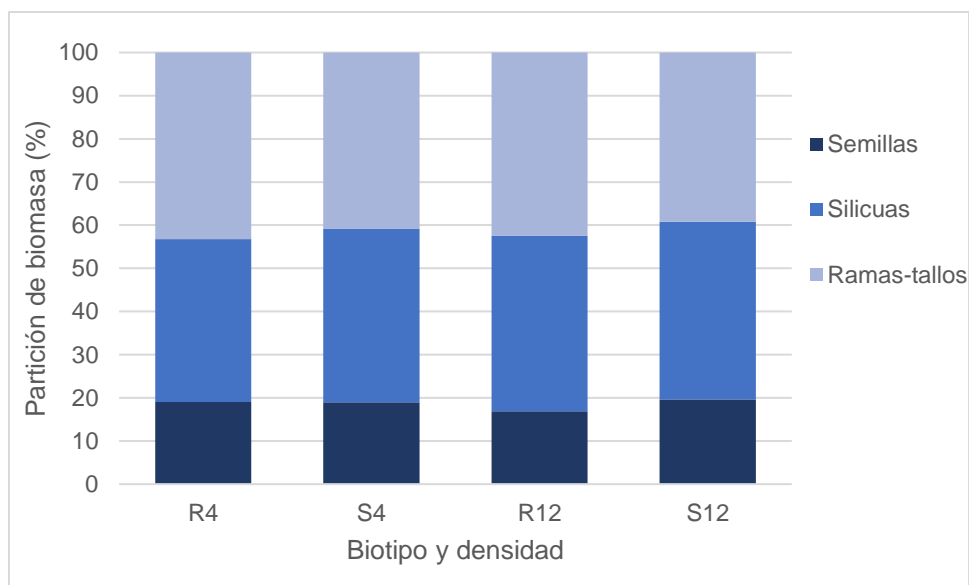


Figura 8. Partición de biomasa seca aérea total en semillas, silicuas y ramas-tallos sobre dos biotipos de *Raphanus sativus* (nabón) resistentes a herbicidas AHAS (R) y su contraparte susceptible (S), criados en condiciones de interferencia con trigo con dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m⁻².

3.2 Trigo

En ambas estaciones de crecimiento (ciclos), el rendimiento de trigo fue reducido sustancialmente a medida que incrementó la densidad de nabón. No se encontraron interacciones significativas entre ciclo y tratamiento en altura de planta, espigas por m^2 , espiguillas por espiga, granos por espiguilla y biomasa de grano de trigo en interferencia con la maleza, por lo tanto, los datos de ambos ciclos fueron agrupados (Tabla 5). La interferencia de nabón no afectó la altura de las plantas de trigo (Tabla 5); sin embargo, redujo significativamente el número de espigas por m^2 , el número de espiguillas por espiga, el número de granos por espiguilla, la biomasa de grano y el rendimiento de trigo (Figuras 9, 10, 11, 12 y 13). Los incrementos en la densidad de nabón resistente y susceptible redujeron entre 27-36 y 29-50 % las espigas por m^2 , 3-8 y 7-9 % las espiguillas por espiga, 9-20 y 16-20 % los granos por espiguilla y 7-9 y 7-9 % la biomasa de grano de trigo, respectivamente. Ello resultó en mermas en el rendimiento del cultivo de trigo entre 38-49 % a baja densidad y 54-66 % a alta densidad, resultado de la interferencia de plantas resistentes y susceptibles de nabón, respectivamente (Figura 13).

No se encontraron diferencias significativas en la interferencia causada por los biotipos resistente y susceptible a baja densidad de nabón (4 plantas m^{-2}) en espigas por m^2 , espiguillas por espiga y biomasa de grano (Figuras 9, 10, 12); sin embargo, el biotipo susceptible redujo 7 % más el número de granos por espiguilla que el biotipo resistente (Figuras 11). Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas en la interferencia causada por los biotipos resistente y susceptible a alta densidad de nabón (12 plantas m^{-2}) en espiguillas por espiga, granos por espiguilla y biomasa de grano (Figuras 10, 11 y 12); sin embargo, el biotipo susceptible redujo 14% más el número de espigas por m^2 que el biotipo resistente (Figuras 9). Esto resultó en 11 % y 12 % mayores pérdidas de rendimiento de trigo debido a la interferencia de nabón susceptible, respecto al resistente, a baja y alta densidad de maleza, respectivamente (Figura 13).

