

# ESTUDIO DE LA AUTOINCOMPATIBILIDAD GENÉTICA EN DOS ESPECIES BRASICACEAS DE LA ARGENTINA

AUTORA

**Luzuriaga, Angelina**

TUTOR

**Dra. María Soledad Ureta**

CONSEJEROS

**Dr. Alejandro D. Presotto**

**Dr. Claudio E. Pandolfo**

**Universidad Nacional del Sur**



**Dpto. de Agronomía.**

***A mi padre, mi héroe incondicional, mi guardián y mi más fiel  
admirador...***

## **AGRADECIMIENTOS**

A la Dra. Soledad Ureta, directora de esta tesis, por la orientación y ayuda que me brindo para la realización de este trabajo, por su apoyo y sobre todas las cosas por su amistad incondicional.

Al Dr. Alejandro Presotto y el Dr. Claudio Pandolfo, consejeros de esta tesis, por sus revisiones y consejos.

Al Dr. Antonio Garayalde, por su ayuda en la realización del análisis estadístico.

Al Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur, por formarme, capacitarme y permitirme la oportunidad de finalizar mi carrera, como así también, a todas las personas que forman el valioso plantel docente y no docente.

A mis padres, Angela y Edgardo, porque ellos han dado razón a mi vida, sobre todo a mi madre por su paciencia, consejos y apoyo incondicional. Todo lo que soy es gracias a ellos.

A mis tíos, Felisa y Luis, por sus palabras de aliento en todo momento que no me dejaban caer, para que siguiera adelante y cumpla con mis ideales.

A los amigos, de la infancia, de esta hermosa carrera, a aquellas personas que sin pensar fueron cruzándose en mi vida transformándose en bellas amistades. Los volvería a elegir una y mil veces más.

Al resto de la familia, que siempre me han apoyado en cada paso que di.

A todos los que directa o indirectamente contribuyeron a la realización de este trabajo.

**A todos  
Gracias.**

## RESUMEN

Las brasicáceas también llamadas crucíferas (*Brassicaceae*) son una importante familia vegetal que incluye unos 338 géneros y unas 3.709 especies, se encuentra distribuida ampliamente en diversos climas alrededor del mundo. Han sido cultivadas para alimentación humana por siglos, pero también es conocida por presentar especies con alto poder invasor, que interfieren en los cultivos más significativos de la humanidad. Se conocen más de 120 especies brasicáceas que son malezas y algunas forman complejos maleza-cultivo (*Raphanus sativus* L.-*R. raphanistrum* L.; *Brassica napus*-*B. rapa*) siendo capaces de intercambiar genes con las especies cultivadas bajo condiciones naturales, aumentando su invasividad. Por lo tanto, el objetivo de la presente tesis fue comparar poblaciones de las especies de *Brassica rapa* y *Raphanus sativus* desarrolladas en ambientes ruderales y agrestales, con la finalidad de medir el grado de autocompatibilidad de dichas especies, debido a que han sido estudiadas en detalle para muchos caracteres asociados a la domesticación, pero poco se conocía del mecanismo de autoincompatibilidad.

Se analizaron diez poblaciones de las especies *B. rapa* y *R. sativus*, una vez establecidas en el campo experimental se taparon algunas plantas con bolsas antiafidos a modo de tratamiento dejando otras libres utilizadas como control para su polinización libre por insectos. En el caso de *R. sativus* debido a la gran dimensión de todas sus plantas se procedió a tapar solo algunas ramas. Cuando las plantas alcanzaron la madurez fisiológica se realizó la cosecha en forma manual y en el laboratorio se realizaron las determinaciones de: número de silicuas y semillas por silicua, tamaño de silicua, y biomasa de las semillas.

Los resultados demostraron que no existen diferencias en el comportamiento de las especies según el ambiente de origen, es decir, que el mecanismo de autoincompatibilidad de *B. rapa* y *R. sativus* no ha sido modificado a pesar de haber estado en contacto con especies domesticadas.

# ÍNDICE DE CONTENIDOS

<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	III
<b>RESUMEN</b> .....	IV
<b>ÍNDICE DE CONTENIDOS</b> .....	V
<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b> .....	VII
<b>ÍNDICE DE TABLAS</b> .....	IX
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	- 1 -
Importancia económica y social.....	- 1 -
Evolución de las especies .....	- 1 -
Domesticación .....	- 1 -
Poblaciones agrestales y ruderales.....	- 3 -
El cultivo colza-canola .....	- 3 -
Descripción morfológica .....	- 4 -
Especies invasoras .....	- 5 -
➤ <i>Brassica rapa</i> .....	- 5 -
➤ <i>Raphanus sativus</i> .....	- 7 -
Hibridación interespecífica y flujo génico .....	- 10 -
Autoincompatibilidad.....	- 11 -
<b>HIPÓTESIS</b> .....	- 12 -
<b>OBJETIVO</b> .....	- 12 -
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	- 13 -
Campo experimental .....	- 13 -
Material experimental.....	- 13 -
Desarrollo del experimento.....	- 15 -
Determinaciones.....	- 19 -
➤ Número de silicuas y de semillas por silicua .....	- 19 -
➤ Longitud de silicua y rostro (Tamaño de silicua).....	- 19 -
➤ Biomasa de las semillas.....	- 20 -
➤ Análisis estadístico .....	- 20 -
<b>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b> .....	- 21 -
<i>Brassica rapa</i> .....	- 21 -
➤ Número de silicuas por rama .....	- 21 -
➤ Número de semillas por silicua.....	- 23 -
➤ Tamaño de silicua.....	- 24 -

➤ Biomasa de semilla.....	- 25 -
<b>Raphanus sativus</b> .....	- 28 -
➤ Número de silicuas por rama.....	- 28 -
➤ Número de semillas por silicua.....	- 30 -
➤ Tamaño de silicua.....	- 31 -
➤ Biomasa de las semillas.....	- 33 -
<b>CONSIDERACIONES FINALES</b> .....	- 35 -
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	- 36 -

