

Trabajo de intensificación

Efecto del ambiente de selección sobre la aptitud biológica de híbridos cultivo-maleza en *Raphanus sativus*.

María Paz Fontana



Tutor: Ing. Agr. (Dr.) Boris Vercellino.

Consejeros: Ing. Agr. (Dr.) Alejandro Presotto.

Ing. Agr. (Dra.) Soledad Ureta.

Asesor externo: Ing. Agr. (Dr.) Fernando Hernández



Universidad Nacional del Sur
Departamento de Agronomía
2023

Agradecimientos

Contenido

RESUMEN	4
INTRODUCCIÓN	5
Hipótesis.....	9
Objetivos.	9
MATERIALES Y MÉTODOS.....	10
RESULTADOS.....	13
DISCUSIÓN.....	22
CONCLUSIONES.....	25
BIBLIOGRAFÍA.	26
ANEXO	29

RESUMEN

Raphanus sativus (nabón) es una maleza problemática en Argentina, que está presente en al menos 20 provincias y puede encontrarse tanto en ambientes disturbados no cultivados (ambientes ruderales), como en suelos agrícolas (ambientes agrestales), invadiendo cultivos de invierno y de verano. En los últimos años, *R. sativus* cultivado (rábano), con específica al nabón, se ha comenzado a sembrar como cultivo de servicio en diversas partes del mundo, incluido Argentina. En el presente trabajo se evaluó el efecto de la hibridación bidireccional cultivo-maleza sobre la aptitud biológica de las plantas descendientes, en dos ambientes contrastantes, ruderal y agrestal (en competencia con trigo). En el campo experimental del Departamento de Agronomía, se compararon variables fenológicas, tamaño de planta, supervivencia a madurez y aptitud biológica de siete biotipos -un cultivo, dos malezas, y cuatro híbridos recíprocos cultivo-maleza-. No se encontraron diferencias significativas entre malezas y el cultivo en días a floración, lo que podría facilitar la hibridación cultivo-maleza. Todos los biotipos (malezas, cultivo e híbridos) mostraron >95% de supervivencia a madurez en ambos ambientes. En general los híbridos recíprocos, independientemente del sentido de hibridación, mostraron mayor tamaño de planta y produjeron mayor número de semillas que ambos padres en ambos ambientes contrastantes y, además, mostraron mayor tamaño de semilla que la maleza. En conclusión, la hibridación entre el cultivo y la maleza incrementaría la aptitud biológica de *R. sativus*, lo que podría generar una maleza aún más problemática, tanto en ambientes ruderales como agrestales.

INTRODUCCIÓN

Las malezas se pueden definir como plantas que causan pérdidas económicas, ocasionan daños ecológicos, resultan problemáticas tanto para la salud humana como de animales, o simplemente son indeseables en el lugar donde crecen (WSSA, 2016). Estas plantas pueden diferenciarse según su hábitat, siendo malezas agrestales -plantas que colonizan y prosperan en condiciones agrícolas dentro de los campos-, o malezas ruderales - plantas que crecen en bordes de caminos y áreas disturbadas no agrícolas- (Vercellino *et al.*, 2023). Las malezas agrestales han sido consideradas históricamente como una de las limitantes más importantes en el rendimiento y calidad de los cultivos por ser una de las principales adversidades biológicas (Papa, 2009). Causan pérdidas de rendimientos mundiales superiores a las ocasionadas por insectos o enfermedades, debido a que compiten por agua, luz y nutrientes, y son hospederas de patógenos e insectos perjudiciales, facilitando que estos agentes bióticos persistan en los agroecosistemas (Oerke, 2006). Otras problemáticas que ocasionan las malezas son el aumento en los costos de producción ya que: reducen la eficiencia de fertilizantes y agua de riego, dificultan las operaciones de cosecha, y las semillas de las malezas o pequeñas porciones de las plantas pueden contaminar la producción obtenida (Labrada y Parker, 1996). Estas plantas sobreviven en los ambientes agrícolas debido a que presentan similares características que el cultivo, sumado a la selección natural que les permite autoperpetuarse (Vercellino *et al.* 2023).

El origen o evolución de las malezas puede darse a partir de tres procesos: directamente desde las especies silvestres, a partir de especies domesticadas (endoferalidad), o a partir de la hibridación del cultivo con una especie silvestre o maleza emparentada (exoferalidad) (Vercellino *et al.*, 2023). Estos últimos dos procesos pueden generar rápidos cambios evolutivos que pueden contribuir a la rápida evolución de las malezas, ya que podrían brindarles a estos biotipos rasgos de rápida adaptación al ambiente agrícola, por ejemplo, rápido crecimiento, resistencia a herbicidas, tolerancia a estreses bióticos y/o abióticos (Vercellino *et al.*, 2023).

En general, las relaciones entre las especies domesticadas, sus malezas asociadas y los parientes silvestres involucran procesos de intercambio genético. La hibridación entre especies emparentadas parece ser un mecanismo frecuentemente asociado a la generación de variabilidad para la emergencia de las principales especies cultivadas. Para hibridar, dos especies o poblaciones deben presentar compatibilidad sexual, ser simpátricas, superponer su floración y compartir polinizadores (en caso de que la polinización sea entomófila) o estar sujeto a otros tipos de polinización. Este proceso habría conducido a la aparición de nuevas malezas (por

ejemplo, arroz maleza, girasol maleza, remolacha maleza, teosinte) y al aumento de la agresividad de algunas malezas ya existentes (por ejemplo, *Brassica rapa*, arroz maleza) (Ellstrand et al., 2010, 2013; Casquero et al., 2013; Hernández et al., 2022; Vercellino et al., 2023).

El éxito de los híbridos cultivo-maleza y su aptitud respecto a su contraparte maleza puede ser fuertemente influenciada por el ambiente (ampliamente conocido como interacción genotipo por ambiente) (Campbell y Snow, 2007, Presotto et al., 2019). Debido a esta dependencia ambiental, los resultados evolutivos de la hibridación en ambientes agrestales podrían diferir de aquellos en ambientes ruderales. La aptitud biológica de las malezas se podría incrementar por la adquisición de caracteres del cultivo en los ambientes agrícolas (Pandolfo et al., 2016b, Ureta et al., 2017, Presotto et al., 2017, Campbell y Snow, 2007). Por el contrario, la adquisición de rasgos del cultivo podría crear híbridos cultivo-maleza con baja aptitud biológica en ambientes ruderales, limitando su evolución (Hovick et al., 2012; Presotto et al., 2019, Vercellino et al., 2021b).

El rábano o rabanito (*Raphanus sativus* L., familia *Brassicaceae*) es una especie hortícola, domesticada independientemente en Europa y el este de Asia hace al menos 5000 años, también empleada como forrajera y recientemente difundida como cultivo de cobertura invernal (Snow y Campbell, 2005; Lawley et al., 2011; Bertolotto y Marzetti, 2017). Aunque la especie carece de un antecesor silvestre conocido, en diversas partes del mundo ha desarrollado biotipos invasores, que forman poblaciones extendidas, vulgarmente conocidas como “nabon” (Snow y Campbell, 2005; Costa et al., 2021; Vercellino et al., 2023). Estas poblaciones ferales han sido halladas en Europa, este de Asia, África, y en zonas templadas de América, incluyendo América del Norte y Sudamérica (Snow y Campbell, 2005; Pandolfo et al., 2018; Vercellino et al., 2023). En Estados Unidos su presencia se debe a la hibridación del rabanito cultivado con la maleza emparentada *Raphanus raphanistrum* (Snow y Campbell, 2005). En Sudamérica ha desarrollado biotipos resistentes a herbicidas inhibidores de la enzima acetohidroxiácido sintasa (AHAS, también comúnmente conocidos como inhibidores de la enzima acetolactato sintetasa (ALS)) debido a la mutación Trp574Leu (Pandolfo et al., 2016; Vercellino et al., 2018, Costa et al., 2021). *R. sativus*, tanto en sus formas cultivadas como ferales, presenta un ciclo de vida anual u ocasionalmente bianual, otoño-inverno-primaveral, es autoincompatible, de reproducción cruzada obligada, polinizada por insectos (Snow y Campbell, 2005).

En Argentina, el nabón es una maleza problemática al menos desde la década del '30 y actualmente está presente en al menos 20 provincias (Martínez-Laborde 1999; Pandolfo et al.,

2018). Está presente en ambientes disturbados no cultivados, como bordes de los alambrados banquinas y caminos vecinales, y en suelos agrícolas, invadiendo tanto cultivos de invierno como de verano, y algunos cultivos forrajeros y hortícolas (Pandolfo *et al.*, 2018; Vercellino *et al.*, 2018, 2021). Estudios han demostrado que el nabón puede reducir en gran medida el rendimiento de los cultivos de invierno, como trigo y colza, y puede afectar el rendimiento de los cultivos de verano, como girasol. Además, produce un gran aporte de semillas al banco de semillas y las mismas pueden aparecer como impurezas en los granos de cereales y oleaginosas (Vercellino *et al.*, 2021).

En el sudeste de la provincia de buenos aires, un área principalmente agrícola donde predomina ampliamente la labranza cero, con prácticas de manejo de malezas altamente dependientes de herbicidas, el nabón es una de las malezas con mayor incremento en los últimos 40 años (Scursoni *et al.*, 2014). En este área, se han encontrado las primeras poblaciones con resistencia a herbicidas inhibidores de AHAS (Pandolfo *et al.*, 2013, 2016, Vercellino *et al.*, 2018). Además, en los últimos años, se ha registrado un aumento en la presencia de *R. sativus* resistentes a inhibidores de AHAS en distintas provincias del país, incluyendo la mitad sur de la provincia de Buenos Aires y las provincias de Entre Ríos, Salta y Tucumán (Imagen 1) (AAPRESID, 2021).