Tabla 5. Análisis de la varianza para los componentes del rendimiento y el rendimiento del cultivo de *Triticum aestivum* (trigo) bajo la interferencia de dos biotipos de *Raphanus sativus* (nabón), resistente y susceptible a herbicidas AHAS, y dos densidades (4 y 12 plantas m⁻²), evaluados en dos estaciones de crecimiento del cultivo (ciclo corto y ciclo largo), y su interacción. Los efectos significativos están indicados en negrita ($p < 0,05$).

Efecto	Altura		Espigas m ⁻²		Espiguilla espiga ⁻¹		Granos espiguilla ⁻¹		Biomasa de grano		Rendimiento	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Ciclo (C)	3,43	0,07	13,65	0,0010	1,48	0,23	3,55	0,07	30,89	<0,0001	1,62	0,21
Bloque (ciclo)	0,55	0,70	0,29	0,88	0,21	0,93	0,48	0,75	0,11	0,98	0,07	0,99
Tratamiento (T)	1,66	0,19	36,72	<0,0001	8,07	0,0002	25,79	<0,0001	4,13	0,0097	54,65	<0,0001
C x T	1,75	0,17	1,08	0,39	1,38	0,27	1,30	0,30	2,04	0,12	1,60	0,20

Tratamiento (T) comprende el efecto biotipo y densidad.

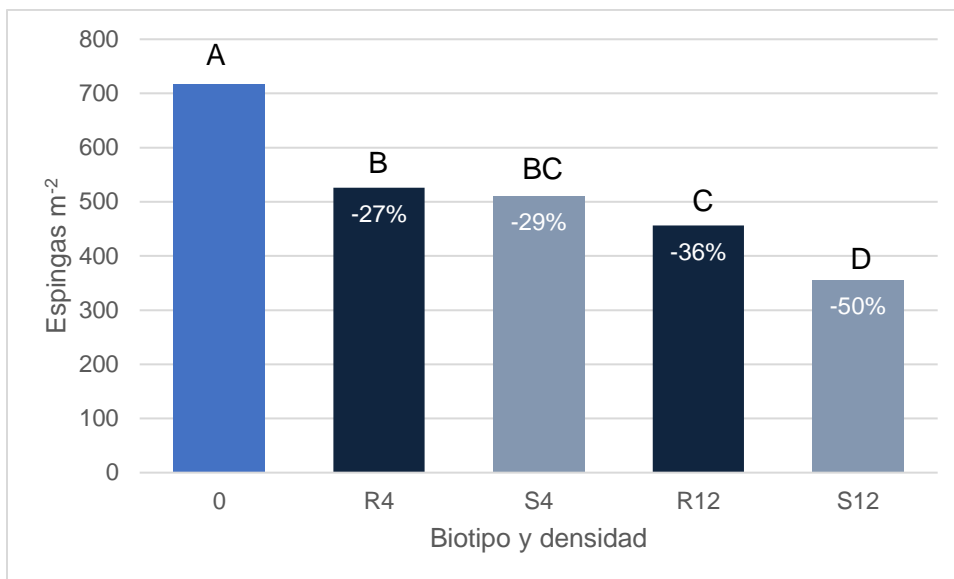


Figura 9. Espigas por m² de *Triticum aestivum* (trigo) bajo la interferencia de dos biotipos de *Raphanus sativus* (nabón), resistente (R) y susceptible (S) a herbicidas AHAS, y dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m⁻². Las distintas letras muestran diferencias significativas para la prueba de LSD de Fisher ($p < 0,05$).

