

Variabilidad fenotípica y estructura genética del nabón (*Raphanus sativus L.*) en Argentina

Schiebelbein, Martín.

Docente tutor

Vercellino, Román Boris.

Docentes consejeros

Ureta, María Soledad.

Presotto, Alejandro.

Asesora externa

Tilleria, Sofía.



Ingeniería Agronómica

Departamento de Agronomía

Universidad Nacional del Sur

Agradecimientos

Quiero agradecer a mis padres, Horacio y María, por permitirme estudiar, apoyarme y estar de manera incondicional en cada momento de mi vida.

A mi hermana Micaela, por la compañía, convivencia y consejos durante toda la etapa universitaria.

A mis amigos, por estar siempre, que nunca dejaron de estar ahí, a mi lado para lo que fuese.

A Soledad que me abrió las puertas de la cátedra de genética, me hizo sentir uno más y me dio todo el cariño de mundo.

A Boris y Alejandro, que me recibieron de la mejor manera cuando llegue a la cátedra de producción. También haciéndome sentir parte de la misma.

A Sofi y Nato, que fueron parte del aprendizaje, y contagian alegría en cada día compartido.

Me llevo amigos que serán y estarán para siempre, y ya forman parte de mi familia.

A todos ellos, gracias porque forman parte de este logro.

Índice

Agradecimientos	2
Resumen	4
Introducción	5
Hipótesis	8
Objetivos	8
Materiales y Métodos	9
Material Vegetal	9
Caracterización Morfo-Fenológica	10
Caracterización Genómica	12
Resultados	13
Caracterización Morfo-Fenológica	13
Supervivencia	13
Días a Floración	14
Altura	15
Número de Ramas	16
Número de Frutos	17
Dureza de los Frutos	18
Dormición de las Semillas	19
Caracterización Genómica	20
Análisis Fst	20
Análisis Fast-STRUCTURE	21
Análisis de componentes principales (PCA)	22
Discusión	23
Caracterización Morfo-Fenológica	23
Caracterización Genómica	24
Conclusión	26
Bibliografía	27
Anexo	31

Resumen

Las malezas son adversidades bióticas que causan pérdida de productividad en los cultivos y en la calidad de los granos. Éstas surgen a partir de poblaciones silvestres, de de-domesticación de plantas cultivadas (endoferalidad) o por la hibridación cultivo-silvestre (exoferalidad). El género *Raphanus* comprende dos especies: *R. sativus* L. (formas cultivadas) y *R. raphanistrum* L. (formas silvestres), que pueden hibridar entre sí. Las poblaciones espontáneas de *R. sativus* (nabón), clasificadas como formas ferales derivadas del biotipo domesticado, son una maleza importante en las regiones templadas de Sudamérica, incluyendo Argentina. Sin embargo, no existe información sobre la diversidad fenotípica y la variabilidad y estructura genética de las poblaciones de nabón en Argentina. En este estudio, se realizó una caracterización de la variabilidad fenotípica y estructura genética de 16 poblaciones argentinas de nabón, agrupadas en cuatro zonas geográficas, y cultivares de *R. sativus*, utilizados como hortícola y cultivo de servicio. Se evaluó la supervivencia de las plantas, días a floración, altura de la planta, número de ramas, número de frutos, dureza de frutos y dormición de las semillas dentro de los frutos en dos ciclos de crecimiento (invierno y primavera). Complementariamente, se realizó genotipificado por secuenciación de los biotipos argentinos de nabón, comparándolos con cultivares hortícolas y de servicio. En general, las poblaciones malezas no se diferenciaron sustancialmente entre sí, y se diferenciaron de los cultivos, especialmente los de origen hortícola. Similarmente, la estructura genética, mantuvo dos grupos: malezas y cultivos, observado en los tres análisis realizados: Fst, Fast-STRUCTURE y PCA. En Fst las malezas mostraron similitud entre ellas, con valores menores de 0,14, y mayores a 0,24 cuando se compararon con los cultivares, demostrando mayor lejanía genética. Los análisis de Fast-STRUCTURE y PCA también mostraron a las malezas separadas de los cultivos. Estos resultados sugieren que las poblaciones de malezas podrían tener un origen común, y que el proceso de feralidad ocurrió previo al ingreso a nuestro país. Futuros estudios incluyendo mayor número de poblaciones maleza y cultivos de diferentes regiones deberán realizarse para confirmar el origen de nuestras poblaciones. Este es el primer estudio que evalúa la variabilidad genética de las poblaciones de nabón en Argentina.

Introducción

Las malezas -plantas adaptadas a los ambientes agrícolas que compiten con los cultivos por luz, agua y nutrientes- son producto de la selección involuntaria de la humanidad durante el proceso de domesticación y mejora de los cultivos. Causan pérdidas globales de rendimiento cercanas al 34%, superiores a las ocasionadas por insectos y patógenos (Oerke, 2006). La mayoría de las malezas evolucionaron a partir de especies silvestres; sin embargo, algunas descienden directamente de las plantas cultivadas por de-domesticación (endoferalidad; e.g.: arroz, centeno) y/o derivan de la hibridación entre una especie silvestre y cultivos emparentados (exoferalidad; e.g.: colza, girasol) (Ellstrand *et al.*, 2010, 2013; Vercellino *et al.*, 2023a). Las malezas estrechamente vinculadas con las especies cultivadas representan una gran amenaza para la producción agrícola sostenible, y comprender como surgen y evolucionan es esencial para desarrollar estrategias de manejo más sustentables a largo plazo (Ellstrand *et al.*, 2010; Vigueira *et al.*, 2013).

Un rasgo clave para la adaptación de las malezas al ambiente agrícola es la dormición de las semillas (Batlla *et al.*, 2020). El momento de germinación y emergencia puede determinar el éxito o fracaso de una especie en un agroecosistema (Batlla *et al.*, 2020). En las especies anuales, el patrón de emergencia está regulado principalmente por el nivel de dormición de las semillas, que está modulado por las condiciones ambientales (e.g., temperatura, luz/oscuridad) y los aspectos fisiológicos de las semillas y/o sus coberturas (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006). Además, las condiciones ambientales durante el desarrollo y la maduración de las semillas en la planta madre (e.g., temperatura, fotoperíodo) pueden tener efectos marcados, alterando no solo la aptitud reproductiva, sino también el nivel de dormición de las semillas (Finch-Savage & Footitt, 2017; Fernández Farnocchia *et al.*, 2021). Debido a que las malezas suelen ser más vulnerables para su control en estadios de plántula (Batlla & Benech-Arnold, 2007), el conocimiento de la dinámica de dormición y las interacciones ambientales que afectan estos procesos a través de las generaciones resulta sumamente útil cuando se desean diseñar estrategias efectivas de manejo de malezas a largo plazo más amigables con el ambiente.

El complejo *Raphanus* (familia Brassicaceae) surgió recientemente como sistema modelo para estudiar la evolución adaptativa de malezas a los ambientes agrícolas y, a su vez, para evaluar las consecuencias ecológicas y evolutivas del flujo de genes cultivo-maleza (Snow *et al.*, 2001; Campbell *et al.*, 2006; Hegde *et al.*, 2006). El género *Raphanus* comprende dos especies: *R. sativus* L. que engloba todas las formas botánicas cultivadas, y *R. raphanistrum* L. que crece en forma natural y es una

maleza problemática en diversas regiones del mundo (Snow & Campbell, 2005). Ambas especies presentan un ciclo anual u ocasionalmente bienal, son diploides, con nueve pares de cromosomas, autoincompatibles, polinizadas por insectos y pueden hibridar fácilmente entre sí (Snow & Campbell, 2005; Pandolfo *et al.*, 2018).

R. sativus (rábano o rabanito), es un cultivo antiguo, globalmente distribuido bajo una amplia diversidad agroecológica, con alta variabilidad morfológica y múltiples usos. Se utiliza especialmente para consumo humano de sus raíces engrosadas (Snow & Campbell, 2005; Arro & Labate, 2022), como forrajera y cultivo de servicio (Dean & Weil, 2009; Bertolotto & Marzetti, 2017). Si bien el origen del cultivo no ha sido dilucidado por completo, investigaciones recientes indican que fue domesticado independientemente en Europa y Asia (Li *et al.*, 2021). Aunque *R. sativus* no se conoce en su forma silvestre, en diversas partes del mundo ha desarrollado biotipos invasores, que forman poblaciones extendidas vulgarmente conocidas como 'nabón' (Snow & Campbell, 2005; Pandolfo *et al.*, 2018). Se considera que las poblaciones de nabón corresponden a formas endo o exoferales derivadas del biotipo domesticado (Snow & Campbell, 2005; Vercellino *et al.*, 2023a). En amplios sectores del mundo la especie ha adquirido el estado de maleza, especialmente en las zonas templadas de Sudamérica como Brasil, Paraguay, Chile y Argentina (Snow & Campbell, 2005; Pandolfo *et al.*, 2018; Vercellino *et al.*, 2023a). También es considerada una maleza en Estados Unidos donde su capacidad invasora es atribuida a la intromisión con la especie silvestre *R. raphanistrum* (Hegde *et al.*, 2006; Ellstrand *et al.*, 2010), un invasor exitoso que ha ingresado a ranking de las peores malezas del mundo (Snow & Campbell, 2005; Kebaso *et al.*, 2020).

La unidad o estructura de dispersión de las especies del género *Raphanus* es una silicua seca indehiscente pluriseminada (Snow & Campbell, 2005). En *R. raphanistrum*, las semillas asiladas recién cosechadas mostraron alto nivel de dormición (Malik *et al.*, 2010), mientras que las de *R. sativus* no mostraron dormición primaria, aunque presentaron requerimientos de oscuridad para germinar, especialmente a bajas temperaturas (Vercellino *et al.*, 2019). Además, el pericarpo muestra restricción mecánica a la expansión del embrión o a la absorción total de agua, que reduce la germinación y retrasa y dispersa la emergencia (Cousens *et al.*, 2010; Vercellino *et al.*, 2019, 2021, 2024b). Sin embargo, se desconoce si las condiciones de maduración de las semillas/silicuas en la planta madre tienen efecto sobre el nivel de dormición y germinación de las semillas.