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Triángulo de "U" de relaciones entre especie de <i>Brassica</i> .....	- 2 -
Figura 2. Caracteres morfológicos de la especie <i>B. napus</i> . .....	- 4 -
Figura 3. Inflorescencias de <i>B. napus</i> y <i>B. rapa</i> .....	- 7 -
Figura 4. Nabón o rabanito ( <i>R. sativus</i> ), en sus formas silvestre y cultivada .....	- 8 -
Figura 5. <i>R. sativus</i> en su forma silvestre en estadios tempranos, avanzados y floración.....	- 9 -
Figura 6. Ubicación geográfica del campo experimental. ....	- 13 -
Figura 7. Materiales utilizados para el ensayo. ....	- 15 -
Figura 8. Trasplante al campo experimental. ....	- 16 -
Figura 9. Control de malezas mediante desmalezado manual. ....	- 17 -
Figura 10. Colocación de malla anti heladas. ....	- 17 -
Figura 11. Colocación de bolsas antiafidos. ....	- 18 -
Figura 12. Determinación del número de silicuas para <i>Raphanus</i> y número de semillas para <i>Brassica</i> .....	- 19 -
Figura 13. Determinación del tamaño de silicua. ....	- 20 -
Figura 14. Número promedio de silicuas por rama para las poblaciones de <i>B. rapa</i> agrestales y ruderales y <i>B. napus</i> . ....	- 21 -
Figura 15. Silicuas para individuos tratamiento de la población NEC originada en un ambiente agrestal. ....	- 22 -
Figura 16. Comparación del número de silicuas por rama para individuos control y tratamiento de la población TDV originada en un ambiente ruderal. ....	- 22 -
Figura 17. Número promedio de semillas por silicua para la especie <i>B. rapa</i> agrestales y ruderales y <i>B. napus</i> .....	- 23 -
Figura 18. Comparación del número de semillas por silicua para individuos tratamiento de la especie <i>B. napus</i> y <i>B. rapa</i> .....	- 24 -

Figura 19. Tamaño promedio de silicua para la especie <i>B. rapa</i> agrestales y ruderales y <i>B. napus</i> .....	- 25 -
Figura 20. Comparación del tamaño de silicuas para individuos de la especie <i>B. rapa</i> . .....	- 25 -
Figura 21. Variabilidad del tamaño de semilla para individuos control y tratamiento de la especie <i>B. rapa</i> originados en ambientes agrestales. ....	- 26 -
Figura 22. Uniformidad en el tamaño de las semillas en individuos de la especie <i>B. napus</i> . .....	- 27 -
Figura 23. Número promedio de silicuas por rama para las poblaciones de <i>R. sativus</i> agrestales y ruderales .....	- 28 -
Figura 24. Número promedio de semillas por silicua para la especie <i>R. sativus</i> agrestales y ruderales .....	- 30 -
Figura 25. Tamaño promedio de silicuas para la especie <i>R. sativus</i> agrestales y ruderales.....	- 31-
Figura 26. Tamaño de silicua para individuos control y tratamiento de la población PIE y ASC.....	- 32 -
Figura 27. Semillas chuzas en individuos tratamiento de la especie <i>R. sativus</i> .....	- 32 -
Figura 28. Tamaño de semilla para individuos control y tratamiento de la población TSA y PIE. ....	- 34 -



## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Materiales de <i>B. rapa</i> , <i>B. napus</i> y <i>R. sativus</i> utilizados para el ensayo de evaluación de autoincompatibilidad. ....	- 14 -
Tabla 2. Diagrama representativo de la distribución de las plantas en el campo experimental. ....	- 16 -
Tabla 3. Número de silicuas por rama, número de semillas por silicua y tamaño de silicua para individuos de la especie <i>B. rapa</i> y <i>B. napus</i> . ....	- 22 -
Tabla 4. Peso de 1000 semillas para individuos de la especie <i>B. rapa</i> y <i>B. napus</i> .....	- 26 -
Tabla 5. Número promedio de silicuas por rama, número de semillas por silicua y tamaño de silicua para individuos de la especie <i>R. sativus</i> . ....	- 29 -
Tabla 6. Peso de 1000 semillas en individuos de la especie <i>R. sativus</i> . ....	- 33 -

# INTRODUCCIÓN

## Importancia económica y social

Las brasicáceas también llamadas crucíferas (*Brassicaceae*) son una importante familia vegetal que incluye unos 338 géneros y unas 3.709 especies, se encuentra distribuida ampliamente en diversos climas alrededor del mundo, excepto la Antártida. La mayor distribución y abundancia de taxas ocurren en el hemisferio norte, sin embargo, numerosos géneros son hallados en el hemisferio sur, varios de los cuales son endémicos en esas regiones (Lysak y Koch, 2011; Al-Shehbaz *et al.*, 2006). Esta familia se destaca por incluir especies que han sido cultivadas por siglos para la alimentación humana, como fuente de aceites industriales y comestibles, condimentos y productos hortícolas. Dentro de las especies destinadas a la alimentación humana, se encuentran variedades hortícolas, como coles o repollos (*Brassica oleracea*), nabo (*B. rapa*) y rábano (*Raphanus sativus*); variedades destinadas a la producción de condimentos como las mostazas (*B. nigra*, *B. juncea*), así como también especies de gran importancia en la producción de aceites (*B. napus*, *B. rapa*) (FitzJohn *et al.*, 2007).

## Evolución de las especies

### Domesticación

Las plantas que el ser humano tomó para su provecho fueron moldeadas y domesticadas por éste, creándose, una gran diversidad según el uso por el cual se seleccionaron. Algunas de estas especies tienen su origen en ambientes cultivados, no encontrándose en estado silvestre en ningún momento previo de su evolución. En cambio, algunas especies silvestres fueron adaptándose a ambientes modificados por el hombre, sin ser cultivadas, aprovechando los hábitats favorables creados para el cultivo y manteniendo estrechas relaciones con las especies mejoradas, intercambiando material genético y compitiendo por los recursos (Gómez-Campo y Prakash, 1999).