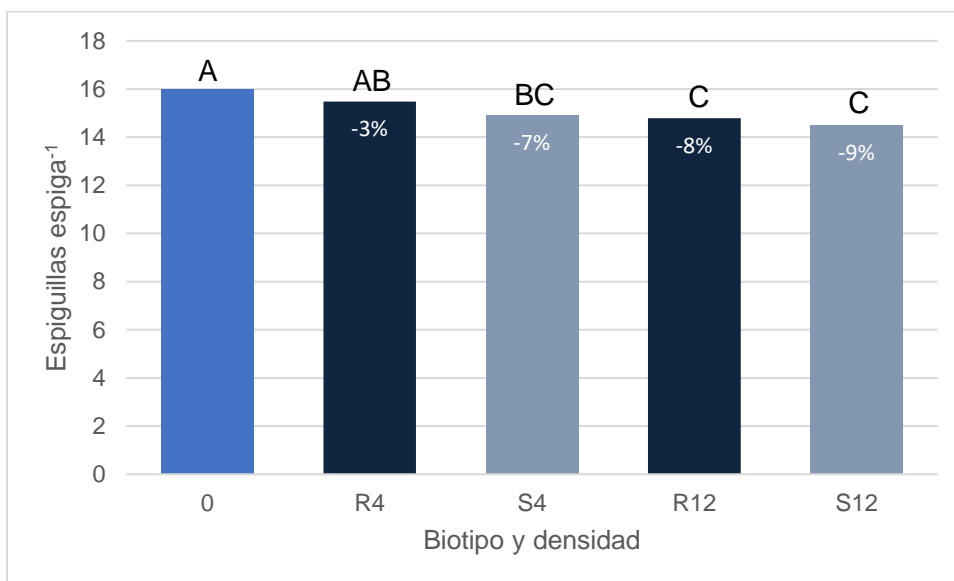


Figura 10. Espiguillas por espiga de *Triticum aestivum* (trigo) bajo la interferencia de dos biotipos de *Raphanus sativus* (nabón), resistente (R) y susceptible (S) a herbicidas AHAS, y dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas por m⁻². Las distintas letras muestran diferencias significativas para la prueba de LSD de Fisher ($p < 0,05$).

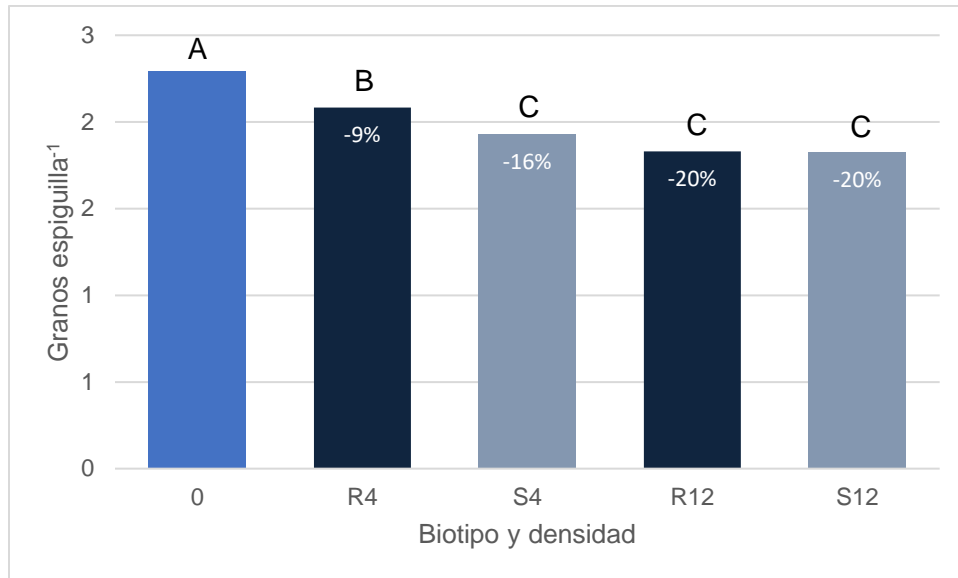


Figura 11. Granos por espiguilla de *Triticum aestivum* (trigo) bajo la interferencia de dos biotipos de *Raphanus sativus* (nabón), resistente (R) y susceptible (S) a herbicidas AHAS, y dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m⁻². Las distintas letras muestran diferencias significativas para la prueba de LSD de Fisher ($p < 0,05$).