En Argentina, *R. sativus* se cultiva como hortícola, forrajera y cultivo de servicio. Debido a la ausencia de programas de mejoramiento, los cultivares de *R. sativus* sembrados en nuestro país provienen de diferentes partes del mundo (INASE, 2024). El

nabón es reconocido como maleza frecuente y problemática desde principios de 1900 (Ibarra, 1937), y se encuentra naturalizada en al menos 20 provincias (Pandolfo *et al.*, 2018). Desde 2008, se han descubierto un gran número de poblaciones con resistencia a herbicidas inhibidores de la enzima acetohidroxiácido sintasa (AHAS) en al menos cuatro provincias (Pandolfo *et al.*, 2016; Vercellino *et al.*, 2018; AAPRESID, 2024). Tiene ciclo otoño-inverno-primaveral, aunque si las condiciones son benignas, suele desarrollar un ciclo primavera-estival. Crece principalmente en ambientes disturbados, como márgenes de caminos, borde de los alambrados y en suelos agrícolas. Es una maleza habitual en cultivos de cereales, oleaginosas y algunos cultivos forrajeros y hortícolas (Pandolfo *et al.*, 2018; Vercellino *et al.*, 2018). Sin embargo, se desconoce la variabilidad fenotípica y estructura genética de las poblaciones de nabón.

La caracterización fenotípica y molecular es una herramienta clave para identificar los diversos biotipos, conocer la variabilidad presente en una región/país y poder inferir su origen. Algunos rasgos morfológicos han sido ampliamente utilizados para diferenciar entre especies de *Raphanus* e identificar biotipos híbridos (Snow *et al.*, 2010; Liu & Darmency, 2019). *R. sativus* tiene raíz engrosada, flores con pétalos blancos a violeta o rosa, frutos indehiscentes, globosos y corchosos, frágiles y sin constricciones, que quedan adheridos a la planta madre luego de la madurez. En cambio, *R. raphanistrum* posee flores con pétalos amarillos, frutos delgados, duros, difíciles de romper, que se desprenden de la planta madre a la madurez. Además, el fruto tiene constricciones que separan al mismo en fragmentos, cada uno de una semilla (Snow & Campbell, 2005; Pandolfo *et al.*, 2018). Por ejemplo, las poblaciones híbridas de Estados Unidos, ampliamente conocidas como '*California wild radish*', presentan rasgos de *R. sativus* y algunos rasgos ocasionales de *R. raphanistrum* (e.g., pétalos de color amarillo) (Hegde *et al.*, 2006; Snow *et al.*, 2010). A su vez, y debido a la obtención de genomas de referencia de *Raphanus* (Mitsui *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2021; Huh *et al.*, 2024), las estructuras genéticas pueden ser explícitamente examinadas utilizando marcadores moleculares SNPs.

Conocer el origen y evolución de las poblaciones de nabón son necesarios para entender la variabilidad y el comportamiento de éstas a lo largo del territorio de nuestro país. La información adquirida en este proyecto pretende generar conocimiento sobre el origen de dichas malezas, y de esa manera acercarnos al mismo para empezar a comprender la performance durante su ciclo de crecimiento.

Hipótesis

Hipótesis 1: Las poblaciones de nabón tienen similar variabilidad y estructura genética asociada a haber sufrido procesos de cuello de botella subsecuentes: domesticación, de-domesticación e introducción en América. Esto puede ser dilucidado mediante una caracterización fenotípica y molecular de los biotipos colectados, además de la comparación con cultivares hortícolas y de servicio.

Hipótesis 2: El ambiente de crecimiento y maduración afecta la fenología, producción y dormición de las de semillas de *R. sativus*.

Objetivos

Objetivo 1: Estudiar la variabilidad fenotípica de los biotipos de nabón colectados en diferentes regiones de Argentina. Se medirán caracteres morfológicos, fenológicos, reproductivos y dormición de las semillas.

Objetivo 2: Estudiar la estructura genética de las poblaciones de nabón colectadas en diferentes regiones de Argentina, comparándolas con materiales cultivados de diversos orígenes utilizados como hortícolas y cultivo de cobertura mediante genotipificado por secuenciación (GBS).

Objetivo 3: Evaluar el efecto del ambiente sobre caracteres morfo-fenológicos y la producción y dormición de las semillas.

Materiales y Métodos

Material Vegetal

Se utilizaron 16 poblaciones de nabón recolectadas en cinco provincias: Buenos Aires, La Pampa, Córdoba, Tucumán y Salta (Figura 1), y cultivares destinados a la producción hortícola (cv. varios) y cultivos de cobertura (cv. CCS 779, El Cencerro).



Figura 1. Localidades donde se recolectaron las poblaciones de nabón maleza. Zona Sudoeste de Bs. As., Naranja: ASC: Hilario Ascasubi; DOR: Coronel Dorrego; COC: Cochrane; CAS: Micaela Cascallares. Zona Sudeste de Bs. As., Azul: LDU: La Dulce; NEC: Necochea; PIE: Pieres; BAL: Balcarce; AZU: Azul. Zona Norte de La Pampa-Este de Bs. As., Verde: GAR: Garré; FAL: Falucho. Zona Norte (Salta-Tucumán), Rojo: TUC: Tucumán; LAJ: Las Lajitas. En amarillo aquellas utilizadas solo para el análisis genómico, SFB: San Francisco de Belloq; COR: Córdoba; SDV: Sierra de la Ventana.

Caracterización Morfo-Fenológica

La caracterización morfológica se llevó a cabo en el campo experimental del Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur, durante el año 2024.

Se realizaron dos fechas de siembra, separadas temporalmente con el fin de observar la respuesta de las poblaciones malezas y cultivares en diferentes ciclos de crecimiento y desarrollo. Las fechas fueron 20-mayo y 28-agosto (ciclo invernal y ciclo primaveral, respectivamente), coincidiendo con los períodos de mayor emergencia de la maleza en la provincia de Buenos Aires). Se realizó la siembra de semillas de todas las poblaciones en bandejas multi-celdas con sustrato comercial (Grow Mix® Terrafertil), que posteriormente fueron llevadas al invernáculo donde se criaron (luz natural, $20 \pm 5^\circ\text{C}$ y riego automático diario) hasta que las plántulas alcanzaron el estadio de dos o tres hojas. Luego, se trasplantaron en el campo experimental el 31-julio y 10-octubre, respectivamente. El diseño fue en bloques completamente aleatorizados, con cuatro repeticiones y diez plantas por parcela para cada una de las poblaciones (cuarenta plantas por población en el total del ensayo) (Figura 2). Además, se sembraron dos hileras de borde para minimizar los posibles efectos del borde. La distribución se definió a partir de la distancia entre hileras de 0,6 metros y entre plantas de 0,3 metros. Se implementó riego por goteo complementario para minimizar las deficiencias hídricas en el ciclo del cultivo que podrían comprometer el experimento.

Bloques Completamente Aleatorizados - Transplante Invernal - 31 de julio de 2024									
Rábano Amortiguador		X	DOR	Rábano	ASC	LAJ	AZU	ASC	X
		LAJ	CAS	NEC	Hortícola	LDU	COC	CAS	Rábano
Bloque 2		COC	LDU	TUC	AZU	PIE	GAR	NEC	DOR
		PIE	BAL	FAL	GAR	TUC	Hortícola	BAL	FAL
Bloque 1		X	ASC	DOR	AZU	LDU	NEC	Rábano	X
		GAR	LAJ	PIE	Hortícola	AZU	LAJ	FAL	PIE
Rábano Amortiguador		Rábano	FAL	TUC	LDU	BAL	CAS	DOR	Hortícola
		CAS	COC	BAL	NEC	ASC	GAR	TUC	COC
Frente									

Bloques Completamente Aleatorizados - Transplante Primaveral - 10 de octubre de 2024									
Rábano Amortiguador		X	x	LDU	TUC	x	AZU	TUC	X
		GAR	DOR	NEC	FAL	Hortícola	DOR	FAL	Rábano
Bloque 2		Hortícola	Rábano	x	LAJ	x	GAR	COC	NEC
		BAL	COC	PIE	CAS	BAL	LDU	LAJ	CAS
Bloque 1		X	Hotícola	DOR	NEC	Hortícola	COC	NEC	X
		AZU	TUC	Rábano	PIE	FAL	AZU	CAS	PIE
Rábano Amortiguador		Rábano	ASC	FAL	CAS	LAJ	ASC	GAR	TUC
		BAL	LDU	GAR	COC	Rábano	BAL	DOR	LDU
Frente									

Figura 2. Diseño de bloques completamente aleatorizados utilizados en las dos fechas de transplante. X: tratamiento vacío, debido a que se evaluaron 15 muestras. x: sin transplantar. Rábano: cultivar de servicio. Hortícola: cultivar hortícola. ASC: Ascasubi; DOR: Dorrego; COC: Cochrane; CAS: Micaela Cascallares; LDU: La Dulce; NEC: Necochea; PIE: Pieres; BAL: Balcarce; AZU: Azul; GAR: Garré; FAL: Falucho; TUC: Tucumán; LAJ: Las Lajitas.

Se realizó una fertilización con 60 kg ha⁻¹ de fosfato di-amónico (FDA) durante el transplante y 90 kg ha⁻¹ urea en el estado de cinco hojas. Periódicamente se realizó desmalezado manual para minimizar la competencia interespecífica que pudiera impactar sobre el comportamiento de la especie bajo estudio.

Considerando la totalidad de las plantas del experimento, se evaluó la supervivencia (en cada fecha de siembra) de las mismas para cada población, expresándolo en porcentaje de supervivencia.

Se evaluaron de 16 plantas por población (cuatro plantas de cada parcela, correspondiente a cada bloque), seleccionando aquellas ubicadas en la parte central de las parcelas, con el fin de minimizar el efecto borde. En cada una, se evaluaron parámetros reproductivos que inciden en la aptitud biológica, y caracteres fenológicos y morfológicos. Éstos fueron: tiempo a floración, altura de planta, número de ramas, número y peso de silicuas y dureza de las silicuas. El tiempo a floración se midió considerando el número de días desde la siembra hasta la apertura de la primera flor. Altura de planta, tomando la distancia desde la base del tallo hasta el ápice de la rama más extensa al momento de cosecha. Número de ramas, contabilizando el número total de ramas principales al momento de cosecha. Dureza de silicua, ejerciendo fuerza entre dedo índice y pulgar: 1 se desmenuzo fácilmente, 2 se desmenuzo con fuerza intermedia, 3 se separaron las semillas utilizando fuerza elevada, 4 se quebró el fruto en secciones de una o dos semillas, 5 se quebró el fruto en secciones de tres o más semillas.

Parte de silicuas maduras de cada planta fueron colocadas cuatro días en sílica gel para homogeneizar la humedad previo al inicio de los experimentos de germinación, para evaluar la dormición de las semillas dentro de los frutos. Se utilizaron dos temperaturas alternas dentro del rango térmico de germinación de la especie: 5/15 y 15/25 °C. Para este estudio, se realizaron cuatro réplicas de cinco silicuas por población en cajas de Petri con dos capas de papel humedecido, las cuales fueron colocadas en cámaras de germinación durante 21 días. La germinación (elongación de la radícula >1mm), se contabilizó cada dos o tres días. Se utilizó un análisis de correspondencia múltiple para agrupar las poblaciones maleza y los cultivos en base a las variables evaluadas. El mismo se realizó utilizando el programa estadístico Navure. Además, cada

rasgo se evaluó mediante análisis de la varianza (ANOVA). Se utilizó, los efectos fecha de siembra, temperatura, población y sus interacciones.