El proceso de domesticación está relacionado con la pérdida de la capacidad de perpetuarse en ausencia de actividad humana (Harlan, 1992). Si bien la mayor parte de las especies cultivadas han emergido a partir de la domesticación de formas silvestres, algunas de ellas, evolucionaron a partir de especies previamente consideradas malezas (Vavilov, 1951; Harlan, 1992; Hancock, 2012).

Algunos de los caracteres asociados a la domesticación son:

- ✿ auto-compatibilidad
- ✿ ausencia o leve dormición de semillas
- ✿ alta supervivencia de plántulas
- ✿ alta tasa de crecimiento
- ✿ retención de granos.

Aunque los caracteres asociados a la domesticación están inversamente correlacionados con la invasividad, y podrían persistir seleccionados en el agro ecosistema o ligados a genes seleccionados en el agro ecosistema. La presencia de algunos de estos caracteres en una población silvestre/maleza indicaría introgresión/feralidad del cultivo (Campbell *et al.*, 2009; Warwick *et al.*, 2009; Hovick *et al.*, 2012; Mercer *et al.*, 2014).

Entre todas las especies de brasicáceas domesticadas, sin dudas las del género *Brassica* son las de mayor relevancia mundial. De estas, seis especies son cultivadas alrededor del mundo, y forman un complejo cuyas relaciones filogenéticas fueron descritas por el botánico coreano Woo Jang-choon, en lo que se conoce como el triángulo de "U" (Figura 1). Las especies diploides *B. nigra* (n=8, BB), *B. oleracea* (n=9, CC) y *B. rapa* (n=10, AA), mediante hibridaciones, dieron origen a tres especies alopoliploides, *B. carinata* (n=17, BBCC), *B. juncea* (n=18, AABB) y *B. napus* (n=19, AACC). Una de las primeras especies domesticadas, y una de las más importantes fue *B. rapa*.

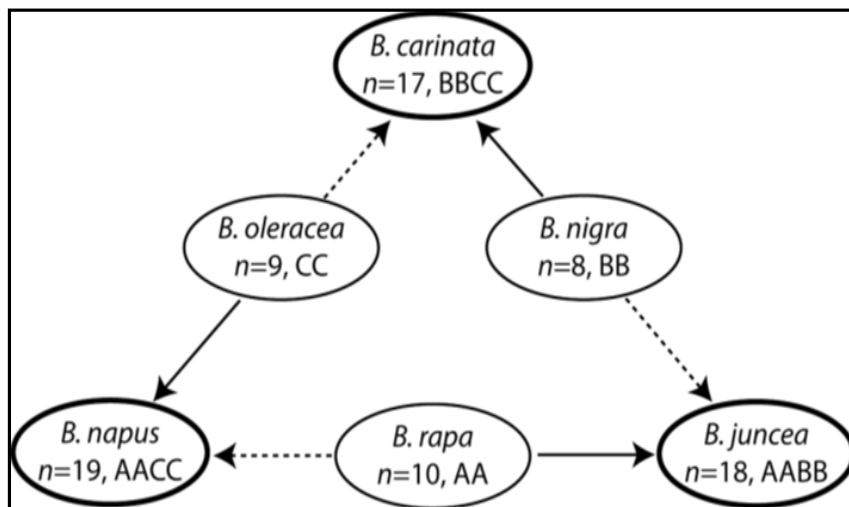


Figura 1. Triángulo de "U", que muestra las relaciones entre las especies de *Brassica* (Nagaharu 1935).

## Poblaciones agrestales y ruderales

Las poblaciones pueden clasificarse según el ambiente en el que habitan. Las poblaciones agrestales son aquellas que aparecen dentro de los cultivos, mientras que las ruderales son las que aparecen en bordes de caminos, campos de cultivos o zonas urbanas. En ambientes ruderales los estreses bióticos y abióticos son los principales agentes de selección (Campbell, *et al.*, 2009). En estos ambientes, caracteres del cultivo asociados generalmente a un rápido crecimiento y reproducción suelen producir híbridos silvestre-cultivo con baja aptitud biológica, limitando la introgresión (Ellstrand *et al.*, 2013). Sin embargo, en ambientes agrestales, artificialmente benignos por una aplicación continua de plaguicidas y fertilizantes, los principales estreses son la aplicación de herbicidas y la competencia con el cultivo (Martínez-Ghersa *et al.*, 2000). Por esto, se considera que en ambientes agrestales caracteres del cultivo como menor dormición, mayor tasa de crecimiento, mayor partición a estructuras reproductivas y sobre todo resistencia a herbicidas, se seleccionarán positivamente aumentando el riesgo de introgresión de caracteres del cultivo.

## El cultivo colza-canola

Se considera que *B. napus*, reconocida como colza o canola, deriva de múltiples hibridaciones interespecíficas espontáneas entre *B. rapa* y *B. oleracea*, ocurridas durante la Edad Media, cuando se las cultivaba en forma conjunta.

Entre las seis especies cultivadas de *Brassica*, la de mayor relevancia mundial actualmente es *B. napus*, destacándose por su elevada participación en la producción mundial de aceites comestibles. Es la tercera oleaginosa de importancia mundial, después de la palma y la soja, siendo una excelente materia prima para aceite comestible y biodiesel y su harina es una fuente proteica para alimentación animal (FAO, 2018).

En Argentina, el cultivo de colza se presenta como una opción excelente tanto para los productores como para la industria. La producción de aceite está centrada casi exclusivamente en cultivos estivales. La colza por su ciclo invierno – primaveral accede al mercado en otra época del año, por lo cual abastece a la industria en momentos en que ésta permanece ociosa y no se superpone con la molienda de las otras oleaginosas.