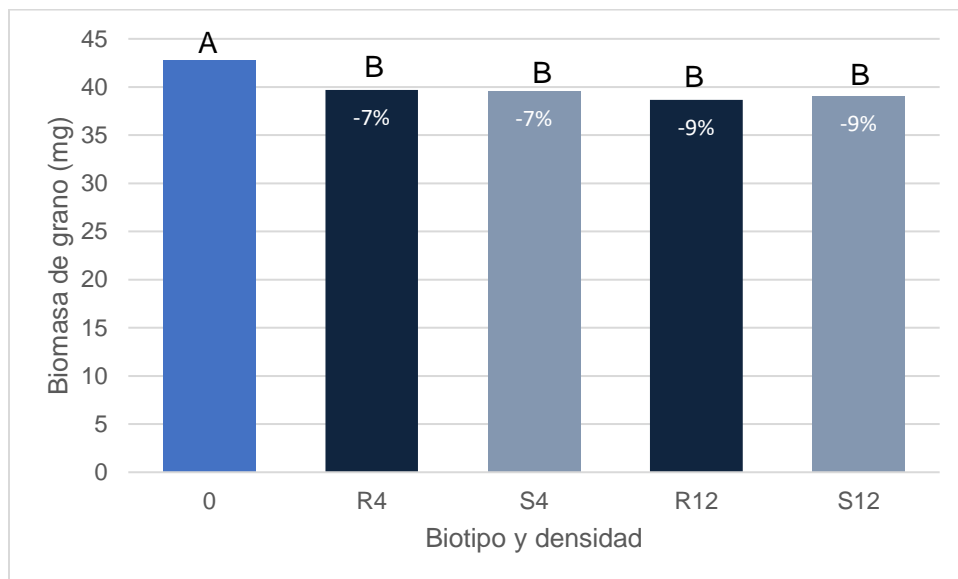


Figura 12. Biomasa de grano de *Triticum aestivum* (trigo) bajo la interferencia de dos biotipos de *Raphanus sativus* (nabón), resistente (R) y susceptible (S) a herbicidas AHAS, y dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m⁻². Las distintas letras muestran diferencias significativas para la prueba de LSD de Fisher ($p < 0,05$).

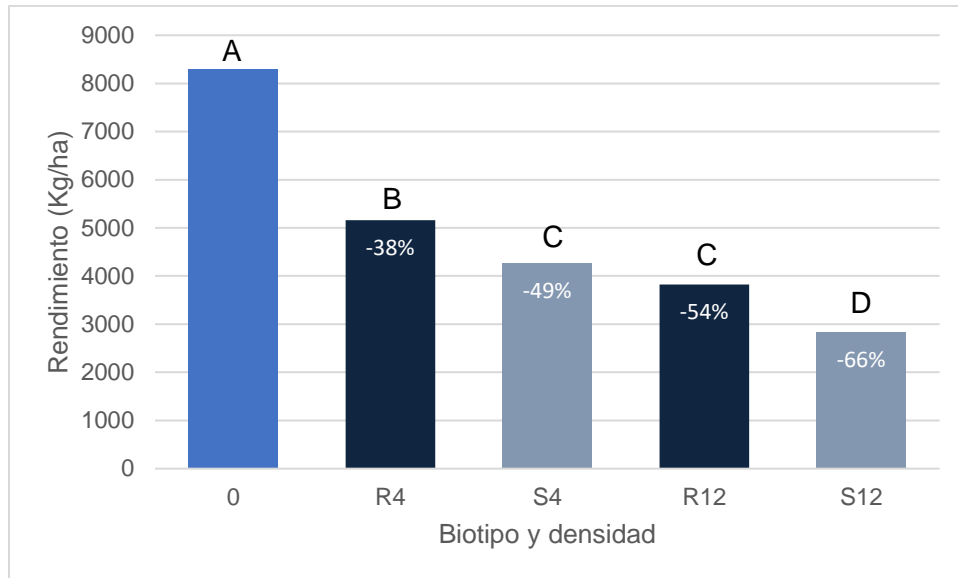


Figura 13. Rendimiento de *Triticum aestivum* (trigo) bajo la interferencia de dos biotipos de *Raphanus sativus* (nabón), resistente (R) y susceptible (S) a herbicidas AHAS, y dos densidades de nabón, 4 y 12 plantas m⁻². Las distintas letras muestran diferencias significativas para la prueba de LSD de Fisher ($p < 0,05$).