Caracterización Genómica

Se realizó genotipificado por secuenciación a 96 muestras de 14 poblaciones de nabón y dos cultivares (Figura 1).

Se obtuvieron 14.606 SNPs, compartidos entre las muestras. Los datos de secuencia fueron procesados mediante pipeline STACKS (Rochette et al., 2019), y las lecturas se alinearon al genoma de referencia de *R. sativus* cv. XYB36-2 utilizando el alineador Burrows-Wheeler, BWA (Li & Durbin, 2009). El archivo VCF se filtró con VCFtools para retener únicamente los SNP de alta calidad para el análisis (Danecek et al., 2011).

Para determinar la diferenciación genética entre poblaciones, se calculó el índice de fijación (Fst) con Arlequin v3.5 (Excoffier y Lischer, 2010). Este parámetro se midió según Weir y Cockerham (1984). La diferenciación genética entre dos poblaciones se representa con un valor entre 0-1, asociado a un color. Fst igual a 0, indica que no existen diferencias entre las poblaciones (comparación de una población por sí misma). Fst entre 0 – 0.05, la diferenciación genética entre las poblaciones es baja. Para Fst entre 0.05 – 0.15, la diferenciación genética entre las poblaciones es moderada. Para Fst entre 0.15 – 0.25, la diferenciación genética de las poblaciones es alta. Y, por último, cuando Fst es mayor a 0.25, la diferenciación entre poblaciones es muy alta (considerando que no hay ningún tipo de cercanía o parentesco). Solo los valores de 0 y 1 son exactos (sin diferencias o diferencias totales respectivamente). Los demás rangos muestran una forma interpretar los datos, la cual puede variar. (Wright 1978; Ye Zu et al., 2019).

Para analizar la estructura genética de las poblaciones de *R. sativus*, se realizó un análisis de agrupamiento bayesiano con fastStructure 1.0 (Raj et al., 2014), probando valores de grupo (K) entre 1 y 15. El valor óptimo de K, que maximiza la verosimilitud marginal, se determinó con el script ChooseK incluido en el paquete fastStructure. Este valor óptimo indica la cantidad de poblaciones ancestrales (*clusters*) de los que pueden provenir las poblaciones bajo estudio. Además, la elección del mismo se explica por el valor de CV error (Cross-Validation) para cada K, a menor CV error habrá un mejor ajuste de datos. Para visualizar los resultados del gráfico de barras con diferentes valores de K, utilizamos el paquete POPHELPER de R (Francis, 2017).

Además, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) con el paquete SNPRelate de R (Zheng et al., 2012) para evaluar la estructura genética de las poblaciones. Los resultados se visualizaron con el paquete ggplot2 (Wickham, 2016).

Resultados

Caracterización Morfo-Fenológica

Supervivencia

En el ciclo invernal, se observó que las malezas tuvieron una supervivencia superior al 90 %, excepto la población de ASC, que mostró junto a los cultivares una supervivencia de 75 % (Figura 3).

Similarmente, en el ciclo primaveral, se observó una supervivencia similar en todas las malezas, con valores superiores a 85 %, excepto en ASC que mostró valores de supervivencia de 75 %. En esta fecha de siembra, los cultivos mostraron menor supervivencia, con valores entre 20 y 30 %.

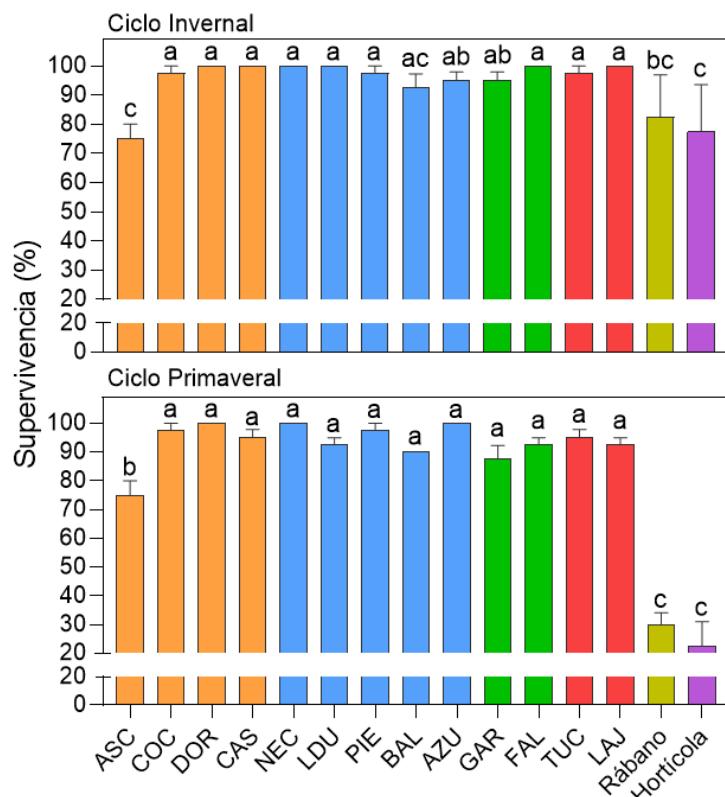


Figura 3. Porcentaje de supervivencia. Para cada población de nabón maleza y cultivares. Cada letra corresponde al nivel de significancia, donde una letra igual asemeja a las poblaciones y una letra distinta las diferencia. Zona Sudoeste de Bs. As., Naranja: ASC: Hilario Ascasubi; DOR: Coronel Dorrego; COC: Cochrane; CAS: Micaela Cascallares. Zona Sudeste de Bs. As., Azul: LDU: La Dulce; NEC: Necochea; PIE: Pieres; BAL: Balcarce; AZU: Azul. Zona Norte de La Pampa-Este de Bs. As., Verde: GAR: Garré; FAL: Falucho. Zona Norte (Salta-Tucumán), Rojo: TUC: Tucumán; LAJ: Las Lajitas.

Días a Floración

En general, las plantas de *R. sativus* en el ciclo invernal presentaron mayor número de días a floración que en el ciclo primaveral. En el ciclo invernal, las poblaciones de malezas mostraron valores de días a floración entre 140 y 150 días, excepto las poblaciones de TUC y LAJ, que presentaron menor número de días a floración, entre 130 y 140 días (Figura 4). El cultivar hortícola mostró mayor cantidad de días en alcanzar la floración, unos 156. Contrariamente, el cultivar de rábano forrajero necesito la menor cantidad de días, 133 (Figura 4).

En el ciclo primaveral, las malezas se agrupan en dos rangos, entre 78 – 82 días la mayoría de las poblaciones, mientras que BAL, TUC y LAJ mostraron valores entre 63 – 74 días. Los cultivares forrajero y hortícola, mostraron la mayor cantidad de días, 91 y 111, respectivamente.

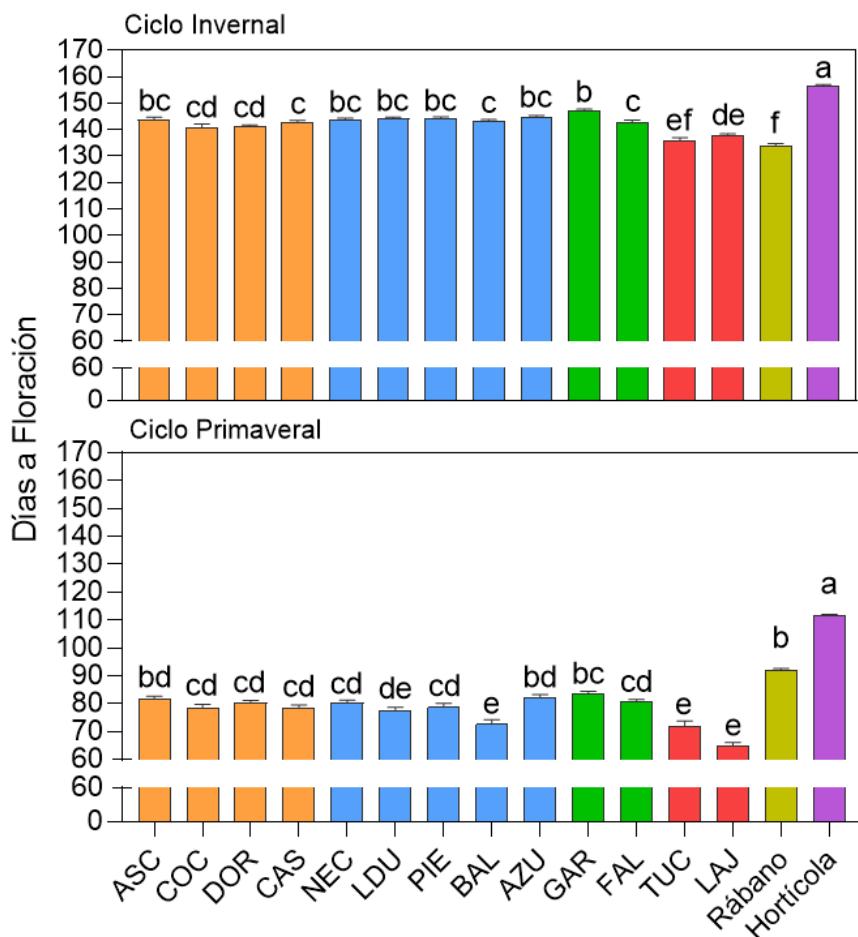


Figura 4. Días a floración. Contabilizado desde la fecha de siembra hasta la primera flor expandida. Para cada población de nabón maleza y cultivares. Cada letra corresponde al nivel de significancia, donde una letra igual asemeja a las poblaciones y una letra distinta las diferencia. Zona Sudoeste de Bs. As., Naranja: ASC: Hilario Ascasubi; DOR: Coronel Dorrego; COC: Cochrane; CAS: Micaela Cascallares. Zona Sudeste de Bs. As., Azul: LDU: La Dulce; NEC: Necochea; PIE: Pieres; BAL: Balcarce; AZU: Azul. Zona Norte de La Pampa-Este de Bs. As., Verde: GAR: Garré; FAL: Falucho. Zona Norte (Salta-Tucumán), Rojo: TUC: Tucumán; LAJ: Las Lajitas.