El rendimiento promedio nacional de los últimos 20 años según las estadísticas de la FAO, es de 1.500 kg/ha, y asciende a 1800 kg/ha en los últimos 10 años.

Si bien históricamente la colza en Argentina presenta fuertes fluctuaciones en su importancia relativa, la demanda de aceites para biodiesel ha despertado un nuevo interés por su cultivo.

### Descripción morfológica

Es una planta anual, ocasionalmente bienal, de profunda raíz pivotante y abundantes raíces secundarias. Posee tallos erectos y ramificados, que pueden alcanzar 1,6 m de altura. Hojas de color verde oscuro a glaucas, las basales lobuladas pecioladas, las del estrato medio poseen un pecíolo breve, y las superiores no poseen pecíolo y son abrazadoras. El nivel de abrazamiento de las hojas superiores es parcial en *B. napus*, lo cual la diferencia de *B. rapa*, que presenta abrazamiento total. La pubescencia es escasa en toda la planta. Flores amarillas, más claras y grandes que *B. rapa*, las flores abiertas no suelen superar los pimpollos. Las silicuas son de 6 a 8 cm de largo por 4 a 5 mm de ancho, conteniendo entre 10 y 30 semillas. Rostro delgado de 9-16 mm de longitud, de 1/5-1/6 del largo de las valvas. Semillas esféricas, castaño-rojizas a negruzcas de 1,8 a 2,7 mm, con un peso de 1000 que no supera los 4 gramos (Mulligan, 1995, Gulden *et al.*, 2008) (Figura 2).



Figura 2. Caracteres morfológicos de la especie *B. napus*.

## Especies invasoras

La familia de las brasicáceas es también conocida por presentar especies con un alto poder invasor, que interfieren en los cultivos más significativos de la humanidad. Las malezas constituyen una de las mayores limitantes del rendimiento de los cultivos, con niveles de pérdidas superiores al diez por ciento de la producción agrícola mundial. Son plantas que prosperan y forman poblaciones en ambientes creados o modificados sustancialmente por el hombre. Como se mencionó anteriormente, al mismo tiempo que se domesticaban las especies de interés, se fueron creando nuevos hábitats que, desde entonces, han conducido a la evolución de las malezas (Harlan y Wet, 1965; Wet, 1968; Vibrans, 2002). Se conocen más de 120 especies brasicáceas que son malezas, algunas de estas forman complejos maleza-cultivo (*R. sativus* L.- *R. raphanistrum* L.; *B. napus* - *B. rapa*) y son capaces de intercambiar genes con las especies cultivadas bajo condiciones naturales (Warwick *et al.* 2003, 2009), aumentando su invasividad.

### ➤ *Brassica rapa*

En Argentina, *B. rapa* también reconocida como nabo, nabo silvestre o colza polaca, se encuentra distribuida en las provincias de Salta, Jujuy, San Juan, Santa Fe, Entre Ríos, La Pampa, Buenos Aires, Río Negro, Chubut y Tierra del Fuego, pero se destaca principalmente en la región Pampeana (Martínez-Laborde 1999). Prefiere hábitats disturbados, con frecuencia se encuentra en potreros, rastrojos de cultivos, a la vera de caminos, y otros terrenos modificados (Marzocca *et al.*, 1976). Fue una de las primeras brasicáceas domesticadas (Gómez-Campo y Prakash, 1999) y existen evidencias de su uso entre 1500 y 2000 años A.C. en la India como un cultivo multipropósito.

### Importancia como especie invasora

Es una maleza común en cultivos de trigo y otros cereales de invierno, normalmente emerge durante el otoño- invierno, aunque en la provincia de Buenos Aires se han observado emergencias prácticamente todo el año, por este motivo se encuentra presente en casi todos nuestros cultivos, siendo una especie fuertemente invasora (Marzocca *et al.*, 1976). Se difunde como contaminante botánico de las semillas de los cereales y también persiste en los rastrojos. En los veranos lluviosos puede rebrotar luego de la cosecha de los cereales invernales. También puede afectar cultivos de girasol, maíz, sorgo, montes frutales, huertas y alfalfares. Con frecuencia sus semillas se encuentran entre los cuerpos extraños o impurezas de la alfalfa (Parodi, 1964; Marzocca *et al.*, 1976). Su importancia como maleza en el país es reconocida desde la

década de 1930 (Parodi, 1964; Ibarra, 1937). Según Tenenbaum (1937), la abundancia de *B. rapa* como maleza de trigo y en especial de lino fue tal, que la sola separación de los granos de nabo pagaba el trabajo de limpieza y hasta el costo de la producción del cereal cosechado. Por este motivo, el gobierno incentivó a los productores a realizar la siembra por separado, con un resultado económico superior al de la siembra de cereales.

### Descripción morfológica

Es una hierba anual que se propaga por semillas. Florece a fines de invierno principios de primavera hasta fines de verano, aunque también existen flores otoñales en plantas que llegan a desarrollarse en verano. De raíz pivotante delgada, aunque en algunas variedades cultivadas y en poblaciones ferales, la raíz puede estar engrosada. Posee tallos erguidos ramificados, de 0,3 a 1,5 m de altura, de pubescencia variable. Las hojas basales son cortamente pecioladas, lirado-pinatífidas, dentadas, no persistentes. Las hojas superiores son lanceoladas, enteras y abrazadoras en la base. La pubescencia en las hojas es variable. Posee inflorescencia del tipo racimosa, donde las flores abiertas se encuentran por encima de los pimpollos (característica que permite diferenciarla de *B. napus*) (Figura 3). Los pétalos son de color amarillo intenso. Las silicuas se disponen a la madurez de forma oblicuamente ascendente, miden de 4 a 7 cm de longitud, con un rostro delgado de 8-22 mm de longitud (1/3-1/2 del largo de las valvas). Las semillas son globosas, castaño-rojizas a negras, de 1,2-1,5 mm (Parodi, 1964; Boelcke, 1967; Marzocca *et al.*, 1976; Marzocca, 1994; Mulligan, 1995; Gulden *et al.*, 2008). Esta especie presenta grupos definidos o subespecies, diferenciados por sus características morfológicas. Existen tipos oleíferos, grupos cultivados por sus hojas y otros por sus raíces carnosas (Gomez-Campo y Prakash, 1999).