4. Discusión

Los resultados del presente trabajo revelaron que el biotipo resistente mostró menor producción de biomasa seca aérea, número de silicuas y semillas, biomasa de semilla y rendimiento que el biotipo susceptible, y que la interferencia de ambos biotipos de nabón generó reducciones en el número de espigas por m², número de espiguillas por espiga, número de granos por espiguilla, biomasa de granos y rendimiento del cultivo de trigo. El biotipo susceptible generó mayores pérdidas de rendimiento del cultivo que el resistente.

Los costos sobre la biología reproductiva encontrados en este estudio fueron levemente superiores a los encontrados en condiciones de baja interferencia intraespecífica (Vercellino *et al.*, 2018). El mecanismo fisiológico responsable del costo biológico encontrado probablemente este asociado a la menor actividad de la enzima AHAS en los individuos resistentes respecto a los susceptibles encontrado por Vercellino *et al.* (2018). De manera similar, la mutación Trp-574-Leu mostró fuertes efectos pleiotrópicos sobre la morfología y anatomía de las hojas en *Amaranthus powellii*, que resultó en una reducción significativa en el crecimiento vegetativo y los caracteres reproductivos (Tardif *et al.*, 2006). Esta modificación de la morfología de las hojas podría haber ocurrido debido a que la mutación Trp-574-Leu interfiere con la expresión normal de las hojas en desarrollo de las plantas C4 (Tardif *et al.*, 2006). No obstante, *R. sativus* es una especie C3 y hasta el momento no existe evidencia de que la mutación Trp-574-Leu afecte la expresión del desarrollo foliar.

La mayor producción de biomasa seca aérea en los individuos susceptibles (Figura 6) resultó en mayor interferencia sobre los componentes del rendimiento y el rendimiento del cultivo de trigo, respecto a los individuos resistentes (Figuras 9, 10, 11, 12 y 13), siendo el número de espigas por m² el componente más afectado (Figura 9). La interferencia de plantas resistentes y susceptibles provocaron mermas en el cultivo de trigo de 38 y 49 % a baja densidad y 54 y 66 % a alta densidad, respectivamente (Figura 13). Resultados similares fueron encontrados por Eslami *et al.* (2006) y Hashem y Wilkins (2002) en *Raphanus raphanistrum*, aunque ellos

utilizaron un amplio rango de densidades de maleza (0 a > 60 plantas m⁻²), lo que podría indicar que el nabón es más competitivo que el pariente silvestre *R. raphanistrum*, una de las malezas más problemáticas a nivel mundial (Snow y Campbell, 2005). Debido a que la altura de nabón es superior a la de trigo, la interferencia de nabón podría provocar pérdidas indirectas del rendimiento y/o calidad del cultivo al interferir en las labores de cosecha debido al incremento en la humedad y el volumen vegetal que pasa a través del sistema de trilla de las cosechadoras, con la posibilidad de incrementar la presencia de materias extrañas o de semillas de maleza en los granos cosechados.

Los resultados del presente estudio mostraron mayor producción de semillas en las plantas susceptibles, con valores entre 15.000 y 37.000 semillas por m², respecto a las resistentes, con valores entre 11.000 y 19.500 semillas por m² (Figura 7). Las semillas de nabón no mostraron dormición primaria, pero tienen requerimientos de luz para germinar y se encuentran dentro de silicuas indehiscentes, que pueden retrasar, escalonar y/o dispersar la germinación de una cohorte durante un período de tiempo prolongado (Vercellino *et al.*, 2019). Estas características podrían dificultar el manejo del banco de semillas en el suelo por falta de sincronización en la germinación, convirtiéndola en una especie de difícil control. Sin embargo, el nabón presenta alta retención de semillas a la madurez (es decir, las silicuas indehiscentes permanecen firmemente adheridas a la planta madre) (Snow y Campbell, 2005), que podría ayudar a manejar esta maleza a través de técnicas de captura y destrucción de semillas durante la cosecha (Walsh *et al.* 2013).