Altura

En general, las plantas de ciclo invernal fueron más altas que las plantas del ciclo primaveral. En el ciclo invernal, la mayoría de las poblaciones de malezas, se agruparon en un rango que va de los 70 a 78 cm de altura, mientras que LDU y LAJ mostraron valores inferiores, con alturas de 62,8 y 66,7 cm, respectivamente. Las mayores alturas se observaron en NEC y PIE con 81,1 y 84,6 cm, respectivamente. Estas últimas dos, se asemejaron al cultivo de servicio, que tuvo 82,2 cm de altura. El cultivar hortícola mostró la menor altura, 53,5 cm (Figura 5).

En el ciclo primaveral, las poblaciones de malezas mostraron menor altura. Entre 60 y 72 cm se observaron ASC, DOR, CAS, NEC, PIE, AZU, FAL. Las poblaciones restantes (COC, LDU, BAL, GAR, TUC y LAJ) mostraron valores inferiores, entre 50 y 56 cm. El cultivo de servicio presentó mayor altura, 83,6 cm (Figura 5).

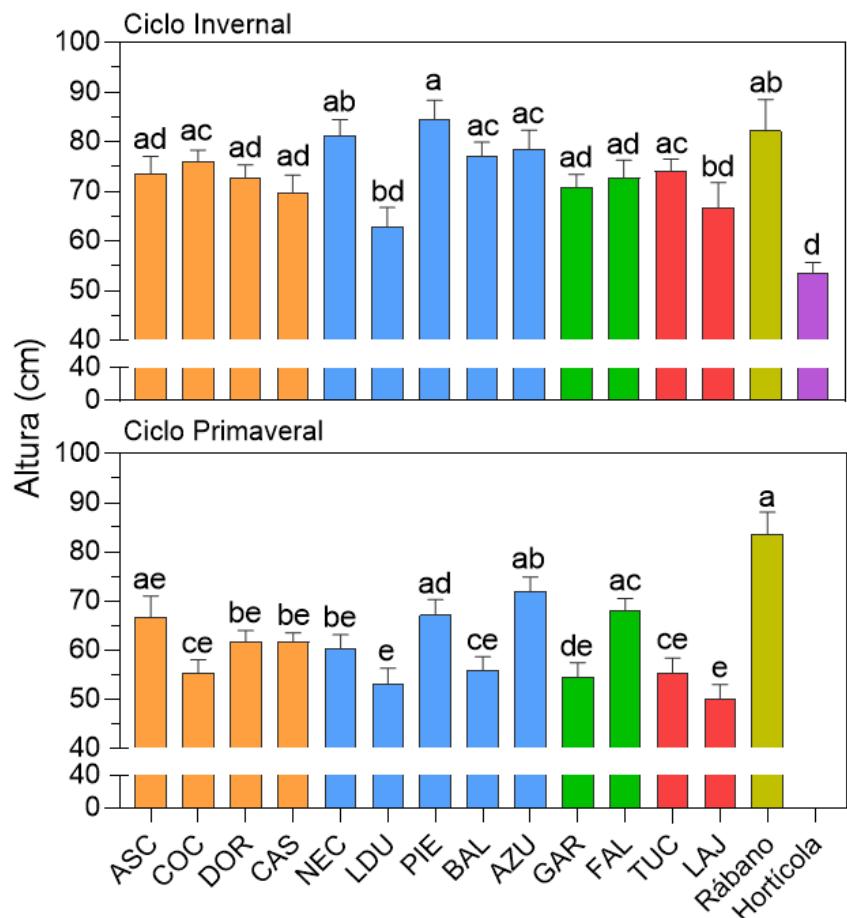


Figura 5. Altura de la planta. Al momento de cosecha, desde la base del tallo al ápice de la rama más alta. Para cada población de nabón maleza y cultivares. Cada letra corresponde al nivel de significancia, donde una letra igual asemeja a las poblaciones y una letra distinta las diferencia. Zona Sudoeste de Bs. As., Naranja: ASC: Hilario Ascasubi; DOR: Coronel Dorrego; COC: Cochrane; CAS: Micaela Cascallares. Zona Sudeste de Bs. As., Azul: LDU: La Dulce; NEC: Necochea; PIE: Pieres; BAL: Balcarce; AZU: Azul. Zona Norte de La Pampa-Este de Bs. As., Verde: GAR: Garré; FAL: Falucho. Zona Norte (Salta-Tucumán), Rojo: TUC: Tucumán; LAJ: Las Lajitas.

Número de Ramas

En el ciclo invernal, la mayoría de las poblaciones de malezas y el cultivo de cobertura presentaron entre 8 y 10 ramas sobre el tallo principal, mientras que COC, DOR, NEC y PIE mostraron entre 10 y 12 ramas, en el mismo grupo que el cultivar rábano. Las poblaciones de GAR, LAJ mostraron valores inferiores a 8 ramas, de manera similar al cultivar hortícola (Figura 6).

En el ciclo primaveral, la mayoría de las poblaciones tuvo entre 8 y 10 ramas. GAR, TUC y LAJ mostraron menos de 8 ramas sobre el tallo principal. El rábano se diferenció significativamente con 15 ramas y el cultivo hortícola no pudo evaluarse debido que sus plantas no alcanzaron el estado de madurez (Figura 6).

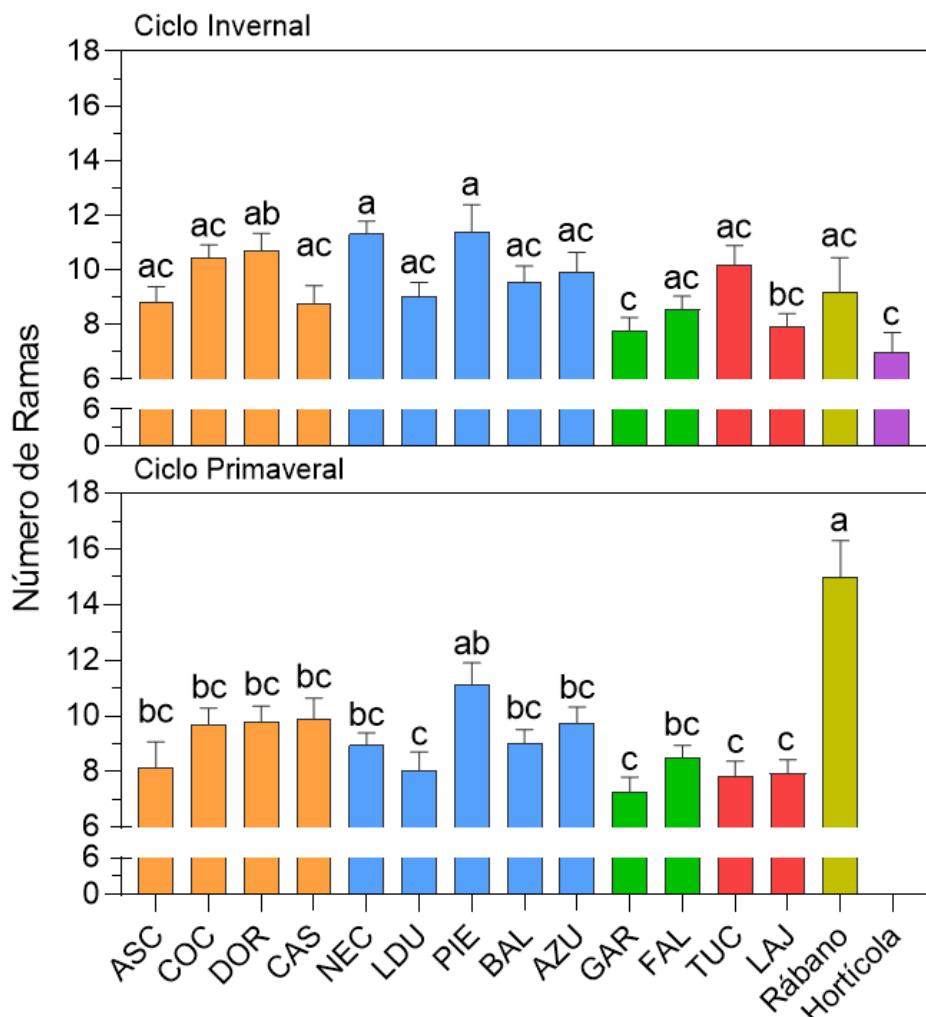


Figura 6. Número de ramas por planta. Para cada población de nabón maleza y cultivares. Cada letra corresponde al nivel de significancia, donde una letra igual asemeja a las poblaciones y una letra distinta las diferencia. Zona Sudoeste de Bs. As., Naranja: ASC: Hilario Ascasubi; DOR: Coronel Dorrego; COC: Cochrane; CAS: Micaela Cascallares. Zona Sudeste de Bs. As., Azul: LDU: La Dulce; NEC: Necochea; PIE: Pieres; BAL: Balcarce; AZU: Azul. Zona Norte de La Pampa-Este de Bs. As., Verde: GAR: Garré; FAL: Falucho. Zona Norte (Salta-Tucumán), Rojo: TUC: Tucumán; LAJ: Las Lajitas.

Número de Frutos

El número de frutos por planta mostró variabilidad entre poblaciones sin un patrón claro entre poblaciones y grupos de poblaciones por ambiente. En el ciclo invernal, las poblaciones de malezas PIE y DOR mostraron una producción de 466 y 449 frutos, respectivamente. Contrariamente CAS, LDU y GAR mostraron valores por debajo de los 200 frutos. El resto de las poblaciones de malezas mostraron valores de número de frutos entre 233 y 371 frutos por planta. En cuanto a los cultivares hortícola y de servicio, produjeron 25 y 222 frutos, respectivamente (Figura 7).

Para el ciclo primaveral, las poblaciones de malezas produjeron entre 146 a 316 frutos por planta. El cultivar de servicio produjo 114 frutos, y el hortícola no pudo ser evaluado (Figura 7).