Figura 3. Inflorescencias de *B. napus* (izquierda) y *B. rapa* (derecha). Se aprecia en la primera que los pimpollos se encuentran por arriba de las flores abiertas. Imagen gentileza de Canola Council.

➤ *Raphanus sativus*

En nuestro país esta especie también reconocida como rábano, aparece mencionada en el almanaque de 1937 del Ministerio de Agricultura, donde es referida como maleza frecuente del trigo y lino (Ibarra, 1937) muy común en la región Pampeana Argentina. El origen es muy remoto y aunque no ha sido elucidado por completo, las investigaciones recientes parecen indicar que fue domesticado independientemente en Europa y Asia (Warwick, 2011; Snow y Campbell, 2005). Estudios moleculares han apuntado hacia eventos de domesticación múltiples e independientes, a partir de distintas poblaciones y subespecies de *Raphanus* silvestre (Yamagishi y Terachi, 2003; Yamane *et al.*, 2005; Lü *et al.*, 2008). Es una maleza usual en cultivos de cereales, oleaginosas y hortalizas. En general, crece principalmente en tierras modificadas y se presenta vegetando de forma aislada, aunque puede adquirir un importante carácter invasor. Sus semillas se registran como impurezas de los granos de cereales y oleaginosas.

Descripción morfológica

Es una planta anual o bienal, de raíz pivotante gruesa, napiforme, blanquecina o coloreada. Posee tallos erectos, de 40-130 cm de altura, simples o ramificados, generalmente con pubescencia hispida en la parte inferior, y glabros y glaucos en la superior, desde verdes con tintes rojizos, hasta casi totalmente rojizo violáceos. Las hojas son pecioladas, las inferiores y medias lirado-pinatipartidas a pinatisectas, de margen dentado. Las hojas medias y superiores son gradualmente más simples, a



menudo glabras. Racimos terminales y axilares laxos de 10-50 flores. Flores con pétalos blancos, rosado-violáceos o liláceos, con nervaduras oscuras. El fruto es una silicua gruesa, carnosa, oblongo cónica, indehiscente, de hasta unos 8 cm de longitud, con la parte valvar muy breve, vana, semejando un pedicelo, y la parte estilar muy desarrollada, con las semillas incluidas en un tejido esponjoso y terminada en un rostro alargado cónico. Semillas grandes, ovadas, hasta 4 mm de longitud, con tegumento castaño-rojizo, reticulado (Boelcke, 1967; Marzocca *et al.*, 1976; Hernández-Bermejo, 1993; Marzocca, 1994) (Figura 4 y 5). También se cultivan de esta especie algunas variedades comestibles (rabanito) (Marzocca *et al.*, 1976).





Figura 4. Nabón o rabanito (*R. sativus*) en sus formas silvestres (izquierda) y cultivada (derecha).



Figura 5. *R. sativus* en su forma silvestre en estadios tempranos (A), avanzados (B) y floración (C).

## Hibridación interespecífica y flujo génico

Las complejas relaciones entre las especies domesticadas, sus malezas asociadas y los parientes silvestres involucran procesos de intercambio genético en todos los sentidos. La hibridación entre especies emparentadas parece ser un mecanismo frecuentemente asociado a la generación de variabilidad para la emergencia de las principales especies cultivadas. Este proceso también habría conducido a la emergencia de nuevas especies invasoras y al aumento de la agresividad de algunas malezas (Ellstrand, 2003). En otros casos, el cruzamiento accidental entre plantas cultivadas y sus parientes silvestres habría conducido a la aparición de nuevas malezas (Scursoni, 2009). El proceso de incorporación de genes de una población dentro de otra se conoce como flujo génico. Puede ocurrir tanto a partir del cruzamiento entre individuos de la misma especie como entre especies relacionadas (interespecífico, intergenérico) (Poverene y Ureta, 2004). Se ve favorecido por:

-  la cercanía geográfica entre las poblaciones y,
-  la coincidencia de sus estados reproductivos.

La convivencia de cultivos con sus parientes silvestres, así como la presencia de plantas voluntarias o “guachas”, que permanecen en el terreno luego del período del cultivo, aumentan el riesgo de flujo génico y representan vías a través de las cuales podrían penetrar rasgos presentes en los cultivos (Ellstrand 2003; Andersson y de Vicente, 2010). La probabilidad de transferencia de genes entre las distintas *Brassica* es relativamente alta debido a la compatibilidad cruzada de los miembros del triángulo de “U” (Hall *et al.*, 2005). Numerosos estudios han demostrado que las cruzas interespecíficas pueden resultar en híbridos (FitzJohn *et al.*, 2007, Devos *et al.*, 2009). Las cruzas con mayor propensión al flujo génico estarían dadas por las que involucran a *B. rapa* y *B. napus* (Devos *et al.*, 2009).

## Autoincompatibilidad

Para que ocurra un evento de polinización, el polen (gameto masculino) debe ser reconocido por las estructuras estigmáticas (sistema reproductivo femenino) de la flor.

La barrera de polinización intraespecífica más conocida es la autoincompatibilidad (AI), la misma es definida como la incapacidad de una planta hermafrodita fértil para producir cigotos después de la autopolinización, es decir la imposibilidad fisiológica de producir semilla por auto-fecundación. El fuerte control genético que ejercen los sistemas de AI restringe grandemente la introgresión con los padres y las cruas con otros miembros de la progenie. De esta manera la polinización cruzada aumenta la capacidad de supervivencia y reproducción, y contribuye así a la diversidad genética de la siguiente generación. La AI está controlada por el locus S que es multialélico y que determina la especificidad del reconocimiento del polen. En el locus S se encuentran al menos dos genes estrechamente ligados, uno de ellos es expresado en el polen (determinante masculina) y otro es expresado en el pistilo (determinante femenina). Los productos de estos genes interactúan para determinar si el polen es compatible o incompatible (Kitashiba y Nasrallah ,2014).