En los últimos años, el rábano se ha empezado a cultivar como cultivo de servicio (también conocido como cultivo de cobertura) en diversas partes del mundo, incluido Argentina (Bertolotto y Marzetti, 2017). Estos cultivos resultan de interés en la agricultura debido a que promueven la sostenibilidad del agroecosistema. Se siembran con el objetivo de mejorar la fertilidad del suelo, el reciclado de nutrientes, prevenir la erosión hídrica y eólica, contribuir al manejo de malezas y plagas, a la vez que permiten incrementar la biodiversidad en los sistemas de producción (AAPRESID, 2021). Debido al incremento en los costos de los herbicidas y sus consecuencias ambientales, se impulsa la necesidad de encontrar alternativas que reduzcan su uso. Es así que los cultivos de servicio representan una práctica con potencial para el manejo racional de malezas con menor utilización de agroquímicos (Baigorria *et al.*, 2015).

Dentro de los cultivos de servicios podemos encontrar gramíneas, leguminosas y Brassicaceas. Dentro de estas últimas, se encuentra el nabón forrajero (*R. sativus*), nabos o colzas (*Brassica rapa* y *Brassica napus*) y las mostacillas (*Sinapsis alba* y *Brassica juncea*). En general, estas especies se las encuentra asociadas a gramíneas (por ejemplo, centeno, avena, cebada, trigo, triticale) y/o leguminosas (por ejemplo, *Vicia sativa*, *Vicia villosa* o tréboles), siendo uno de sus

aportes más significativos la mejora de la infiltración de agua debido a su importante sistema radicular (Bertolotto y Marzetti, 2017).

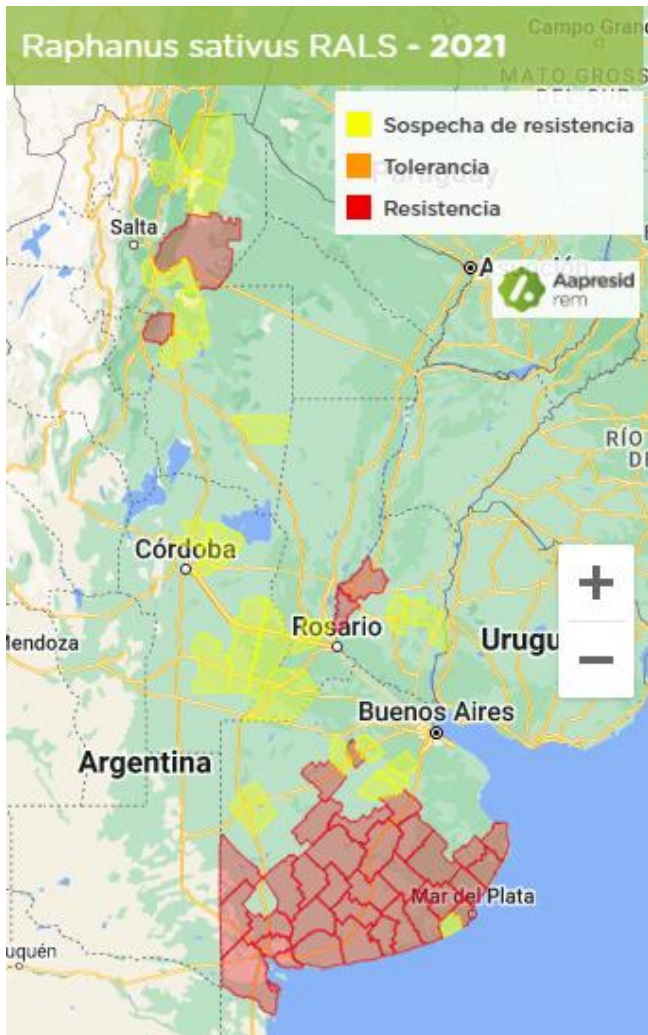


Imagen 1. Mapa de presencia de nabón resistentes a inhibidores de la enzima AHAS en Argentina.

A pesar de los múltiples beneficios, uno de los riesgos de la utilización de especies Brassicaceas como cultivo de cobertura de la Región Pampeana Argentina es la posibilidad de hibridación con sus parientes silvestres o malezas, en algunos casos pertenecientes a la misma especie. Ello tendría el potencial de generar biotipos de malezas o invasoras más problemáticas (Campbell *et al.*, 2006, Ellstrand *et al.*, 2013, Vercellino *et al.*, 2023).

Hipótesis.

La hibridación cultivo-maleza incrementa la aptitud biológica de *R. sativus*, potencialmente generando una maleza más problemática. Este efecto será mayor en ambientes agrícolas.

Objetivos.

Evaluar el efecto de la hibridación intraespecífica cultivo-maleza sobre la aptitud de *R. sativus* en diferentes ambientes generados por ambientes contrastantes (agrestal vs. ruderal).

MATERIALES Y MÉTODOS

El experimento se llevó a cabo en el campo experimental del Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Buenos Aires (38° 41' 44" S, 62° 14' 57" O).

Previo al experimento se realizaron cruzamientos recíprocos de forma manual entre *R. sativus* utilizado como cultivo de servicio (CROP; CCS 779 procedente de El Cencerro) y dos poblaciones de nabón: Pieres (de aquí en adelante "PIE") y Balcarce (de aquí en adelante "BAL"), ambas recolectadas en lotes agrícolas en cercanías a la localidad de Pieres y Balcarce, respectivamente (Pandolfo *et al.*, 2016a, Vercellino *et al.* 2018). En los cruzamientos se definieron siete biotipos: tres parentales puros (es decir, PIE, BAL y CROP), dos híbridos F1 con madre maleza y padre cultivado (es decir, PIE x CROP, BAL x CROP) y dos híbridos F1 con madre cultivada y padre maleza (es decir, CROP x BAL y CROP x PIE).

Las semillas de los siete biotipos fueron sembradas en bandejas multi-celdas, criadas en invernáculo en condiciones controladas de luz y temperatura, con riego automático diario. En el estadio fenológico de 2-3 hojas se llevaron al campo experimental para su trasplante.

Se realizó un diseño de parcela dividida con dos ambientes, y 8 bloques completos al azar. El efecto principal fue el ambiente (ruderal y agrestal), y la subparcela a los 7 biotipos + un control. Cada parcela estuvo compuesta por 5 plantas de largo espaciadas a 0,3m y dos hileras de ancho espaciadas 0,6m.

El ambiente agrestal fue diseñado para que las plantas de rábano crezcan en competencia con trigo. El cultivo de trigo, cultivar Klein Minerva, fue sembrado a mediados de junio con una sembradora manual a una dosis de 160 plantas establecidas m⁻² (dosis de siembra común para el Sudoeste Bonaerense) en hileras espaciadas a 0,2 m. El trigo se fertilizó con 125 kg ha⁻¹ de fosfato diamónico a la siembra, 150 kg ha⁻¹ de UREA al inicio del macollaje y 150 kg ha⁻¹ de UREA en pleno macollaje. Las parcelas fueron desmalezadas manualmente durante el ciclo del cultivo con la finalidad de evaluar únicamente el efecto ejercido por *R. sativus*. En el ambiente ruderal, no se realizó aplicación de fertilizantes, ni control de malezas, enfermedades y plagas. Ambos ambientes fueron regados con riego por goteo complementario.

Para cada planta dentro de cada parcela se registró la fecha de floración (días desde emergencia a primera flor expandida), realizándose visitas diarias, y supervivencia a madurez (plantas que produjeron al menos un fruto) al final del ciclo de crecimiento. Una vez terminado el ciclo de la maleza se registró en las seis plantas centrales de cada parcela (para evitar efecto borde): altura de la planta, diámetro del tallo principal y número de ramas del tallo principal (es decir,

ramificación primaria). Luego, las plantas fueron cosechadas manualmente y colocadas en estufa a 60°C hasta llegar a peso constante. Las plantas fueron llevadas a laboratorio y pesadas para evaluar la biomasa seca aérea total por planta. Se separaron las silicuas de cada planta que fueron contadas, pesadas y trilladas manualmente o con ayuda de mortero para determinar el peso y número de semillas (Imagen 2). Se estimó el peso unitario de las semillas a través del pesaje de tres repeticiones de 100 semillas. En caso de que el número de semillas no fuera suficiente, el peso unitario de semillas se estimó dividiendo el peso total de las semillas por el número total de semillas.

En el ambiente agrestal se evaluó el rendimiento de trigo a través de la cosecha y trilla manual de cuatro repeticiones de 1 m² en el centro de cada unidad experimental. El rendimiento de trigo fue de 5190 ± 188 kg ha⁻¹.

Los datos fueron analizados utilizando modelos lineares mixtos generalizados (GLMMs) a través del software estadístico SAS (Versión Universitaria). Se analizaron los efectos de los factores experimentales sobre días a floración, supervivencia a la madurez, altura de planta a la madurez, número de ramas, diámetro del tallo, y los componentes reproductivos (es decir, biomasa seca aérea total, biomasa seca de frutos, biomasa seca de semillas, peso unitario de semillas y el número de semillas por planta). El número de semillas por planta se utilizó como variable para definir "aptitud biológica". El modelo incluyó, el efecto ambiente (ruderal y agrestal), biotipo (BAL, PIE, CROP, BAL x CROP, PIE x CROP, CROP x BAL y CROP x PIE) y la interacción ambiente por biotipo como efectos fijos, y el efecto bloque (dentro de cada biotipo) como efecto aleatorio. Luego, se agruparon los siete biotipos en cuatro grupos: MALEZA (BAL y PIE), MALEZA x CULTIVO (híbridos cultivo-maleza producidos sobre plantas maleza: BAL x CROP y PIE x CROP), CULTIVO x MALEZA (híbridos cultivo-maleza producidos sobre plantas cultivadas: CROP x BAL y CROP x PIE), y CULTIVO. Para comparar entre grupos (MALEZA, MALEZA x CULTIVO, CULTIVO x MALEZA, y CULTIVO), se crearon *a priori* seis contrastes ortogonales: (1) MALEZA vs. CULTIVO x MALEZA (2) MALEZA vs. MALEZA x CULTIVO, (3) MALEZA vs. CULTIVO, (4) CULTIVO x MALEZA vs. MALEZA x CULTIVO, (5) CULTIVO x MALEZA vs. CULTIVO, and (6) MALEZA x CULTIVO vs. CULTIVO.