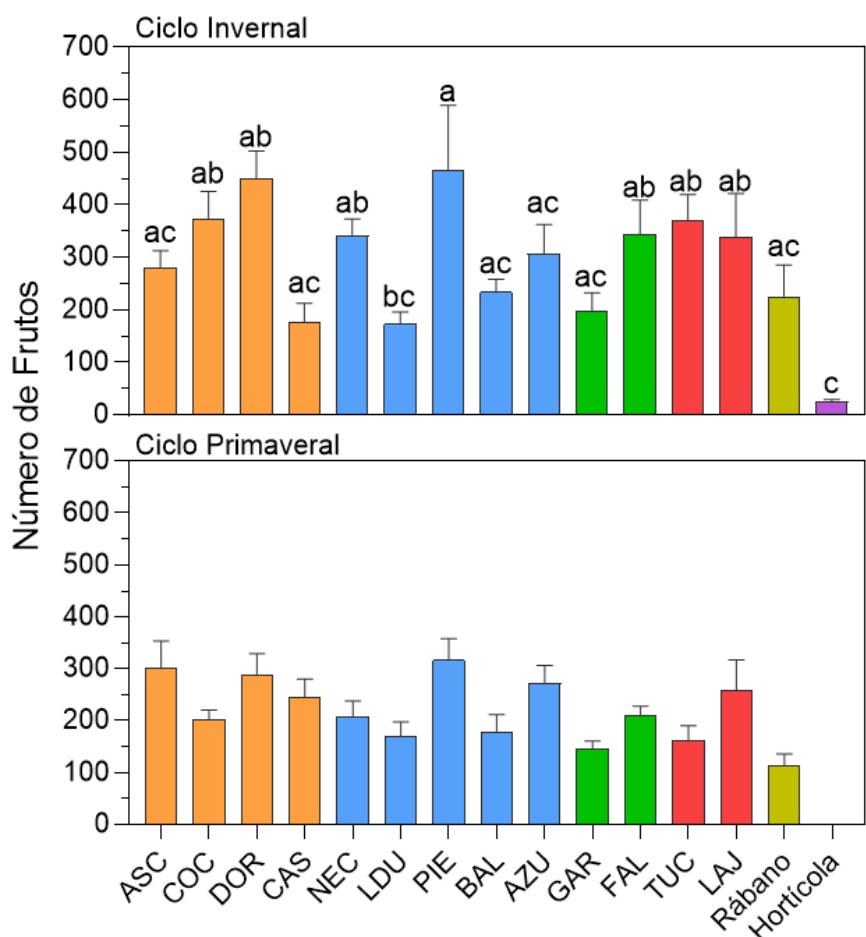


Figura 7. Número de frutos por planta. Para cada población de nabón maleza y cultivares. Cada letra corresponde al nivel de significancia, donde una letra igual asemeja a las poblaciones y una letra distinta las diferencia. En el ciclo primaveral las letras no se muestran debido a que no había diferencias significativas entre las poblaciones. Zona Sudoeste de Bs. As., Naranja: ASC: Hilario Ascasubi; DOR: Coronel Dorrego; COC: Cochrane; CAS: Micaela Cascallares. Zona Sudeste de Bs. As., Azul: LDU: La Dulce; NEC: Necochea; PIE: Pieres; BAL: Balcarce; AZU: Azul. Zona Norte de La Pampa-Este de Bs. As., Verde: GAR: Garré; FAL: Falucho. Zona Norte (Salta-Tucumán), Rojo: TUC: Tucumán; LAJ: Las Lajitas.

Dureza de los Frutos

En general, los frutos de las malezas presentaron mayor dureza que los frutos de los cultivares. En el ciclo invernal, CAS fue la población con mayor dureza, 4,5. COC, BAL y LAJ presentaron los frutos más blandos entre las malezas, con valores entre 2 y 2,2. Los cultivares hortícola y de servicio mostraron valores de dureza entre 1,1 y 1,25 respectivamente (Figura 8).

En el ciclo primaveral, las poblaciones de malezas CAS y PIE tuvieron los mayores valores de dureza, 3,81 y 3,75, respectivamente, mientras que BAL presentó el fruto más blando, 1,8. El cultivar de servicio mostró valores de dureza de 1,6 (Figura 8).

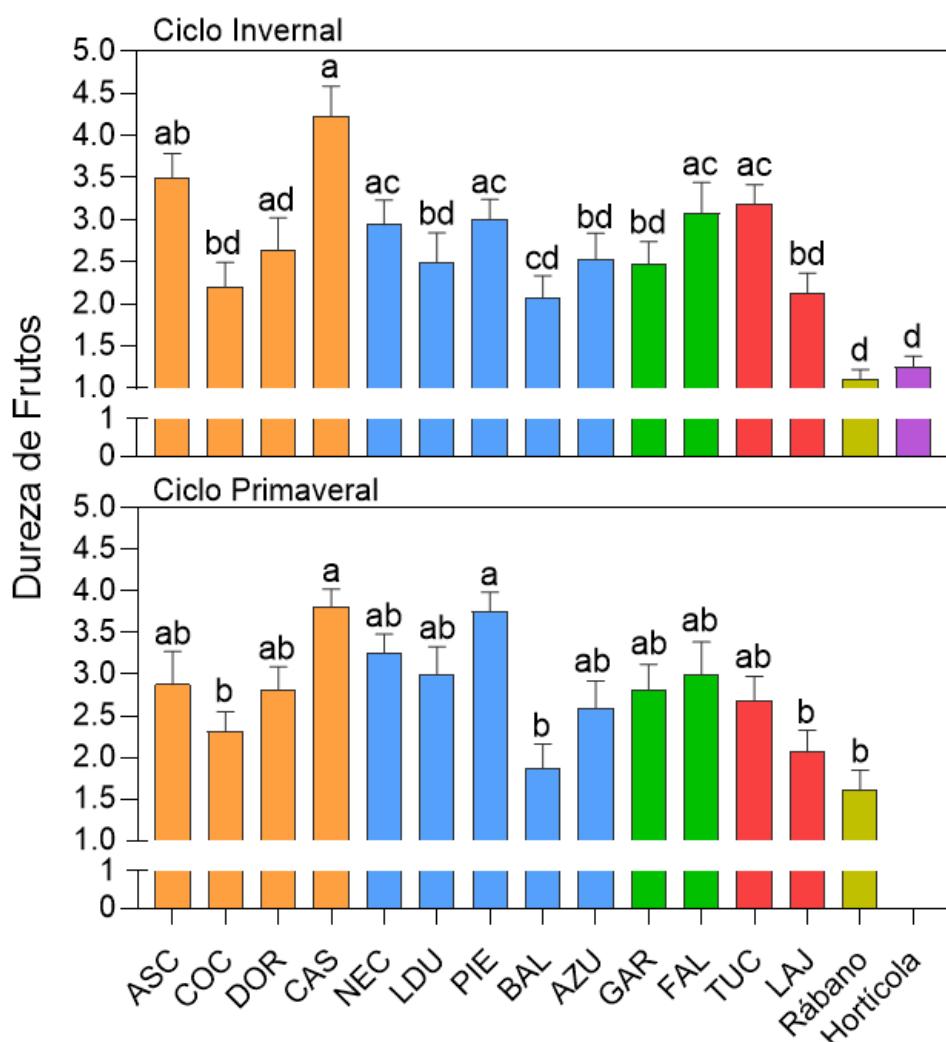


Figura 8. Dureza de los frutos. Para cada población de nabón maleza y cultivares. Cada letra corresponde al nivel de significancia, donde una letra igual asemeja a las poblaciones y una letra distinta las diferencia. Zona Sudoeste de Bs. As., Naranja: ASC: Hilario Ascasubi; DOR: Coronel Dorrego; COC: Cochrane; CAS: Micaela Cascallares. Zona Sudeste de Bs. As., Azul: LDU: La Dulce; NEC: Necochea; PIE: Pieres; BAL: Balcarce; AZU: Azul. Zona Norte de La Pampa-Este de Bs. As., Verde: GAR: Garré; FAL: Falucho. Zona Norte (Salta-Tucumán), Rojo: TUC: Tucumán; LAJ: Las Lajitas.

Dormición de las Semillas

En general, las semillas dentro de los frutos del ciclo invernal germinaron en mayor medida que el ciclo primaveral, y las incubadas a 15/25 °C lo hicieron en mayor medida que las incubadas a 5/15 °C. Se encontró valores contrastantes entre poblaciones, por ejemplo, en el ciclo invernal a 15/25 °C, ASC, NEC y PIE mostraron valores de germinación inferiores al 10%, mientras que COC y BAL mostraron valores superiores al 30%. El cultivar de rábano mostró valores de germinación superiores al 70 %, mientras que el cultivar hortícola, valores inferiores a 15 % (Figura 9).

En cambio, en el ciclo primaveral, las poblaciones de malezas mostraron valores de germinación inferiores al 10 %, excepto COC y BAL a 15/25 °C, con valores de 11 y 22 %, respectivamente (Figura 9).

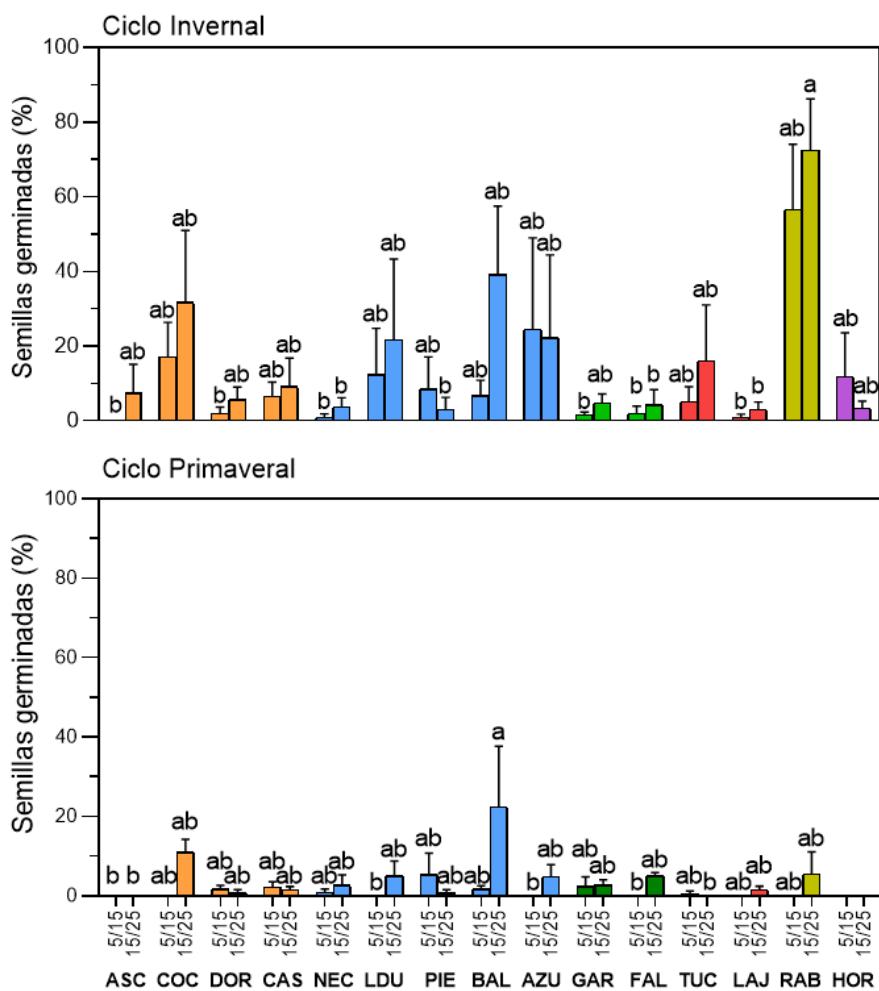


Figura 9. Porcentaje de semillas germinadas dentro del fruto. Para dos intervalos de temperatura (5/15 y 15/25 °C) en los cuales es posible la germinación. Para cada población de nabón maleza y cultívar. Cada letra corresponde al nivel de significancia, donde una letra igual asemeja a las poblaciones y una letra distinta las diferencia. Zona Sudoeste de Bs. As., Naranja: ASC: Hilario Ascasubi; DOR: Coronel Dorrego; COC: Cochrane; CAS: Micaela Cascallares. Zona Sudeste de Bs. As., Azul: LDU: La Dulce; NEC: Necochea; PIE: Pieres; BAL: Balcarce; AZU: Azul. Zona Norte de La Pampa-Este de Bs. As., Verde: GAR: Garré; FAL: Falucho. Zona Norte (Salta-Tucumán), Rojo: TUC: Tucumán; LAJ: Las Lajitas.