Estos sistemas de AI, que posiblemente hayan sido el mecanismo de evolución más común de las angiospermas, proporcionan a las especies la capacidad de reconocer y rechazar su propio polen evitando que germine y fecunde sus óvulos. Poco se sabe sobre la modificación de este rasgo en las poblaciones brasicáceas de Argentina que se desarrollan en ambientes ruderales o agrestales.

El Grupo de Investigación de las Relaciones Cultivo-Silvestre (GIRCS UNS-CONICET), donde desarrollé mi trabajo de intensificación, cuenta con una colección de semillas tomadas en distintos ambientes y condiciones agroecológicas de las especies *R. sativus* y *B. rapa*. En los últimos años se han realizado numerosos estudios respecto a la morfología, la identidad, la variabilidad genética y la resistencia a herbicidas de estas especies, pero se desconoce su comportamiento respecto a la autoincompatibilidad.

## **HIPÓTESIS**

Las poblaciones de *Brassica napus* y *Raphanus sativus* colectadas en ambientes agrestales tienen un menor grado de autoincompatibilidad que las colectadas en ambientes ruderales.

## **OBJETIVO**

Comparar las especies de *Brassica* y *Raphanus* desarrolladas en ambientes ruderales y agrestales, con la finalidad de medir el grado de autocompatibilidad de dichas especies.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Campo experimental

El presente trabajo fue realizado durante el año 2018 en el campo experimental del Dpto. de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur, ubicado en la localidad de Bahía Blanca, Buenos Aires (S 38° 41' 38" O 62° 14' 53") (Figura 6).



Figura 6. Ubicación geográfica del campo experimental donde se realizó el ensayo. Departamento de Agronomía UNS.

### Material experimental

Para evaluar el grado de incompatibilidad de las brassicáceas de la Argentina se analizaron diez poblaciones de distinta procedencia, utilizando materiales agrestales y ruderales de la especie *R. sativus* y *B. rapa* (Tabla 1).

Tabla 1. Materiales de *B. rapa*, *B. napus* y *R. sativus* utilizados para el ensayo de evaluación de autoincompatibilidad.

ESPECIE	POBLACIÓN	ORIGEN	LOCALIDAD	AMBIENTE	RESISTENCIA A HERBICIDAS	AÑO COLECTA
<i>Brassica rapa</i>	NEC	Dentro de lote agrícola en barbecho, Establecimiento Morales.	Necochea, Buenos Aires	Agrestal	Resistente	2014
	LSA	Dentro de lote agrícola sembrado con soja RR, Est. La Sarita.	Azul, Buenos Aires	Agrestal	Resistente	2016
	TDV	En las banquinas de la RP 307, entre Tafí del Valle y Amaichá.	Tafí del Valle, Tucumán	Ruderal	Sensible	2009
	JUA	Bajo inundable sin cultivar, banquina ruta 74 entre Juarez y Tandil.	Benito Juárez, Buenos Aires	Ruderal	Sensible	2009
	SCB	A la vera del Lago Nahuel Huapi, puerto Pañuelo, Av. Bustillo km 25.	San Carlos de Bariloche, Río Negro	Ruderal	Sensible	2017
<i>Brassica napus</i>	BNN	Nexera 1700, Dow Agrosiences.	-	Cultivo	-	2010
<i>Raphanus sativus</i>	FAL	Sobre laguna, a ambos lados del camino.	Falucho, La Pampa	Ruderal	Sensible	2013
	ASC	En lotes experimentales del INTA Ascasubi. Presencia de variabilidad en color de flores.	Ascasubi, Buenos Aires	Agrestal	Sensible	2015
	TSA	Dentro de lote agrícola en Est. Santa Elena. Bajo producción orgánica por 30 años.	Tres Arroyos, Buenos Aires	Agrestal	Sensible	2016
	PIE	Dentro de lote agrícola, Est. La Holandesa. Biotipo con resistencia a herbicidas AHAS.	Pieres, Buenos Aires	Agrestal	Resistente	2012

## Desarrollo del experimento

En el mes de abril, se sembraron dos semillas por celda de cada una de las poblaciones descritas en la Tabla 1 en 10 bandejas plásticas para almácigos, con sustrato GrowMix Multipro (Terrafertil S.A.), las mismas fueron colocadas en el invernáculo bajo condiciones controladas, riego automático y temperatura de 20-25°C. (Figura 7). Asimismo, se realizaron raleos con el objetivo de lograr aproximadamente 60 plantas de cada población.



Figura 7. Materiales utilizados para el ensayo dispuestos en bandejas plásticas para almácigos dentro del invernáculo.

En el mes de junio, 20 plantas de cada accesión fueron trasplantadas al campo experimental (Tabla 2), el cual previamente fue acondicionado para dicho uso (dos labores con rastra, y emparejado con rastrillo). Para su siembra se utilizó un marco de plantación de 0,3 x 0,5 m. Las plantas fueron regadas con un sistema de riego por goteo y fertilizadas con urea granulada (46-0-0) (Figura 8). El control de malezas se realizó manualmente utilizando azadas (Figura 9). Luego de 15 días, se colocó una malla anti heladas, con el objetivo de proteger a las plantas de condiciones climatológicas adversas, como el frío, la escarcha, etc. (Figura 10). La misma se retiró finalizado el mes y conjuntamente, se realizaron trasplantes de los individuos faltantes en las poblaciones.



Tabla 2. Diagrama representativo de la distribución de las plantas en el campo experimental.