Considerando que los análisis categóricos no permiten las complejas especificaciones del modelo necesarias en un análisis de un diseño de parcelas divididas, la supervivencia a madurez se analizó como una variable de respuesta continua, con base en los promedios de las plantas de rábano en cada parcela. Los datos fueron transformados utilizando la función arcoseno de raíz cuadrada previo a los análisis para cumplir con las asunciones de normalidad. El tiempo a floración solo incluyó las plantas que florecieron y, para los demás componentes, solo se incluyó

las plantas que alcanzaron a madurez. Para evitar redundancia, se realizó un análisis de correlación múltiple de Pearson entre todas las variables con PROC CORR en SAS, y para todas las comparaciones de a pares con $r > |0.9|$, solo se retuvo una variable de cada par. Luego de este filtro se retuvieron dos variables: biomasa unitaria de semillas y número de semillas. Las variables biomasa seca total, biomasa seca de frutos, número de frutos y biomasa seca de semillas, fueron transformadas por raíz cuadrada para satisfacer las asunciones de homocedasticidad y normalidad de los residuos.



Imagen 2. Izquierda: silicua de *Raphanus sativus*, derecha: semillas de *Raphanus sativus* (nabón).

RESULTADOS

Tamaño de planta

En esta sección se hace referencia a diámetro de tallo, altura de planta y número de ramas. Se encontró efecto de biotipo, ambiente e interacción entre biotipo y ambiente en las tres variables; por lo tanto, las diferencias entre biotipos en los tres rubros fueron evaluados por ambiente (Figuras 1, 2 y 3; Tabla 2). Para ambos ambientes, se encontraron diferencias significativas entre biotipos en el diámetro de tallo, altura de planta y número de ramas (Figuras 1, 2 y 3; Tabla 1).

Las malezas mostraron 25,5% y 27,3% menor diámetro de tallo que el cultivo en el ambiente ruderal y agrestal, respectivamente. Además, los híbridos mostraron 55,9% y 70,3% mayor diámetro de tallo que las malezas en el ambiente ruderal y agrestal, respectivamente, sin diferencias debido a la dirección de la hibridación (Figura 1; Tabla 1).

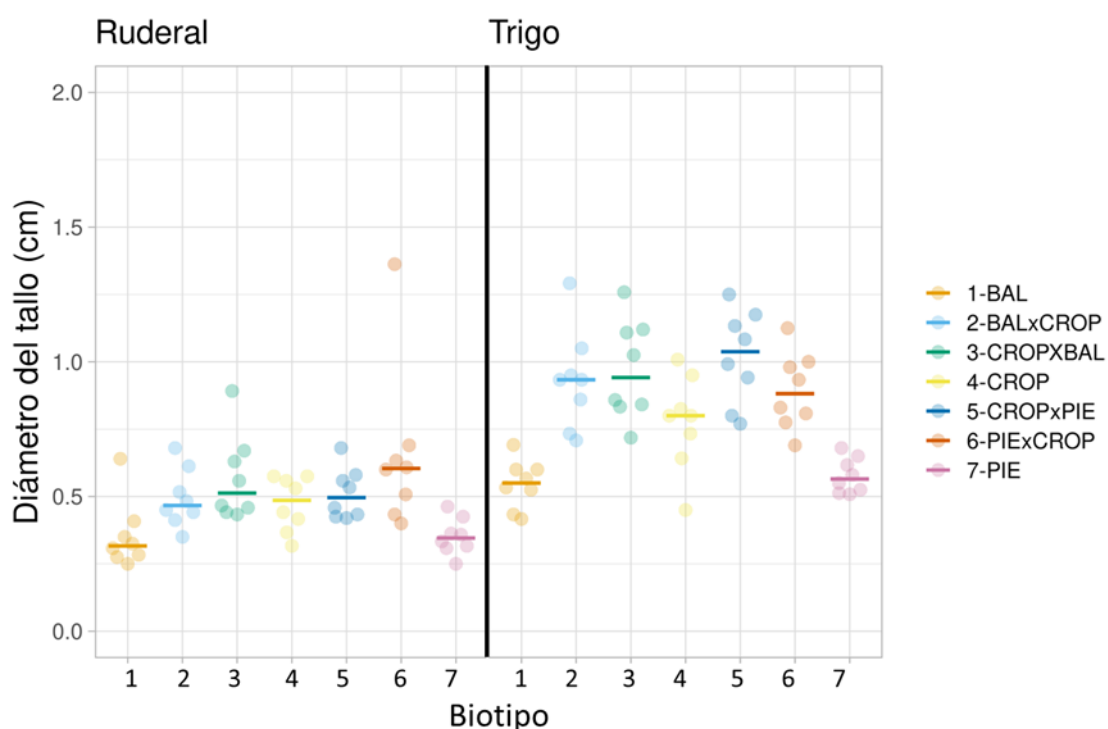


Figura 1. Diámetro del tallo de siete biotipos de *Raphanus sativus*, dos malezas (BAL y PIE), un cultivo (CROP), dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres malezas (BAL x CROP y PIE x CROP) y dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres cultivadas (CROP x BAL y CROP x PIE), en dos ambientes, ruderal (mitad izquierda de la figura) y agrestal (competencia con trigo,

mitad derecha de la figura). La línea horizontal representa la media, y los círculos representan la media de cada bloque (seis plantas).

Las plantas de malezas mostraron 22,4% menor altura que el cultivo en ambiente ruderal; sin embargo, no se encontraron diferencias en altura entre malezas y cultivo en el ambiente agrestal. Los híbridos presentaron 36,6% y 20,8% mayor altura que la maleza en los ambientes ruderal y agrestal respectivamente, sin diferencias en el sentido de la hibridación (Figura 2; Tabla 1).

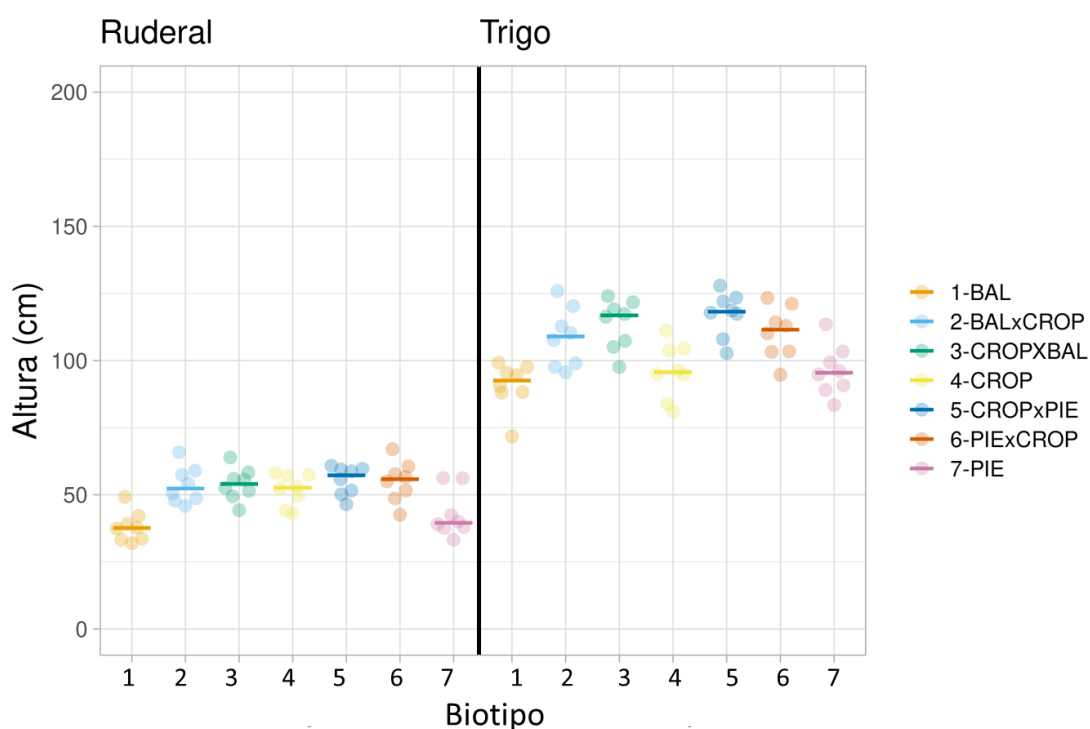


Figura 2. Altura de siete biotipos de *Raphanus sativus*, dos malezas (BAL y PIE), un cultivo (CROP), dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres malezas (BAL x CROP y PIE x CROP) y dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres cultivadas (CROP x BAL y CROP x PIE), en dos ambientes, ruderal (mitad izquierda de la figura) y agrestal (competencia con trigo, mitad derecha de la figura). La línea horizontal representa la media, y los círculos representan la media de cada bloque (seis plantas).

El número de ramas de las malezas fue 18,8% y 29,5% menor que en el cultivo para cada ambiente, ruderal y agrestal, respectivamente. Además, los híbridos mostraron 58,3% y 87,5% mayor número de ramas que las malezas, en ambos ambientes ruderal y agrestal, respectivamente, sin diferencias en el sentido de la hibridación (Figura 3; Tabla 1).