Caracterización Genómica

La caracterización genómica se realizó mediante tres análisis complementarios: el coeficiente de diferenciación genética (Fst), un análisis de estructura poblacional con FastSTRUCTURE y un gráfico de componentes principales (PCA).

Análisis Fst.

Las poblaciones de malezas presentaron escasa diferenciación genética entre ellas, con valores de Fst menores a 0,14 en todas las combinaciones. Además, las poblaciones de ASC y COR fueron las que más se diferenciaron de las demás, con valores mayores a 0,08, y entre ellas la mayor diferencia entre las malezas con un valor de 0,14. Contrariamente, los cuatro cultivares presentaron diferencias genéticas con todas las poblaciones de malezas, con valores de Fst mayores a 0,24. Entre los cultivares, la diferenciación genética fue muy alta, superando los valores de Fst de 0,5 en todos los casos, excepto para los cultivares hortícolas de Italia y Francia, que fue de 0,15.

	TUC	LAJ	COR	FAL	LDU	DOR	SDV	BAL	ASC	IBA	PIE	SFB	Rábano	Hortícola FR	Hortícola IT	Hortícola BL	COC	NEC
TUC	0																	
LAJ	0.05	0																
COR	0.08	0.09	0															
FAL	0.05	0.06	0.09	0														
LDU	0.06	0.07	0.10	0.07	0													
DOR	0.08	0.09	0.12	0.09	0.09	0												
SDV	0.08	0.08	0.11	0.09	0.10	0.11	0											
BAL	0.05	0.06	0.09	0.06	0.07	0.08	0.08	0										
ASC	0.09	0.10	0.14	0.10	0.09	0.13	0.13	0.10	0									
IBA	0.07	0.07	0.11	0.08	0.08	0.10	0.09	0.08	0.12	0								
PIE	0.06	0.06	0.10	0.06	0.05	0.08	0.09	0.06	0.10	0.08	0							
SFB	0.03	0.05	0.08	0.04	0.05	0.06	0.07	0.04	0.09	0.06	0.05	0						
Rábano	0.33	0.33	0.36	0.32	0.33	0.36	0.36	0.32	0.42	0.35	0.32	0.32	0					
Hortícola FR	0.33	0.34	0.38	0.33	0.33	0.37	0.37	0.33	0.46	0.36	0.33	0.32	0.60	0				
Hortícola IT	0.26	0.27	0.31	0.26	0.26	0.30	0.30	0.26	0.36	0.29	0.26	0.25	0.52	0.15	0			
Hortícola BL	0.35	0.36	0.41	0.35	0.36	0.39	0.39	0.35	0.49	0.38	0.35	0.34	0.60	0.64	0.55	0		
CO	0.04	0.05	0.08	0.04	0.05	0.07	0.07	0.04	0.08	0.06	0.04	0.03	0.30	0.31	0.24	0.33	0	
NEC	0.04	0.05	0.08	0.04	0.04	0.06	0.07	0.04	0.08	0.06	0.03	0.03	0.31	0.32	0.25	0.33	0.03	0

Figura 10. Índice de Fijación (Fst). Diferenciación genética entre poblaciones de nabón maleza y cultivares. Valores de Fst = 0 (sin diferenciación genética; verde); Fst entre 0 – 0.05 (baja diferenciación genética; verde claro); Fst entre 0.05 – 0.15 (media diferenciación genética; verde lima y amarillo); Fst entre 0.15 – 0.25 (alta diferenciación genética; naranja claro); Fst > 0.25 (muy alta diferenciación genética; naranja y rojo). ASC: Hilario Ascasubi; DOR: Coronel Dorrego; COC: Cochrane; CAS: Micaela Cascallares; LDU: La Dulce; NEC: Necochea; PIE: Pieres; BAL:

Balcarce; AZU: Azul; GAR: Garré; FAL: Falucho; TUC: Tucumán; LAJ: Las Lajitas ; COR: Córdoba; SDV: Sierra de la Ventana; SFB: San Francisco de Belloq.

Análisis Fast-STRUCTURE.

Los valores de K que mejor representan los datos fueron de dos (2), tres (3) y cuatro (4) (Figura 11).

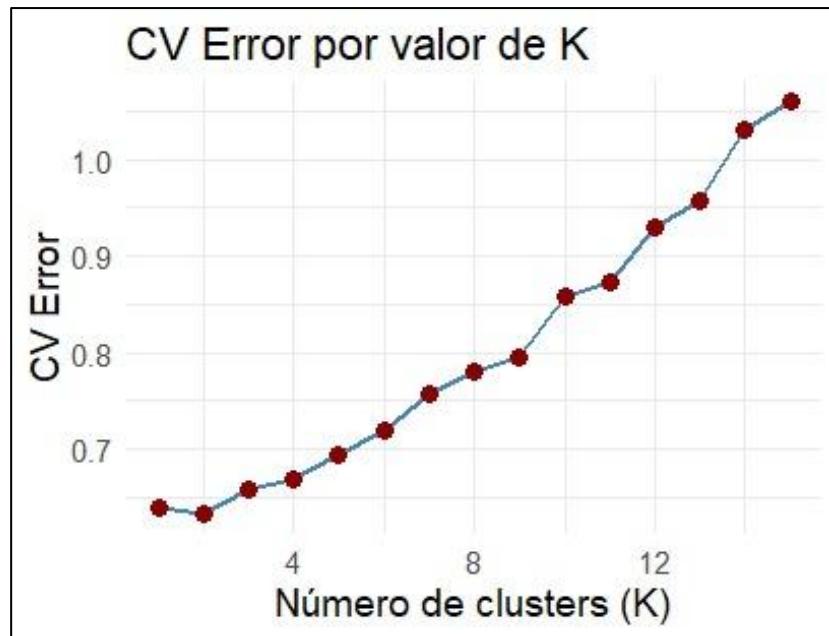


Figura 11. CV error (Cross-Validation). Para los 20 valores K.

El análisis Fast-STRUCTURE arrojó los siguientes resultados para los diferentes K.

En K2, se agruparon todas las malezas por un lado y los cultivares por otro. El cultivo de servicio mostró la combinación de ambos grupos (Figura 12).

En K3, las malezas fueron agrupadas igual que en K2, mientras que los cultivos fueron agrupados en dos grupos: cultivo de servicio y el cultivar hortícola BL y, por otra parte, los cultivares hortícolas IT y FR.

En K4, las malezas fueron agrupadas de manera similar a los grupos previos, excepto la población ASC que mostró semejanza con el cultivo de servicio. El cultivar Hortícola BL se separó de los demás y los cultivares Hortícolas IT y FR mostraron el grupo restante (Figura 12).

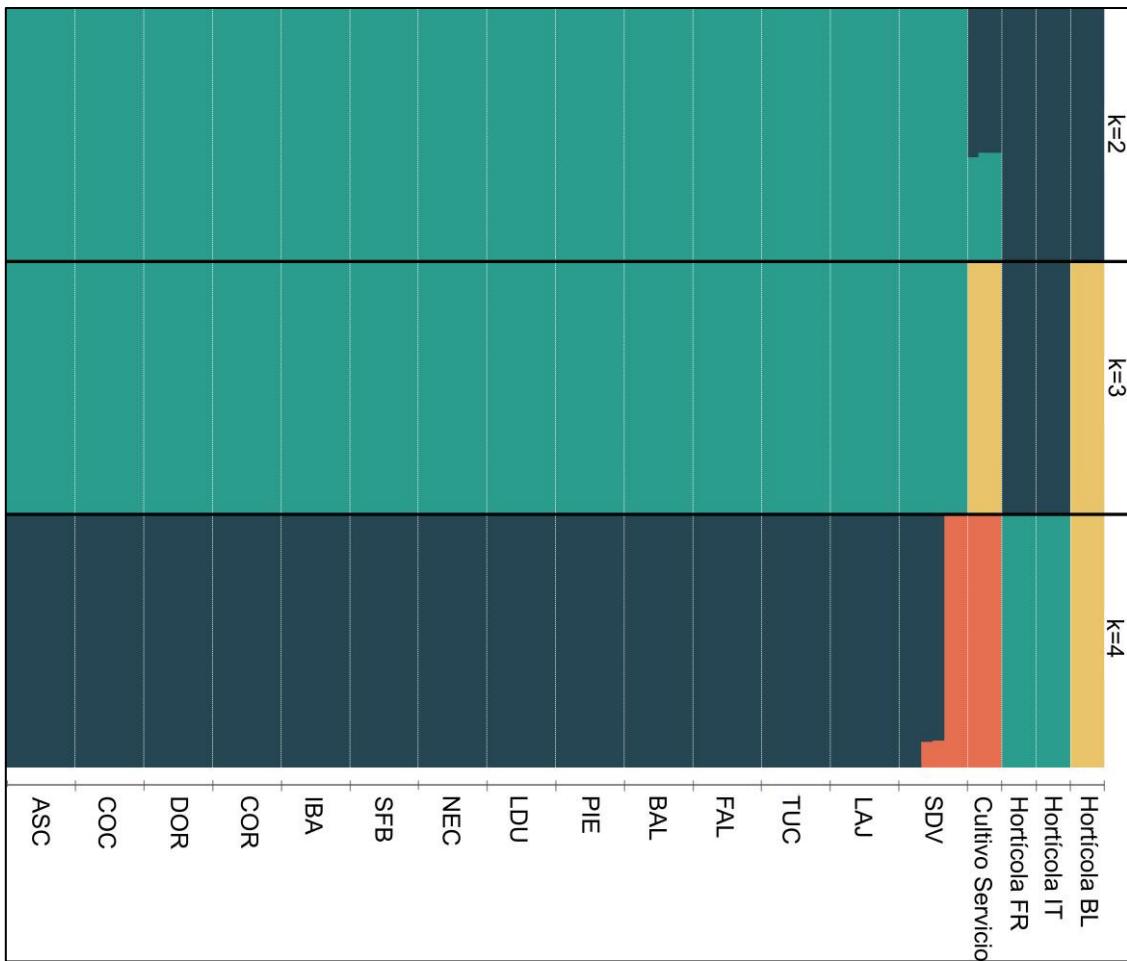


Figura 12. Análisis Fast-STRUCTURE. Para todas las poblaciones de nabón maleza y los diferentes cultivares. En los diferentes valores de grupo K. ASC: Hilario Ascasubi; DOR: Coronel Dorrego; COC: Cochrane; CAS: Micaela Cascallares; LDU: La Dulce; NEC: Necochea; PIE: Pieres; BAL: Balcarce; AZU: Azul; GAR: Garré; FAL: Falucho; TUC: Tucumán; LAJ: Las Lajitas; COR: Córdoba; SDV: Sierra de la Ventana; SFB: San Francisco de Belloq.