<b>Manguera 14</b>	NEC	FAL	LSA	ASC	TDV
<b>Manguera 15</b>	JUA	TSA	SCB	PIE	BNN



Figura 8. Vista de las plantas trasplantadas en el campo experimental.



Figura 9. Control de malezas mediante desmalezado manual.



Figura 10. Colocación de malla anti heladas.

Una vez establecidas y previo al periodo de floración, en el mes de septiembre, se taparon con bolsas antiáfidos algunas plantas de *B. rapa*, dejando otras libres a modo de control para su polinización libre por insectos. Asimismo, para aquellas plantas que tenían gran dimensión, se taparon algunas ramas y se dejó el resto de la planta a modo de control. En el caso de *R. sativus*, debido a la gran dimensión de todas sus plantas, se tapó una rama de cada planta, para poder comparar entre ramas tapadas y sin tapar dentro de la misma planta, estas últimas a modo de control (Figura 11).



Figura 11. Colocación de bolsas antiáfidos.

Cuando las plantas alcanzaron la madurez fisiológica, en el mes de diciembre, se realizó la cosecha en forma manual, cortando todas las plantas. En el laboratorio se separaron las silicuas por rama tapada y sin tapar, las cuales fueron puestas a secar para posteriormente trillarlas manualmente. En el caso de *B. rapa*, el procedimiento no presentó mayores complicaciones, por la naturaleza dehiscente de sus silicuas. En cambio, la trilla de *R. sativus* debió ser facilitada mediante el uso de un mortero, debido a que sus frutos son gruesos, carnosos y fuertemente indehiscentes (Marzocca *et al.*, 1976).

## Determinaciones

Bajo estas condiciones se determinaron los caracteres de silicua y semilla incluyendo:

➤ Número de silicuas y de semillas por silicua

El número de silicuas se determinó contando el número de frutos existentes en ambos tratamientos considerando de manera representativa una rama o un conjunto de ramas de cada planta analizada. En aquellas plantas que fueron tapadas parcialmente, se consideró como control un conjunto de ramas de similar proporción a las que fueron tapadas. Por otro lado, el número de semillas se determinó realizando la trilla manual de 5 silicuas tomadas al azar para aquellas plantas consideradas control y la totalidad para aquellas consideradas tratamiento, contando al mismo tiempo la cantidad de semillas por silicua respectivamente (Figura 12).



Figura 12. Determinación del número de silicuas para *Raphanus* (A) y número de semillas para *Brassica* (B).

➤ Longitud de silicua y rostro (Tamaño de silicua)

La longitud se determinó midiendo por un lado el tamaño de las valvas de la silicua, luego el tamaño del rostro y finalmente el tamaño total de la silicua, la suma de las anteriores. Se realizaron 5 mediciones al azar de cada uno de los parámetros, para aquellas plantas control y tratamiento (Figura 13).



Figura 13. Determinación del tamaño de silicua.

➤ Biomasa de las semillas

Este último carácter se obtuvo sobre una muestra conjunta de cada planta pesando la biomasa de tres repeticiones de 100 semillas provenientes de los controles y llevando luego este valor al peso de 1000 semillas. En los tratamientos el número de semillas fue, en general, despreciable y se pesaron la totalidad de las semillas colectadas remitiendo luego este valor a peso de mil.

➤ Análisis estadístico

Los caracteres morfológicos fueron analizados utilizando la prueba *t* apareada comparando los tratamientos y control en cada población. Luego se realizó un análisis de la varianza (ANOVA), para determinar las diferencias entre las poblaciones agrestales y ruderales dentro de cada especie (Infostat 2016).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### *Brassica rapa*

#### ➤ Número de silicuas por rama

El número de silicuas control por rama para individuos de la especie *B. rapa* fue variable para todas las poblaciones (Tabla 3; Figura 14). Las poblaciones agrestales y ruderales, respondieron de forma análoga al tratamiento de aislamiento de sus ramas dando valores reducidos de silicuas en aquellas plantas y/o ramas que fueron tapadas, excepto la población JUA que fue la que produjo una mayor cantidad de silicuas. Sin embargo, esta diferencia no fue significativa, las silicuas generadas bajo aislamiento se encontraban mal formadas o chuzas (Figura 15). Por el mismo motivo, la población NEC no se graficó para ninguno de los parámetros debido a que, de los ocho individuos analizados bajo tratamiento, solo cuatro presentaron escaso número de silicuas, o bien, las silicuas desarrolladas estaban abortadas (Figura 16).

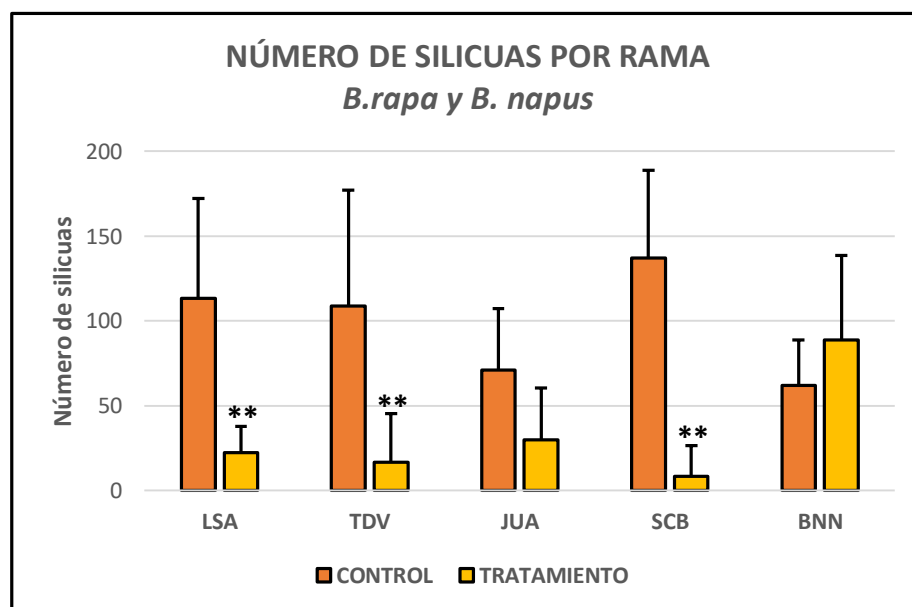


Figura 14. Número promedio de silicuas por rama para las poblaciones de *B. rapa* agrestales (LSA) y ruderales (TDV, JUA y SCB) y *B. napus* (BNN). \*\* diferencias altamente significativas según la prueba de *t* apareada.