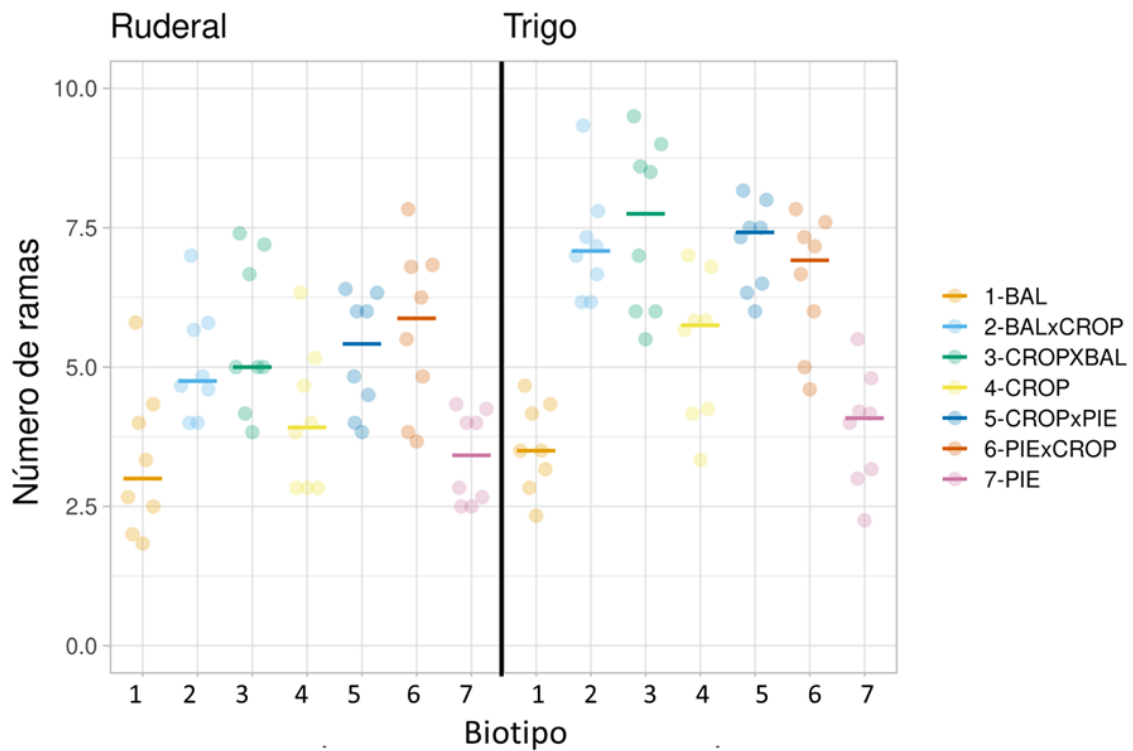


Figura 3. Numero de ramas de siete biotipos de *Raphanus sativus*, dos malezas (BAL y PIE), un cultivo (CROP), dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres malezas (BAL x CROP y PIE x CROP) y dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres cultivadas (CROP x BAL y CROP x PIE), en dos ambientes, ruderal (mitad izquierda de la figura) y agrestal (competencia con trigo, mitad derecha de la figura). La línea horizontal representa la media, y los círculos representan la media de cada bloque (seis plantas).

Días a floración

Se encontró efecto de biotipo, una leve diferencia significativa entre ambientes ($p > 0.04$), y no se encontró interacción entre biotipo y ambiente. No se encontraron diferencias en días a floración entre malezas y el cultivo. Esto podría facilitar la hibridación cultivo-maleza (Figura 4; Tabla 1 (continuación)). A pesar de que los híbridos tuvieron diferencias significativas con las malezas, estas diferencias fueron menores a 5 días y por lo tanto biológicamente insignificantes.

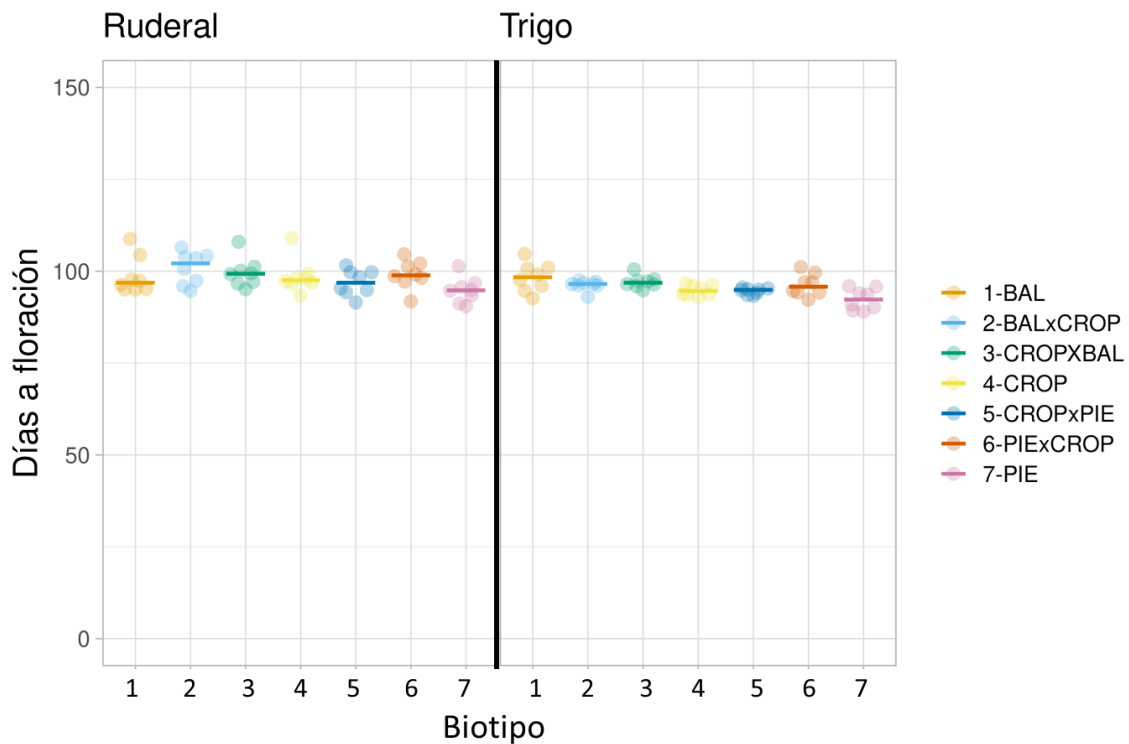


Figura 4. Días a floración de siete biotipos de *Raphanus sativus*, dos malezas (BAL y PIE), un cultivo (CROP), dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres malezas (BAL x CROP y PIE x CROP) y dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres cultivadas (CROP x BAL y CROP x PIE), en dos ambientes, ruderal (mitad izquierda de la figura) y agrestal (competencia con trigo, mitad derecha de la figura). La línea horizontal representa la media, y los círculos representan la media de cada bloque (seis plantas).

Supervivencia a madurez

No se encontró efecto de ambiente, biotipo, ni interacción entre biotipo y ambiente en la variable supervivencia a madurez. En general, se encontró >95% de supervivencia a madurez en todos los biotipos y ambientes (Figura 5; tabla 1 (continuación)).

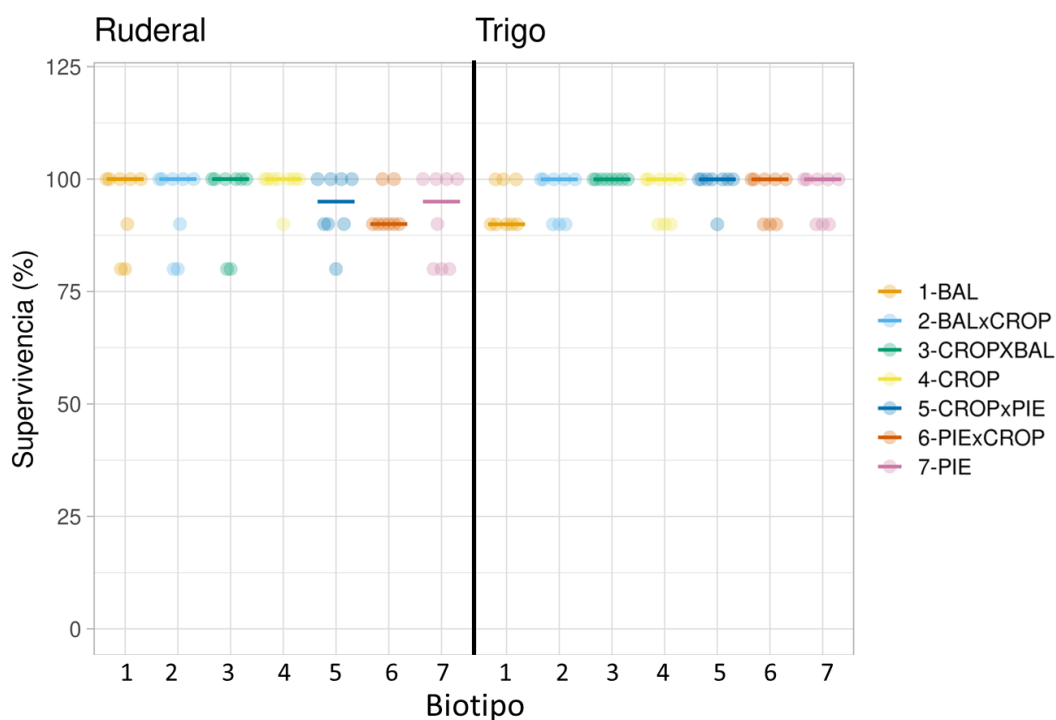


Figura 5. Supervivencia a madurez de siete biotipos de *Raphanus sativus*, dos malezas (BAL y PIE), un cultivo (CROP), dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres malezas (BAL x CROP y PIE x CROP) y dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres cultivadas (CROP x BAL y CROP x PIE), en dos ambientes, ruderal (mitad izquierda de la figura) y agrestal (competencia con trigo, mitad derecha de la figura). La línea horizontal representa la media, y los círculos representan la media de cada bloque (seis plantas).