El nabón es una especie de polinización cruzada obligada (Snow y Campbell, 2005) y el alelo Trp-574-Leu de resistencia a AHAS es dominante (Yu y Powles, 2014), dos características que podrían incrementar la frecuencia del alelo resistente en una población. A pesar de esto, en este estudio se demostró que la mutación de resistencia a AHAS Trp-574-Leu está asociada a un costo sobre la biología reproductiva de nabón en ambientes con interferencia con cultivos, por lo tanto, en ausencia de presión de selección por herbicidas se esperaría una reducción de la frecuencia de los individuos resistentes, siendo más aptos los individuos

susceptibles en este ambiente. Debido al tipo de polinización que presenta la maleza, la cual puede ser facilitada por insectos, el flujo de genes entre poblaciones resistentes y susceptibles podría modificar la dinámica de los alelos resistentes. Por ello, es importante tener en cuenta los bordes del lote o banquinas, que al actuar como posible refugio de malezas susceptibles podrían generar un efecto de dilución en la frecuencia de los alelos de resistencia y de esta forma retrasar la evolución de la resistencia a los herbicidas. Sin embargo, no se pudo asegurar completamente que el efecto en la aptitud biológica de *R. sativus* este dada solo por la mutación estudiada, es decir que en los ambientes agrícolas además de la selección de malezas por resistencia a herbicidas podría darse la selección por alguna de las prácticas agrícolas llevadas a cabo en el mismo, pudiendo otorgarle ciertas ventajas al biotipo resistente sobre el biotipo susceptible, ya que este último no tendría ese tipo de selección por recolectarse del borde del lote. También, se debe tener en cuenta que, al evaluarse una sola población de la maleza no deberían generalizarse los resultados obtenidos en el presente trabajo.

5. Conclusión

El biotipo resistente generó menor biomasa aérea total, silicuas, semillas, biomasa de semillas y rendimiento por planta, respecto al biotipo susceptible, en ambas densidades de maleza. Estas diferencias revelan que la mutación Trp-574-Leu impone un costo biológico sobre los caracteres reproductivos de nabón en condiciones de competencia con trigo, de modo que la de la hipótesis planteada es rechazada. Este costo de resistencia podría reducir la frecuencia de los alelos resistentes y la velocidad de propagación de las poblaciones resistentes en ambientes sin selección por herbicidas.

La interferencia de nabón resultó en efectos negativos sobre los componentes del rendimiento, por lo tanto, la interferencia de nabón susceptible resultó en 11 y 12 % mayor pérdida de rendimiento, respecto al resistente, a baja y alta densidad de maleza, respectivamente. Debido a que el rendimiento de trigo se redujo por la interferencia de *R. sativus* y el efecto fue mayor con el aumento de la densidad de nabón, la segunda hipótesis planteada es aceptada. Esta información sería útil para diseñar estrategias de manejo para minimizar la evolución de las poblaciones resistentes a herbicidas.

Bibliografía

AAPRESID. 2019. Mapas de malezas. Online. Viernes 3 de julio de 2020. Disponible en: www.aapresid.org.ar

Bajwa A. A. 2014. Sustainable weed management in conservation agricultura. *Crop Protection*. 65:105-113.

Di Rienzo J. A., Casanoves F., Balzarini M. G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C. W. InfoStat versión 2020. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Disponible en: www.infostat.com.ar

Duggleby R., McCourt J. y Guddat L. W. 2008. Structure and mechanism of inhibition of plant acetohydroxyacid synthase. *Plant Physiology and Biochemistry*. 46:309-324.

Eslami S. V., Gill G. S., Bellotti B. y McDonald G. 2006. Wild radish (*Raphanus raphanistrum*) interference in wheat. *Weed Science*. 54:749-756.