Análisis de componentes principales (PCA).

Los componentes 1 y 2 representaron el 10,16% de la variabilidad. A pesar de ello, el análisis de PCA mostró resultados similares a los análisis previos, donde agrupó a las poblaciones de malezas por un lado. Distante a estas, dos grupos de cultivares que además se distanciaban entre ellos: Hortícola IT y FR por un lado, y Hortícola BL y cultivo de servicio por otro, similar a K3 (Figura 13).

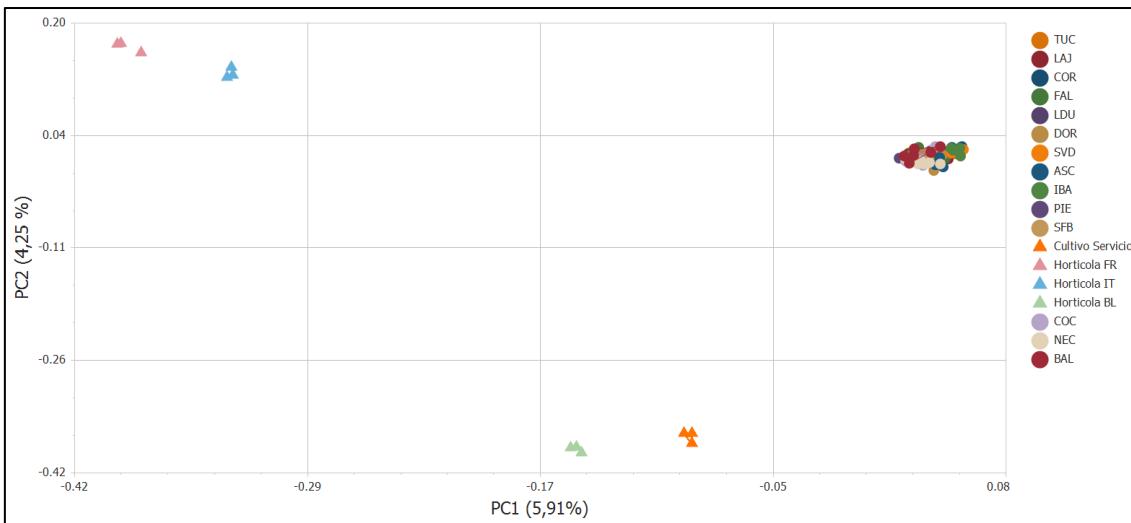


Figura 13. Análisis de componentes principales. Agrupamiento de las poblaciones de nabón maleza y cultivares. En base a dos componentes principales, explicando la varianza de las mismas. ASC: Hilario Ascasubi; DOR: Coronel Dorrego; COC: Cochrane; CAS: Micaela Cascallares; LDU: La Dulce; NEC: Necochea; PIE: Pieres; BAL: Balcarce; AZU: Azul; GAR: Garré; FAL: Falucho; TUC: Tucumán; LAJ: Las Lajitas; COR: Córdoba; SDV: Sierra de la Ventana; SFB: San Francisco de Belloq.

Discusión

Caracterización Morfo-Fenológica

Las variables evaluadas mostraron diferentes comportamientos entre ciclos de crecimiento, por ejemplo, las plantas de *R. sativus* en el ciclo invernal presentaron mayor tiempo a floración, mayor altura y producción de frutos que las plantas que crecieron en el ciclo primaveral. Esto podría estar asociado a las menores temperaturas y radiación, además de una respuesta diferente al fotoperiodo en la fase vegetativa que alargaron el ciclo de las plantas y permitieron captar mayor cantidad de nutrientes y agua para resultar en mayor tamaño (i.e., altura) y producción de semillas.

En general, no se encontraron diferencias claras entre poblaciones de malezas asociadas a la zona de recolección, a pesar de que posiblemente estas poblaciones evolucionaron en diferentes condiciones de suelo, temperatura, radiación, patrón de precipitaciones, especies competitivas, entre otros. Sin embargo, en días a floración solo las poblaciones del norte del país (LAJ y TUC), necesitaron menos días para florecer, relacionando este aspecto al cambio de latitud. El resto de las poblaciones de malezas florecieron sincrónicamente. Sin embargo, el cultivar hortícola mostró mayor número de días a floración, y menor altura, número de ramas y número de frutos, posiblemente debido a que fue seleccionado para incrementar la producción de raíz (botánicamente hipocótile). Para el ciclo primaveral, la supervivencia fue nula y no hubo

individuos para evaluar las demás variables. Debido a que la fecha de siembra fue muy tardía, y la plasticidad de éste es inferior (por procesos de selección sometidos) a la de las malezas. En cambio, el cultivo de servicio, en variables como altura y numero de ramas fue uno, o el que mejor comportamiento mostró en ambos ciclos. Esto podría estar asociado al mejoramiento dirigido a los aspectos para generar una buena cobertura de la superficie.

El número y dureza de los frutos fue mayor para las malezas, que no mostraron variabilidad significativa entre ellas, respecto a los cultivos. Este comportamiento podría estar asociado a que los cultivares fueron seleccionados para producción de raíz (hortícola) y producción foliar (cultivo de servicio), mientras que las malezas se seleccionan naturalmente por rasgos que le permiten su supervivencia entre las diferentes generaciones, por ejemplo, producción de semillas (Vercellino et al. 2023). La mayor dureza de los frutos de las malezas ayudaría a las semillas dentro de los mismos a sobrevivir por más tiempo esperando las condiciones adecuadas para asegurar la subsistencia (Vercellino et al., 2019; 2024). Esta hipótesis se refuerza al observar mayor dormición de semillas en las diferentes poblaciones de malezas, respecto a los cultivos.

Caracterización Genómica

En general, las malezas se diferenciaron de los cultivares actuales tanto hortícola como de servicio. Esto podría deberse a cambios en la estructura genética a través de los años por selección antropogénica (cultivos) o natural (malezas), generando erosiones o mutaciones del genoma, que explicarían la lejanía entre ellos.

Sin embargo, en los tres análisis realizados, las poblaciones de malezas no mostraron mayores diferencias entre ellas, sugiriendo que podrían tener un origen en común. Al evaluar la relación geográfica las poblaciones del norte del país (TUC) y del sureste de la provincia de Buenos Aires (NEC) mostraron valores de F_{ST} menores a 0,05. Esta baja diferenciación genética podría estar asociada a que las poblaciones de malezas, de origen feral, recibieron diferentes procesos de cuello de botella a lo largo de la historia (1) durante la domesticación de la especie, (2) durante la desdomesticación, (3) durante la introducción a Sudamérica.

A pesar de ello, dentro de los grandes grupos (malezas vs. cultivos) se pudo observar diferentes comportamientos de las poblaciones. Dentro del grupo de poblaciones de nabón maleza, se observaron dos poblaciones que presentaron una diferenciación genética mayor con el total de sus pares, Córdoba (COR) y Ascasubi (ASC), lo que podría sugerir tres hipótesis contrastantes. En primer lugar, ambas

poblaciones de nabón maleza en la Argentina habrían sido las primeras en establecerse y dieron origen a las demás que se diferencian de estas debido a el tiempo evolutivo por el que pasaron. En segundo lugar, estas poblaciones se habrían aislado antes que las demás y por alguna razón evolucionaron distinto. En tercer lugar, éstas dos poblaciones tendrían un origen distinto al resto, ya que fueron entre todas las malezas las de mayor diferenciación genética. Además, ASC fue la que mayor diferenciación demostró frente a los cultivares y algunos rasgos vistos previamente en esta población (e.g., flores amarillas, Vercellino RB comunicación personal) podría sugerir la hibridación con la especie emparentada *Raphanus raphanistrum*.

Por otro lado, las poblaciones de la provincia de Buenos Aires mostraron las menores diferenciaciones genéticas entre ellas, sugiriendo que podrían haber surgido a partir de una reciente dispersión por equipos agrícolas. Por ejemplo, mediante el transporte de semillas por las cosechadoras, una situación común en nuestro país, donde la labor de cosecha se realiza mayoritariamente por máquinas contratadas que se mueven de una zona a otra y de un campo a otro (Tourn et al. 2018).

Por otro lado, se pudo observar que el cultivar hortícola italiano presentó la menor diferencia con las malezas frente a los demás cultivares, lo que podría sugerir que las poblaciones ferales (de-domesticadas) que ingresaron a nuestro país lo hicieron desde esta región. Estos resultados abren la posibilidad a nuevos estudios para determinar el origen de las poblaciones argentinas de nabón en nuestro país. Sin embargo, cuando evaluamos en conjunto los resultados de fastStructure y PCA observamos un gran agrupamiento de las malezas, separadas de los cultivos. Esto sugiere que para estudiar el origen de las poblaciones de nabón en nuestro país deberíamos incluir en el análisis poblaciones ferales de nabón, de *R. raphanistrum* y cultivares de diversas partes del mundo para poder hacer análisis de diferenciación genética y de agrupación con resultados más certeros.

Conclusión

Las poblaciones de nabón maleza de Argentina mostraron escasa variabilidad entre ellas en sus rasgos morfo-fisiológicos, aunque proveniendo de regiones distantes de nuestro país. Contrariamente, se diferenciaron de los cultivares, especialmente del cultivar hortícola. Además, la poca diferenciación genética entre sí, sugiere un origen común y numerosos procesos de cuellos de botella; sin embargo, se diferenciaron claramente de los cultivares evaluados. Estudios futuros deberían considerar el uso de base de datos de secuencias de poblaciones ferales de *R. sativus*, de la especie *R. raphanistrum* y de cultivares de diferente origen geográfico para estudiar el origen de las poblaciones argentinas de nabón.