Aptitud biológica

En el análisis de correlación de Pearson, se encontró alta correlación ($r \geq 90$) positiva para las plantas de *R. sativus* entre número de semillas y biomasa total ($r = 0,90$), biomasa de silicuas ($r = 0,91$), número de silicuas ($r = 0,91$) y biomasa de semillas ($r = 0,95$) (Tabla 2). Sin embargo, se encontró una correlación menor ($r < 0,9$) con la biomasa unitaria de las semillas (Tabla 1). Por lo tanto, retuvimos las variables biomasa unitaria de semillas y número de semillas.

En cuanto a la biomasa unitaria de las semillas, no se encontró efecto de ambiente ni interacción biotipo por ambiente; sin embargo, se encontraron diferencias entre biotipos. El cultivo mostró 33,4% mayor biomasa unitaria de semillas respecto a la maleza, y los híbridos mostraron similar peso de semillas que el cultivo, sin efectos diferenciales entre ambientes (Figura 6; Tabla 1 (continuación)).

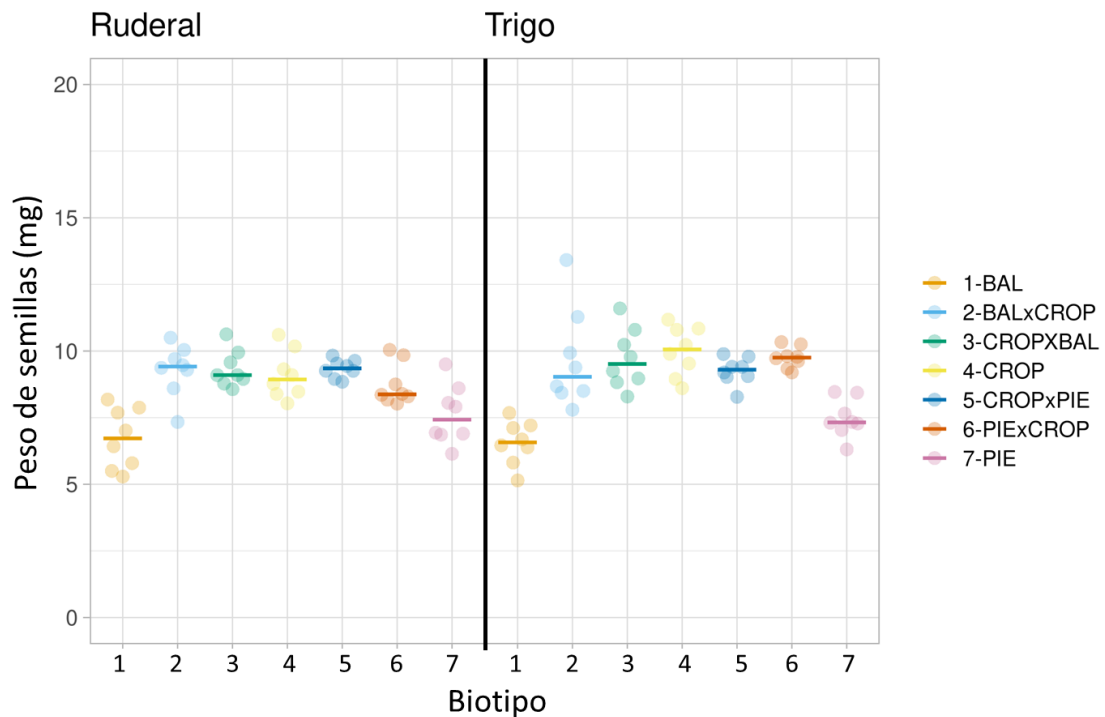


Figura 6. Peso de semillas (mg) de siete biotipos de *Raphanus sativus*, dos malezas (BAL y PIE), un cultivo (CROP), dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres malezas (BAL x CROP y PIE x CROP) y dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres cultivadas (CROP x BAL y CROP x PIE), en dos ambientes, ruderal (mitad izquierda de la figura) y agrestal (competencia con trigo, mitad derecha de la figura). La línea horizontal representa la media, y los círculos representan la media de cada bloque (seis plantas).

En cuanto al número de semillas por plantas (medida de aptitud biológica), se encontró efecto de ambiente y biotipo, pero no se encontró interacción biotipo por ambiente. Las plantas en el ambiente agrestal produjeron mayor número de semillas que el ambiente ruderal, y los híbridos produjeron 167,0% mayor número de semillas por planta que las malezas y 137,9% mayor número de semillas que el cultivo en ambos ambientes, sin deferencias debido al sentido de la hibridación (Figura 7; Tabla 1 (continuación)).

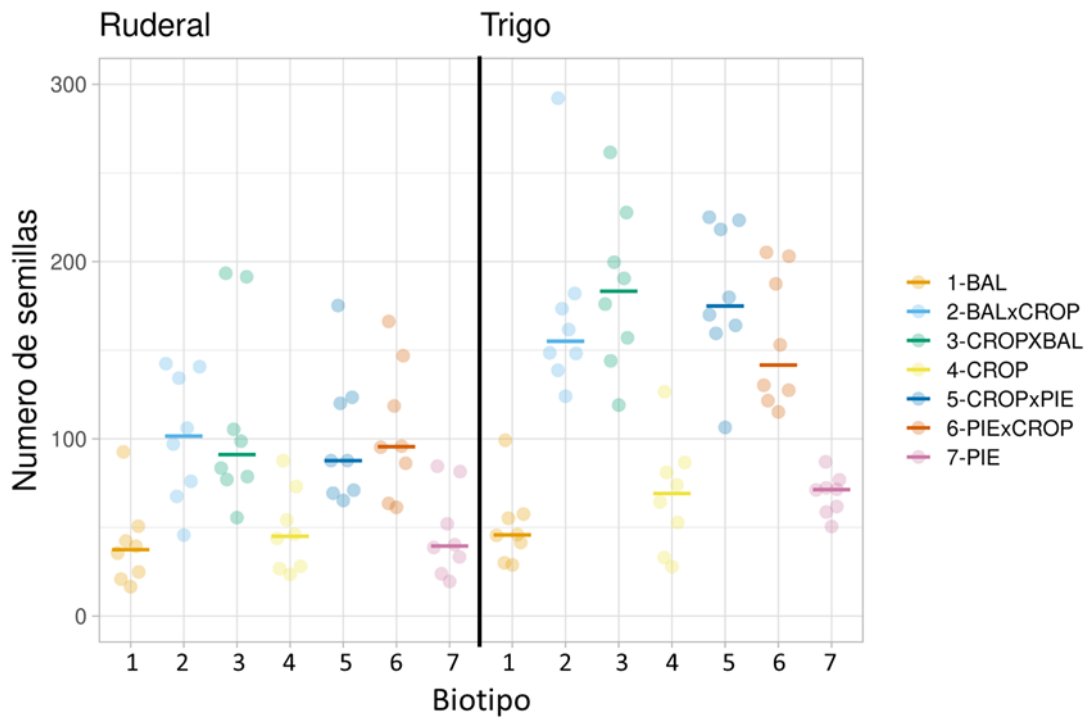


Figura 7. Número de semillas de siete biotipos de *Raphanus sativus*, dos malezas (BAL y PIE), un cultivo (CROP), dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres malezas (BAL x CROP y PIE x CROP) y dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres cultivadas (CROP x BAL y CROP x PIE), en dos ambientes, ruderal (mitad izquierda de la figura) y agrestal (competencia con trigo, mitad derecha de la figura). La línea horizontal representa la media, y los círculos representan la media de cada bloque (seis plantas).

Tabla 1. Análisis de la varianza para distintos caracteres como diámetro de tallo, altura a madurez y número de ramas para siete biotipos de *Raphanus sativus* (nabón), criados en dos ambientes (ruderal y agrestal). Los efectos significativos están indicados en **negrita** ($p < 0,05$). Las letras M y C representan a las malezas y al cultivo respectivamente.