Fernández O. A., Leguizamón E. S. y Acciaresi H. A. 2014. Capítulo 1: Definiciones: Visión y enfoque. En: Fernández O. A., Leguizamón E. S. y Acciaresi H. A. *Malezas e invasoras de la Argentina. Tomo 1: ecología y manejo*. Ed. EdiUNS. Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina. Pp. 3-24.

Hashem A. y Wilkins N. 2002. Competitiveness and persistence of wild radish (*Raphanus raphanistrum L.*) in a wheat-lupin rotation. Thirteenth Australian Weeds Conference. Pp. 712-715.

Heap, I. 2020. The International Survey of Herbicide Resistant Weeds. Online. Viernes 3 de julio de 2020. Disponible en: www.weedscience.org

Keshtkar E., Abdolshahi R., Sasanfar H., Zand E., Beffa R., Dayan F. E. y Kudsk P. 2019. Assessing fitness costs from a herbicide-resistance management perspective: a review and insight. *Weed Science*. 67:137-148.

Pandolfo C. E., Presotto A., Poverene M. y Cantamutto M. 2013. Limited occurrence of resistant radish (*Raphanus sativus*) to AHAS-inhibiting herbicides in Argentina. *Planta Daninha*. 31:657-666.

Pandolfo C. E., Presotto A., Moreno F., Dossou I., Migasso J. P., Sakima E *et al.* 2016. Broad resistance to acetohydroxyacid-synthase-inhibiting herbicides in feral radish (*Raphanus sativus* L.) populations from Argentina. *Pest Management Science*. 72:354-361.

Pandolfo C., Presotto A. y Cantamutto M. 2018. *Raphanus sativus* L., *Raphanus raphanistrum* L. En: Fernández O. A., Leguizamón E. S. y Acciaresi H. A. *Malezas e invasoras de la Argentina*. Ed. EdiUNS. Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina. Tomo 3: Historia y biología. Pp. 625-633.

Scursoni J. A., Gigón R., Martín A. N., Vigna M., Leguizamón E.S., Istilart C. *et al.* 2014. Changes in weed communities of spring wheat crops of Buenos Aires Province of Argentina. *Weed Science*. 62:51-62.

Snow A. y Campbell L. 2005. Can feral radishes become weeds? En: *Crop ferality and volunteerism: a threat to food security in the transgenic era?* Ed. Gressel J. T. y Francis, B. R. FL. pp. 193-207.

Swanton C. J., Nkoa R. y Blackshaw R. E. 2015. Experimental methods for crop-weed competition studies. *Weed Science*. 63:2-11.

Tardif F. J., Rajcan I. y Costea M. 2006. A mutation in the herbicide target site acetohydroxyacid synthase produces morphological and structural alterations and reduces fitness in *Amaranthus powellii*. *New Phytologist*. 169:251-264.

Varanasi A., Vara Prasad P. V. y Jugulam M. 2016. Impact of climate change factors on weeds and herbicide efficacy. *Advances in Agronomy*. 135:107-146.

Vercellino R. B., Pandolfo C. E., Breccia G., Cantamutto M. y Presotto A. 2018. AHAS Trp-574-Leu substitution in *Raphanus sativus* L.: screening, enzyme activity and fitness cost. *Pest Management Science*. 74:1600-1607.

Vercellino R. B., Pandolfo C. E., Cerrota A., Cantamutto M. y Presotto A. 2019. The roles of light and pericarp on seed dormancy and germination in feral *Raphanus sativus* (Brassicaceae). *Weed Research*. 59:396-406.

Vila-Aiub M. M., Neve P. y Powles S. B. 2009. Fitness costs associated with evolved herbicide resistance alleles in plants. *New Phytologist*. 184:751-767.

Walsh M., Newman P. y Powles S. 2013. Targeting weed seeds in-crop: a new weed control paradigm for global agriculture. *Weed Technology*. 27:431-436.

Yu Q. y Powles S. B. 2014. Resistance to AHAS inhibitor herbicides: current understanding. *Pest Management Science*. 70:1340-1350.

Zadoks J. C., Chang T. T. y Konzak C. F. 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*. 14:415-421.