Bibliografía

- AAPRESID. 2024.** Asociación Argentina de Productores en Siembra Directa. REM. Mapa de malezas. Disponible en: <http://www.aapresid.org.ar/rem/mapas-rem/>. (último acceso: 1/11/24).
- Arro J, Labate JA. 2022.** Genetic variation in a radish (*Raphanus sativus* L.) geodiversity collection. *Genetic Resources and Crop Evolution* **69**: 163–171.
- Batlla D, Benech-Arnold R. 2007.** Predicting changes in dormancy level in weed seed soil banks: Implications for weed management. *Crop Protection* **26**: 189–197.
- Batlla D, Ghersa CM, Benech-Arnold RL. 2020.** Dormancy, a critical trait for weed success in crop production systems. *Pest Management Science* **76**: 1189–1194.
- Bertolotto M, Marzetti M. 2017.** Manejo de malezas problema. Cultivos de cobertura. *Aapresid* **5342**: 31.
- Campbell LG, Snow AA, Ridley CE. 2006.** Weed evolution after crop gene introgression: Greater survival and fecundity of hybrids in a new environment. *Ecology Letters* **9**: 1198–1209.
- Cousens RD, Young KR, Tadayyon A. 2010.** The role of the persistent fruit wall in seed water regulation in *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). *Annals of Botany* **105**: 101–108.
- Dean JE, Weil RR. 2009.** Brassica cover crops for nitrogen retention in the mid-atlantic coastal plain. *Journal of Environment Quality* **38**: 520–528.
- Ellstrand NC, Heredia SM, Leak-Garcia JA, Heraty JM, Burger JC, Yao L, Nohzadeh-Malakshah S, Ridley CE. 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, Haccou P, Lu B-R, Snow AA, Stewart NC, et al. 2013.** Introgression of crop alleles into wild or weedy populations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **44**: 325–345.
- Fernández Farnocchia RB, Benech-arnold RL, Mantese A, Batlla D. 2021.** Optimization of timing of next-generation emergence in Amaranthus hybridus is determined via modulation of seed dormancy by the maternal environment. *Journal of Experimental Botany* **72**: 4283–4297.
- Finch-savage WE, Footitt S. 2017.** Seed dormancy cycling and the regulation of dormancy mechanisms to time germination in variable field environments. *Journal of Experimental Botany* **68**: 843–856.
- Finch-Savage WE, Leubner-Metzger G. 2006.** Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist* **171**: 501–523.

- Hegde SG, Nason JD, Clegg JM, Ellstrand NC. 2006.** The evolution of California's wild radish has resulted in the extinction of its progenitors. *Evolution* **60**: 1187–1197.
- Huh SM, Jang H, Yim B, Kim J, Cho A, Mun J, Yu H, Jeong JG. 2024.** Characterization of agronomic traits and genomic diversity in a newly assembled radish core collection. *Crop Science*: 88–109.
- Ibarra F. 1937.** Malezas más comunes del trigo y del lino. *Almanaque del Ministerio de Agricultura*.: 405–410.
- INASE. 2024.** Instituto Nacional del Semillas. Catalogo Nacional de Cultivares. Disponible en: <https://gestion.inase.gob.ar/registroCultivares/publico/catalogo>. (Último acceso: 1/11/24).
- Kebaso L, Frimpong D, Iqbal N, Bajwa AA, Namubiru H, Ali HH, Ramiz Z, Hashim S, Manalil S, Chauhan BS. 2020.** Biology, ecology and management of *Raphanus raphanistrum* L.: A noxious agricultural and environmental weed. *Environmental Science and Pollution Research* **27**: 17692–17705.
- Li X, Wang J, Qiu Y, Wang H, Wang P, Zhang X, Li C, Song J, Gui W, Shen D, et al. 2021.** SSR-Sequencing reveals the inter- and intraspecific genetic variation and phylogenetic relationships among an extensive collection of radish (*Raphanus*) germplasm resources. *Biology* **10**: 1250.
- Liu Y, Darmency H. 2019.** Morphological differences among *Raphanus raphanistrum* populations and their relationship to related crops. *Plant Breeding* **138**: 907–915.
- Malik MS, Norsworthy JK, Riley MB, Bridges W. 2010.** Temperature and Light Requirements for wild radish (*Raphanus raphanistrum*) Germination over a 12-month period following maturation. *Weed Science* **58**: 136–140.
- Mitsui Y, Shimomura M, Komatsu K, Namiki N, Shibata-Hatta M, Imai M, Katayose Y, Mukai Y, Kanamori H, Kurita K, et al. 2015.** The radish genome and comprehensive gene expression profile of tuberous root formation and development. *Scientific Reports* **5**: 10835.
- Oerke EC. 2006.** Crop losses to pests. *Journal of Agricultural Science* **144**: 31–43.
- Pandolfo CE, Presotto A, Cantamutto M. 2018.** *Raphanus sativus* L. - *Raphanus raphanistrum* L. In: Malezas e Invasoras de la Argentina. 625–636.
- Pandolfo CE, Presotto A, Moreno F, Dossou I, Migasso JP, Sakima E, Cantamutto M. 2016.** Broad resistance to acetohydroxyacid-synthase-inhibiting herbicides in feral radish (*Raphanus sativus* L.) populations from Argentina. *Pest Management Science* **72**: 354–361.
- Snow AA, Campbell LG. 2005.** *Can feral radishes become weeds?*, in *Crop Ferality and Volunteerism: A Threat to Food Security in the Transgenic Era?*, ed. by Gressel J. Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL, pp.

- Snow AA, Culley TM, Campbell LG, Sweeney PM, Hegde SG, Ellstrand NC. 2010.** Long-term persistence of crop alleles in weedy populations of wild radish (*Raphanus raphanistrum*). *New Phytologist* **186**: 537–548.
- Tourn, S.N. Diez de Ulzurrum, P. Exilart, A. Lasaga, R. Platz, J.P. 2018.** Presencia y abundancia de semillas de malezas en máquinas cosechadoras. *II Congreso de la ASACIM*, pág. 24.
- Vercellino RB, Hernández F, Pandolfo CE, Cantamutto M, Presotto A. 2021.** Ecological fitness cost associated with the AHAS Trp574Leu mutation in feral *Raphanus sativus*. *Weed Research* **61**: 210–220.
- Vercellino R, Hernández F, Pandolfo C, Ureta MS, Presotto A. 2023a.** Agricultural weeds: The contribution of domesticated species to the origin and evolution of feral weeds. *Pest Management Science* **79**: 922–934.
- Vercellino RB, Hernández F, Presotto A. 2023b.** The role of intraspecific crop-weed hybridization in the evolution of weediness and invasiveness: cultivated and weedy radish (*Raphanus sativus* L.) as a case study. *American Journal of Botany* **110**: 1–36.
- 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, Cantamutto M, Presotto A. 2024a.** Interference of feral radish (*Raphanus sativus*) resistant to AHAS-Inhibiting herbicides in oilseed rape, wheat and sunflower crops. *International Journal of Pest Management* **70**: 111–120.
- Vercellino RB, Pandolfo CE, Cerrota A, Cantamutto M, Presotto A. 2019.** The roles of light and pericarp on seed dormancy and germination in feral *Raphanus sativus* (Brassicaceae). *Weed Research* **59**: 396–406.
- Vercellino RB, Presotto A, Hernández F, Pandolfo C. 2024b.** Influence of feral *Raphanus sativus* seed attributes and burial depth in seedling emergence dynamics. *Weed Research*: 1–10.
- Vigueira CC, Olsen KM, Caicedo AL. 2013.** The red queen in the corn: agricultural weeds as models of rapid adaptive evolution. *Heredity* **110**: 303–311.
- Wright. 1978.** Evolution and the genetics of populations. *Volume 4: variability within and among natural populations*.
- Ye Xu, Ji-wei Mai, Bing-jie Yu, Hong-xia Hu, Liang Yuan, Roman Jashenko, and Rong Ji. 2019.** Study on the Genetic Differentiation of Geographic Populations of *Calliptamus italicus* (Orthoptera: Acrididae) in Sino-Kazakh Border Areas Based on Mitochondrial COI and COII Genes. *Journal of Economic Entomology*, **112**(4), 2019, 1912–1919.
- Zhang X, Liu T, Wang J, Wang P, Qiu Y, Zhao W, Pang S, Li X, Wang H, Song J, et**

al. 2021. Pan-genome of *Raphanus* highlights genetic variation and introgression among domesticated, wild, and weedy radishes. *Molecular Plant* **14**: 2032–2055.

Zheng X, Levine D, Shen J, Gogarten SM, Laurie C, Weir BS. 2012. A high-performance computing toolset for relatedness and principal component analysis of SNP data. *Bioinformatics* **28**: 3326–3328.

Anexo

*Tabla 1. Máxima verosimilitud restringida para supervivencia, días a floración, altura, número de ramas y número y dureza de los frutos de *R. sativus*. Los datos corresponden a dos fechas de siembra (invierno y primavera), 13 poblaciones de *R. sativus* maleza y dos cultivares, cultivados en el campo experimental del Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur en la campaña 2024.*

Efectos Fijos	Supervivencia			Días a floración		
	GL _{NUM/DEN}	F	P	GL _{NUM/DEN}	F	P
Fecha de siembra (F)	1/74	22.74	<0.0001	1/988	1717.85	<0.0001
Biotipo (B)	12/74	27.3	<0.0001	14/988	8147.47	<0.0001
F x B	12/74	10.58	<0.0001	14/988	508.31	<0.0001
Efectos Aleatorios	Z	P		Z	P	
Bloque	0.98	0.1625		0	.	
Residual	6.08	<0.0001		22.26	<0.0001	
Altura						
Efectos Fijos	Altura			Número de ramas		
	GL _{NUM/DEN}	F	P	GL _{NUM/DEN}	F	P
Fecha de siembra (F)	1/381	4407	<0.0001	1/381	245.49	<0.0001
Biotipo (B)	14/381	437.1	<0.0001	14/381	153.15	<0.0001
F x B	13/381	97.53	<0.0001	13/381	23.89	<0.0001
Efectos Aleatorios	Z	P		Z	P	
Bloque	0.35	0.3638		0	.	
Residual	13.81	<0.0001		13.86	<0.0001	
Número de frutos						
Efectos Fijos	Número de frutos			Dureza del fruto		
	GL _{NUM/DEN}	F	P	GL _{NUM/DEN}	F	P
Fecha de siembra (F)	1/372	21.79	<0.0001	1/372	12.56	0.0004
Biotipo (B)	14/372	22.42	<0.0001	14/372	17.58	<0.0001
F x B	13/372	9.33	<0.0001	13/372	1.56	0.0933
Efectos Aleatorios	Z	P		Z	P	
Bloque	1.17	0.1215		0	.	
Residual	13.64	<0.0001		13.69	<0.0001	