	Diámetro de tallo						Altura madurez						Número de ramas					
			Ruderal		Agrestal				Ruderal		Agrestal				Ruderal		Agrestal	
Efectos fijos	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
- Ambiente (A)	69,06	<.0001	-	-	-	-	629	<.0001	-	-	-	-	7,45	0,0163	-	-	-	-
- Biotipo (B)	43,99	<.0001	21,18	<.0001	26,19	<.0001	35,47	<.0001	24,32	<.0001	15,84	<.0001	39,1	<.0001	17,15	<.0001	23,61	<.0001
- A x B	5,15	<.0001	-	-	-	-	2,97	0,007	-	-	-	-	2,54	0,0197	-	-	-	-
Efectos aleatorios	Z	P	Z	P	Z	P	Z	P	Z	P	Z	P	Z	P	Z	P	Z	P
- Bloque (A)	2,27	0,012	1,77	0,038	1,26	0,104	1,94	0,026	1,6	0,0549	0,74	0,2293	2,25	0,0122	1,72	0,0424	1,17	0,1205
Residuos	17,25	<.0001	12,08	<.0001	12,3	<.0001	17,24	<.0001	12,08	<.0001	12,3	<.0001	17,25	<.0001	12,08	<.0001	12,31	<.0001
Contrastes:	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
- M vs. M-C	170,3	<.0001	93,04	<.0001	91,34	<.0001	125,4	<.0001	102,34	<.0001	37,78	<.0001	152,36	<.0001	64,53	<.0001	88,77	<.0001
- M vs. C-M	221,2	<.0001	92,31	<.0001	136,29	<.0001	172	<.0001	103,42	<.0001	74,56	<.0001	186,5	<.0001	70,65	<.0001	116,6	<.0001
- M vs. C	50,69	<.0001	37,26	<.0001	21,61	<.0001	26,52	<.0001	47,72	<.0001	0,99	0,3212	24,23	<.0001	6,27	0,0128	18,37	<.0001
- C-M vs. M-C	2,43	0,12	0,11	0,739	4,26	0,04	2,84	0,092	0,07	0,7973	6,09	0,0142	1,13	0,2881	0,01	0,9052	1,72	0,1903
- C-M vs. C	26,13	<.0001	3,49	0,063	23,7	<.0001	31,91	<.0001	2,33	0,128	36,97	<.0001	40,03	<.0001	20,19	<.0001	20,39	<.0001
- M-C vs. C	14,19	0,0004	4,43	0,036	10,11	0,002	17,57	<.0001	2,92	0,0886	16,46	<.0001	28,86	<.0001	18,49	<.0001	11,79	0,0007

Tabla 1 (Continuación). Análisis de la varianza para distintos caracteres de aptitud biológica en siete biotipos de *Raphanus sativus* (nabón), criados en dos ambientes (ruderal y agrestal). Los efectos significativos están indicados en **negrita** ($p < 0,05$). Las letras M y C representan a las malezas y al cultivo respectivamente.

	Días a floración		Supervivencia a madurez		Peso unitario de semillas		Número de semillas planta ⁻¹	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Efectos fijos								
- Ambiente (A)	5,06	0,0412	2,77	0,1184	1,71	0,2119	12,35	0,003
- Biotipo (B)	11,52	<.0001	1,27	0,279	25,61	<.0001	42,83	<.0001
- A x B	1,05	0,3897	0,99	0,437	0,67	0,6756	1,73	0,1111
Efectos aleatorios	Z	P	Z	P	Z	P	Z	P
- Bloque (A)	2,34	0,0096	0	.	0,47	0,3203	2,1	0,0181
- Residuos	22,67	<.0001	7	<.0001	17,04	<.0001	17,23	<.0001
Contrastes:	F	P	F	P	F	P	F	P
- M vs. M-C	12,45	0,0004	0,1	0,7538	99,99	<.0001	144,1	<.0001
- M vs. C-M	3,87	0,0495	4,22	0,0432	102,1	<.0001	166,94	<.0001
- M vs. C	0,97	0,3261	3,05	0,0846	70,51	<.0001	0,92	0,3367
- C-M vs. M-C	2,51	0,1135	3,02	0,0858	0	0,9895	0,48	0,4889
- C-M vs. C	0,4	0,529	0	0,9453	0	0,9476	94,68	<.0001
- M-C vs. C	3,7	0,0547	2,21	0,1404	0,01	0,9393	81,77	<.0001

Tabla 2. Correlación de a pares entre biomasa seca aérea total por planta, biomasa seca de silicuas, número de silicuas, biomasa seca de semillas, biomasa unitaria de semillas y número de semillas.

	BT	BSi	NSi	BSe	BU	NSe
Biomasa seca aérea total (BT)	1	0,98	0,93	0,91	0,17	0,90
Biomasa seca de silicuas (BSi)	-	1	0,94	0,93	0,18	0,91
Número de silicuas (NSi)	-	-	1	0,88	0,09	0,91
Biomasa seca de semillas (BSe)	-	-	-	1	0,28	0,96
Biomasa unitaria de semillas (BU)	-	-	-	-	1	0,07
Número de semillas (NSe)	-	-	-	-	-	1

DISCUSIÓN

Los resultados del presente trabajo muestran que los híbridos cultivo-maleza se diferencian de las malezas y el cultivo en distintas variables, con mayor tamaño de plantas, que desencadenan en mayor biomasa seca aérea total y en mayor producción de semillas. Estos resultados se observaron en ambos ambientes, independientemente del sentido de la hibridación. Por lo tanto, la hibridación cultivo-maleza tiene el potencial de producir una maleza más agresiva, tanto en ambientes ruderales como agrestales. Además, no se encontraron diferencias en el tiempo a floración entre los biotipos, sugiriendo que la hibridación en el agroecosistema es altamente probable. Por lo tanto, este estudio destaca el riesgo de evolución de nabón luego de la hibridación con el cultivo.

En nuestro estudio tanto las malezas como el cultivo florecieron simultáneamente. El nabón es una maleza muy común, ampliamente difundida en la Región Pampeana Argentina, donde ha desarrollado resistencia a herbicidas inhibidores de AHAS (Imagen 1; Pandolfo *et al.*, 2016; Vercellino *et al.*, 2018; AAPRESID, 2021). En este área, en los últimos años se ha comenzado a cultivar *R. sativus* como cultivo de servicio, tanto en lotes de producción de semilla como de producción. Por lo tanto, debido a que la especie *R. sativus* presenta un largo período de floración (superior a 30 días) (MPF, comunicación personal) y polinización cruzada obligada facilitada por insectos (Snow y Campbell, 2005), la hibridación cultivo-maleza en este complejo es muy probable si el cultivo y la maleza crecen en simpatria. Cabe destacar que en las cruces realizadas manualmente previo a la realización de este experimento no se detectaron barreras reproductivas, resultando viables >99 % de los cruzamientos (datos no mostrados). Por esta razón, resulta importante considerar el manejo de estas malezas en zonas donde se realicen cultivos de cobertura de la misma especie. La hibridación cultivo-maleza ha ocurrido en otros complejos cultivo-maleza, por ejemplo, entre colza (*Brassica napus*) y nabo (*Brassica rapa*) (Ureta *et al.*, 2017; Pandolfo *et al.*, 2018), entre girasol cultivado y girasol silvestre (Hernández *et al.*, 2022).

Otros estudios han estimado el éxito de los híbridos cultivo-silvestre/maleza respecto a su parental silvestre/maleza (Campbell y Snow, 2007; Presotto *et al.*, 2019), y en general los híbridos presentan menor o igual aptitud biológica respecto a su parental silvestre o maleza (Campbell y Snow, 2007; Presotto *et al.*, 2019). Esto podría estar asociado a que algunos rasgos seleccionados en los cultivos durante la domesticación -por ejemplo, ausencia de dormición, retención de semillas/frutos en la planta madre a madurez y sincronización fenológica- podrían

considerarse mal adaptativos en la naturaleza (Presotto *et al.*, 2019). En cambio, en este estudio se observa mayor biomasa y número de semillas por planta en los híbridos cultivo-maleza respecto a ambos padres, en ambos ambientes. Esto posiblemente esté asociado a heterosis (es decir, vigor híbrido) de los híbridos en generaciones tempranas, la cual puede ser una condición transitoria y puede sobrestimar la probabilidad de persistencia de los genes del cultivo en las poblaciones maleza (Campbell *et al.*, 2007). Sin embargo, se espera que los híbridos entre cultivo y malezas inicialmente posean una variación genética similar o mayor que los taxones parentales no híbridos (Campbell *et al.*, 2009). Campbell *et al.* (2009) también sugiere que la hibridación cultivo-maleza puede aumentar la competitividad o la capacidad de colonización de una especie a través de la heterosis, generar nuevos fenotipos que coincidan con un nuevo ambiente más adaptado que los genotipos parentales, aumentar su aptitud y tener una mayor fecundidad en relación con los progenitores cultivados o malezas.

Implicancias de nuestros resultados

Entre los inconvenientes que podría causar el mayor tamaño de planta de los híbridos cultivo-maleza podría ser mayor consumo de recursos (agua y nutrientes) y también interferir en mayor medida en las labores, por ejemplo, al momento de la cosecha de un cultivo, cuando las plantas maduras de nabón podrían superar en altura a los cultivos de cosecha como trigo y cebada, y aumentar sustancialmente el volumen vegetal que entra al sistema de trilla de las cosechadoras, reduciendo su eficiencia y comprometiendo la calidad de los granos por contaminación con semillas de malezas y materias extrañas, reduciendo el valor del producto cosechado (Varanasi *et al.*, 2016).

Estrategias de manejo

Algunas prácticas de manejo podrían considerarse favorables para prevenir la hibridación cultivo-maleza en este complejo, por ejemplo, evitar el uso de *R. sativus* como cultivo de servicio en ambientes infestados con nabón, especialmente en áreas de producción de semilla, debido a que los híbridos cultivo-maleza podrían ser trasladados a múltiples campos de producción. Por otro lado, para prevenir el flujo de genes se recomienda, de ser posible, la elección del lote antes de realizar la siembra de *R. sativus* como cultivo de servicio, eligiendo lotes libres o con escasa presencia de crucíferas, ya que además no se podría realizar un control con herbicidas posterior a la emergencia del cultivo ya que, al ser de hoja ancha, éste también se vería afectado. Otra opción, podría ser sembrar el cultivo de servicio y finalizarlo previo a floración. Esta última práctica es válida únicamente para los lotes de producción. Por otro lado, la realización de estudios de presencia de parientes silvestres o malezas y el efecto de la hibridación cultivo-

silvestre/maleza previo a la liberación de especies cultivadas debería ser esencial para evitar efectos negativos sobre el ambiente y el agroecosistema. La comercialización de cultivos no tradicionales debe estar bajo las mismas regulaciones estrictas que los cultivos transgénicos, teniendo en cuenta esto entonces debería ser llevada a cabo con sumo cuidado la aprobación de la producción y comercialización de este cultivo, evaluando los riesgos agroecológicos y ambientales (Vercellino et al., 2023). Por último, se deberían realizar dentro de los lotes, prácticas de manejo para reducir la dispersión de las malezas establecidas, como la limpieza del equipo de cosecha y labranza, el uso de semillas certificadas libres de malezas, la cobertura de camiones de granos durante el transporte, evitar el movimiento de animales que han consumido semillas de malezas y utilizar múltiples mecanismos de acción de herbicidas con las dosis correctas (Vercellino et al., 2023; Norsworthy, 2012).

Una posible limitación de nuestro estudio es que la aptitud biológica de los híbridos cultivo-maleza podría ser influenciada por factores no evaluados en nuestro experimento, por ejemplo, dormición de las semillas y emergencia de plántulas. Sin embargo, estudios del complejo *Raphanus spp.* en Estados Unidos mostraron que el rasgo más importante que contribuye al crecimiento de las poblaciones híbridas es la fecundidad (es decir, número de semillas por planta). Por otro lado, el nabón en Argentina, al igual que el cultivo, no tiene dormición (Vercellino et al., 2019; Vercellino et al., 2022) por lo que se espera que no haya diferencias en la germinación con el cultivo; sin embargo, el efecto del fruto podría influenciar la emergencia de plántulas. Por lo tanto, futuros estudios deberían incorporar estos rasgos con la finalidad de comprender mejor el resultado de la hibridación cultivo-maleza del complejo *R. sativus* en nuestro país.

CONCLUSIONES

Nuestros resultados muestran que el cultivo y la maleza florecieron simultáneamente y no se encontraron diferencias en supervivencia a madurez entre los biotipos maleza, cultivo e híbridos. La hibridación cultivo-maleza resultó en plantas de mayor tamaño, con mayor biomasa aérea total, mayor tamaño de semillas y mayor producción de semillas que la maleza, tanto en el ambiente ruderal como en el ambiente agrestal, sin diferencias debido al sentido de hibridación. Esto podría resultar en plantas de nabón con mayor aptitud generando una maleza más problemática.

BIBLIOGRAFÍA.

- AAPRESID (Asociación Argentina de Productores en Siembra Directa). 2021. Mapa de malezas. Online. Fecha de acceso: 28 de septiembre de 2022. Disponible en: <https://www.aapresid.org.ar>.
- Baigorria T, Álvarez C, Cazorla C, Belluccini P, Aimeta B, Pegoraro V, Boccolini M, Faggioli V & Tuesca D. (2015). Cultivos de cobertura: Una alternativa sustentable para el control de malezas. XXII Congreso Latinoamericano de Malezas. I Congreso Argentino de Malezas. <http://www.asacim.com.ar/congreso/pdf/MM.EP.07BaigorriaCQ3B.pdf>.
- Bertolotto M & Marzetti M. (2017). Manejo de malezas problema. Cultivos de cobertura: Bases para su manejo en sistemas de producción. Aapresid vol. VII, 1-32.
- Campbell LG & Snow AA. (2007). Competition alters life history and increases the relative fecundity of crop-wild radish hybrids (*Raphanus* spp.). *New Phytologist*, 173(3), 648-660.
- Campbell LG, Snow AA, & Sweeney PM. (2009). When divergent life histories hybridize: insights into adaptive life-history traits in an annual weed. *New Phytologist*, 184(4), 806-818.
- 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 Crops Research* 142:95– 101.
- Costa LO, Cechin J, Rizzardi MA, Martin SL, Sauder CA & Adegas FS et al., (2021). Target-site resistance and cross-resistance to ALS-inhibiting herbicides in radish and wild radish biotypes from Brazil. *Agronomy Journal* 113: 236–249.
- Ellstrand NC, Heredia SM, Leak-Garcia JA, Heraty JM, Burger JC & Yao L et al., (2010). Crops gone wild: evolution of weeds and invasives from domesticated ancestors. *Evolutionary Applications* 3:494–504.
- Ellstrand NC, Meirmans P, Rong J, Bartsch D, Ghosh A & de Jong TJ et al., (2013) Introgression of crop alleles into wild or weedy populations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44:325–345.
- Hernández F, Vercellino RB, Pandolfo C, Mandel JR & Presotto A. (2022). Rapid evolution of seed dormancy during sunflower de-domestication. *Journal of Heredity* 113:288-297.

- Hovick SM, Campbell L G, Snow AA, & Whitney KD. (2012). Hybridization alters early life-history traits and increases plant colonization success in a novel region. *The American Naturalist*, 179(2), 192-203.
- Labrada R & Parker C. (1996). El control de malezas en el contexto del manejo integrado de plagas. *Manejo de malezas para países en desarrollo*. Estudio FAO. Producción y Protección Vegetal, 1996, vol. 120, p. 3-9.
- Lawley, YE, Weil RR & Teasdale JR. (2011). Forage radish cover crop suppresses winter annual weeds in fall and before corn planting. *Agronomy Journal* 103, 137–144.
- Martínez-Laborde J. B. (1999). Brassicaceae. *Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina II. Acanthaceae-Euphorbiaceae (Dicotyledoneae)*, 388-420.
- Norsworthy JK, Ward SM, Shaw DR, Llewellyn RS, Nichols RL, Webster TM & Barrett M. (2012). Reducing the risks of herbicide resistance: best management practices and recommendations. *Weed science*, 60(SP1), 31-62.
- Oerke EC. (2006). Crop losses to pests. *the Journal of Agricultural Science* 144:31–43.
- Pandolfo CE, Presotto A & Cantamutto M (2018). *Raphanus sativus L. - Raphanus raphanistrum L.* En: Acciari HA, Fernández OA & Leguizamón ES. Malezas e Invasoras de la Argentina. Tomo III: historia y biología, p. 625–636.
- Pandolfo CE, Presotto A, Moreno F et al. (2016a). Broad resistance to acetohydroxyacid-synthase-inhibiting herbicides in feral radish (*Raphanus sativus L.*) populations from Argentina. *Pest Management Science*. 72, 354–361.
- Pandolfo CE, Presotto A, Carbonell FT, Ureta S, Poverene M & Cantamutto M. (2016b). Transgenic glyphosate-resistant oilseed rape (*Brassica napus*) as an invasive weed in Argentina: detection, characterization, and control alternatives. *Environ Sci Pollut Res* 23:24081– 24091.
- Papa J C. (2009). Problemas actuales de malezas que pueden afectar al cultivo de soja. En: *Para mejorar la producción*. Ediciones INTA, EEA Oliveros, 42, 97-105.
- Presotto A, Hernández F & Mercer KL. (2019). Phenotypic selection under two contrasting environments in wild sunflower and its crop–wild hybrid. *Evolutionary Applications*, 12(8), 1703-1717.

- Scursoni JA, Gigón R, Martín AN, Vigna M, Leguizamón ES, Istilart C & López R. (2014). Changes in weed communities of spring wheat crops of Buenos Aires province of Argentina. *Weed Science*, 62(1), 51-62.
- Snow AA & Campbell LG (2005). Can feral radishes become weeds? En: Gressel J, Crop Fertility and Volunteerism: A Threat to Food Security in the Transgenic Era? Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL, p. 193–208.
- Ureta MS, Torres Carbonell F, Pandolfo C, Presotto AD, Cantamutto MA y Poverene M. (2017) IMI resistance associated to op-weed hybridization in a natural *Brassica rapa* population: characterization and fate. *Environmental Monitoring and Assessment* 189:101.
- Varanasi A, Vara Prasad PV & Jugulam M. (2016). Impact of climate change factors on weeds and herbicide efficacy. *Advances in Agronomy* 135:107- 146.
- Vercellino RB, Pandolfo CE, Breccia G, Cantamutto M & Presotto A. (2018). AHAS Trp574Leu substitution in *Raphanus sativus* L.: screening, enzyme activity and fitness cost. *Pest Management Science*. 74, 1600–1607.
- Vercellino RB, Pandolfo CE, Breccia G, Cantamutto M & Presotto A (2021) ¿Cuánto le cuesta al nabón (*Raphanus sativus*) ser resistente a herbicidas del grupo B/2?: Implicancias para el manejo. *Malezas* 5, 4-17.
- Vercellino RB, Hernández F, Pandolfo CE, Cantamutto M & Presotto A. (2021b) Ecological fitness cost associated with the AHAS Trp574Leu mutation in feral *Raphanus sativus*. *Weed Research* 61:210– 220.
- Vercellino RB, Hernández F, Pandolfo C, Ureta S, & Presotto A. (2023). Agricultural weeds: The contribution of domesticated species to the origin and evolution of feral weeds. *Pest Management Science*, 79(3), 922-934.
- Vercellino RB, Hernández F, Pandolfo C, Ureta S, Fanna I, Telleria S, Simian D, & Presotto A. (2022). ¿Qué rol cumplen los cultivos en la evolución de las malezas? Revista Aapresid n°208. Disponible en: <https://www.aapresid.org.ar/blog/revista-aapresid-n-208>.
- WSSA (2016). Do you have a weed, noxious weed, invasive weed or “superweed”? Simple distinctions make all the difference. Disponible en www.wssa.net/wpcontent/uploads/WSSA-Weed-Science-Definitions.pdf

ANEXO

Biomasa seca total

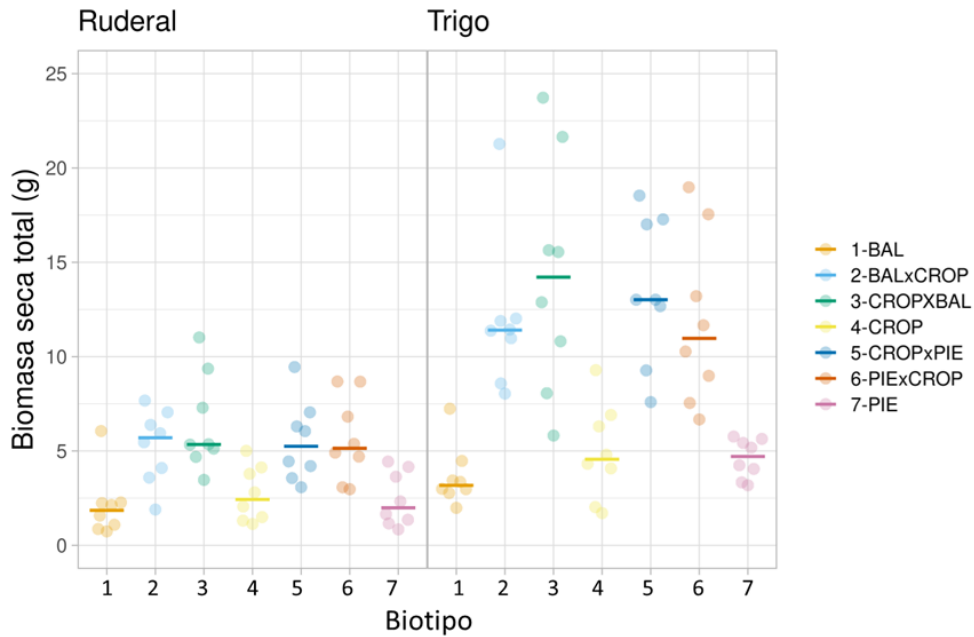


Figura 8. Biomasa seca total de siete biotipos de *Raphanus sativus*, dos malezas (BAL y PIE), un cultivo (CROP), dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres malezas (BAL x CROP y PIE x CROP) y dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres cultivadas (CROP x BAL y CROP x PIE), en dos ambientes, ruderal (mitad izquierda de la figura) y agrestal (competencia con trigo, mitad derecha de la figura). La línea horizontal representa la media, y los círculos representan la media de cada bloque (seis plantas).

Biomasa seca de frutos

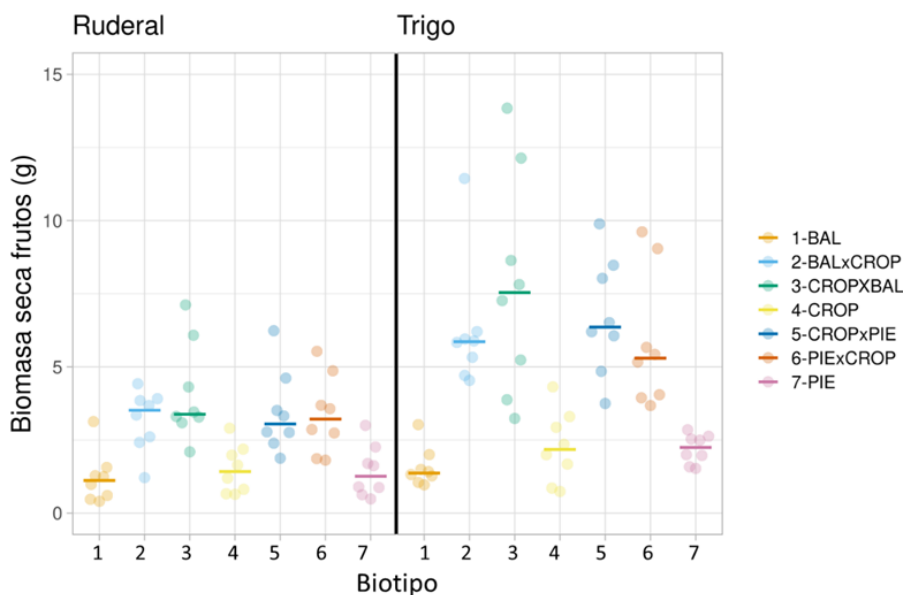


Figura 9. Biomasa seca de frutos (g) de siete biotipos de *Raphanus sativus*, dos malezas (BAL y PIE), un cultivo (CROP), dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres malezas (BAL x CROP y PIE x CROP) y dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres cultivadas (CROP x BAL y CROP x PIE), en dos ambientes, ruderal (mitad izquierda de la figura) y agrestal (competencia con trigo, mitad derecha de la figura). La línea horizontal representa la media, y los círculos representan la media de cada bloque (seis plantas).

Número de frutos

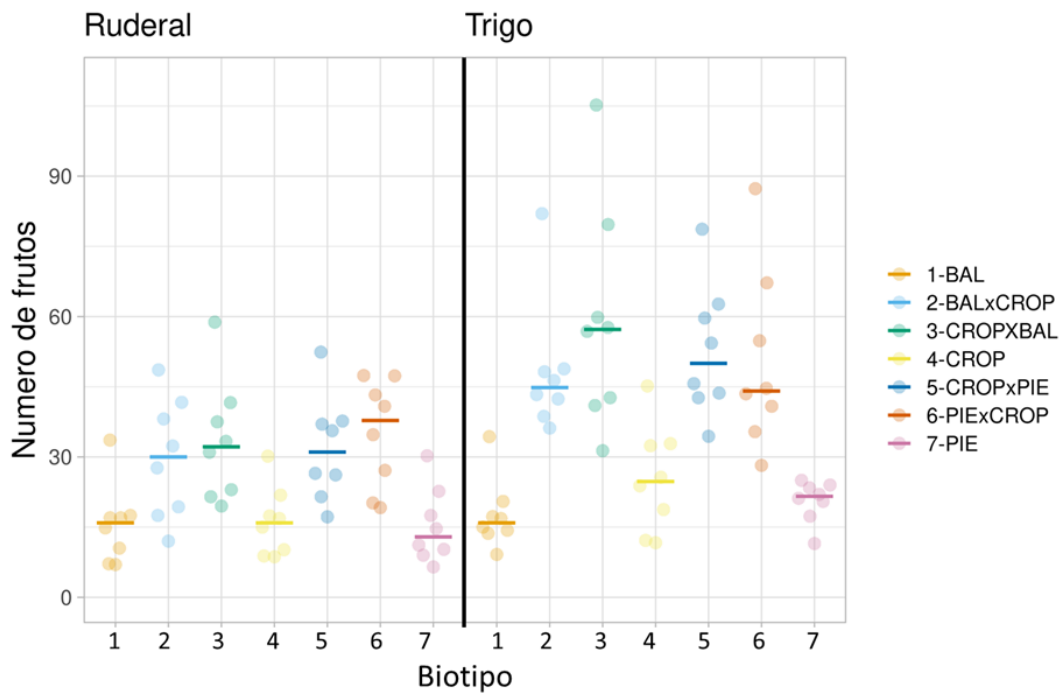


Figura 10. Número de frutos de siete biotipos de *Raphanus sativus*, dos malezas (BAL y PIE), un cultivo (CROP), dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres malezas (BAL x CROP y PIE x CROP) y dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres cultivadas (CROP x BAL y CROP x PIE), en dos ambientes, ruderal (mitad izquierda de la figura) y agrestal (competencia con trigo, mitad derecha de la figura). La línea horizontal representa la media, y los círculos representan la media de cada bloque (seis plantas).

Biomasa seca de semillas

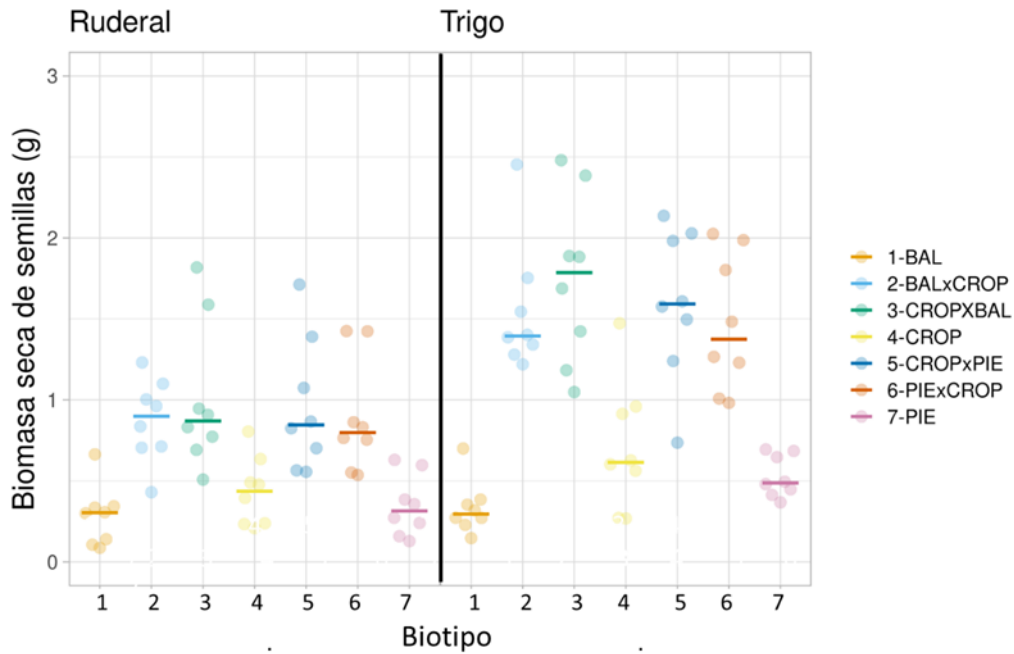


Figura 11. Biomasa seca de semillas de siete biotipos de *Raphanus sativus*, dos malezas (BAL y PIE), un cultivo (CROP), dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres malezas (BAL x CROP y PIE x CROP) y dos híbridos cultivo-maleza producidos sobre madres cultivadas (CROP x BAL y CROP x PIE), en dos ambientes, ruderal (mitad izquierda de la figura) y agrestal (competencia con trigo, mitad derecha de la figura). La línea horizontal representa la media, y los círculos representan la media de cada bloque (seis plantas).