Tabla 3. Número de silicuas por rama, número de semillas por silicua y tamaño de silicua para individuos de la especie *B. rapa* y *B. napus*. La sigla SD identifica aquellos casilleros en los cuales no hubo registro de datos.

POBLACIÓN	NÚMERO DE SILICUAS POR RAMA						NÚMERO DE SEMILLAS POR SILICUA						TAMAÑO DE SILICUA						
	Control			Tratamiento			Control			Tratamiento			Control			Tratamiento			
	Promedio	Máx	Mín	Promedio	Máx	Mín	Promedio	Máx	Mín	Promedio	Máx	Mín	Promedio	Máx	Mín	Promedio	Máx	Mín	
AGRESTAL	SD	SD	SD	6,5	30	0	SD	SD	SD	1,1	8	0	SD	SD	SD	2,4	2,8	2,3	
	113	178	14	22,5	60	11	13,6	20	8,8	1,8	6	0,9	4,3	4,8	3,6	3,3	4,2	1,4	
	108	178	45	16,6	50	0	9,3	12,4	4,2	2,5	7	0	4,2	5,8	3,2	2,6	3,8	1,6	
RUDERAL	71	115	26	30	72	0	14,4	19	8,6	2,3	7,8	0	4,6	5,2	4,2	2,4	4,4	1,6	
	137,2	220	47	18	53	0	15,2	24,2	4,8	1,9	7	0	4,0	4,5	3,1	1,9	4,6	1,5	
	62	88	31	89	140	45	18,8	20,7	17	17,5	32	9,6	6,4	6,8	5,6	5,6	6,4	4,5	
CULTIVO																			



Figura 15. Comparación del número de silicuas por rama para individuos control (arriba) y tratamiento (abajo) de la población TDV originada en un ambiente ruderal.



Figura 16. Silicuas para individuos tratamiento de la población NEC originada en un ambiente agrestal. Se destaca el escaso número de silicuas desarrolladas.

Cabe destacar, que el elevado número de silicuas por rama, se debe a que en numerosas ocasiones lo que se consideró “rama”, fue un conjunto de ramas de tamaño semejante a la cantidad de ramas que fueron tapadas en la misma planta. Hecho que se ve reflejado en la elevada proporción de silicuas generadas por rama en aquellos individuos control arrojando valores de hasta 200 silicuas.

Por otro lado, el cultivar oleaginoso perteneciente a la especie *B. napus* identificado con la sigla BNN, presentó en su tratamiento un mayor número de silicuas comparado con el control. Sin embargo, estas diferencias no fueron significativas, pero este resultado podría explicarse debido a que el cultivar fue capaz de dar origen a los frutos (silicuas) producto de la autocompatibilidad, lo que concuerda con el mecanismo de reproducción de la especie.

➤ Número de semillas por silicua

Las poblaciones analizadas, agrestales y ruderales, se comportaron de manera similar, mostrando un escaso a nulo número de semillas por silicua en los individuos tratamiento (Tabla 3; Figura 17).

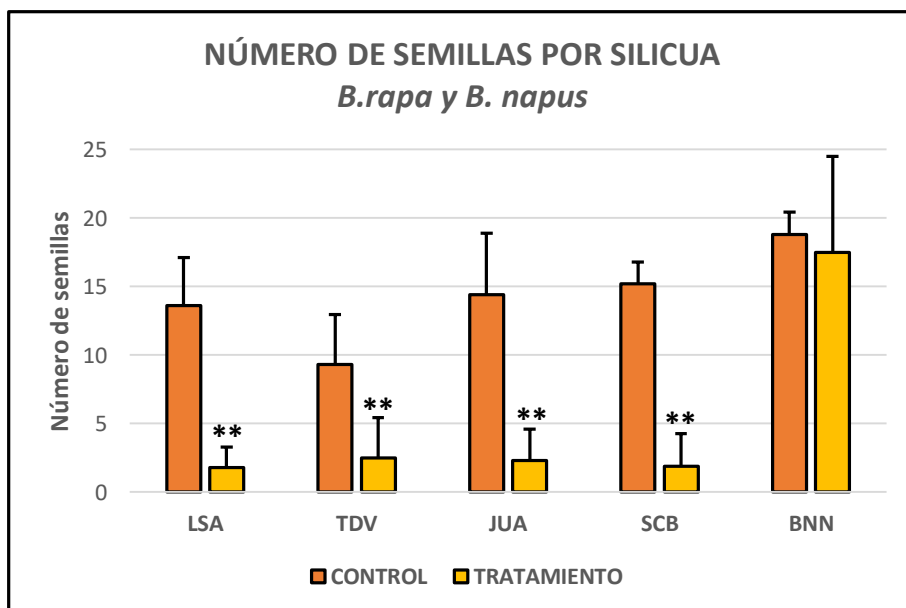


Figura 17. Número promedio de semillas por silicua para la especie *B. rapa* agrestales (LSA) y ruderales (TDV, JUA y SCB) y *B. napus* (BNN).

\*\* diferencias altamente significativas según la prueba de t apareada.



Por el contrario, el cultivar *B. napus* registró un número considerablemente mayor de semillas por silicua en los individuos tratamiento a pesar de no demostrar significancia, puede fundamentarse con que el cultivar fue capaz de fructificar aún en condiciones de aislamiento por presentar autocompatibilidad (Figura 18).

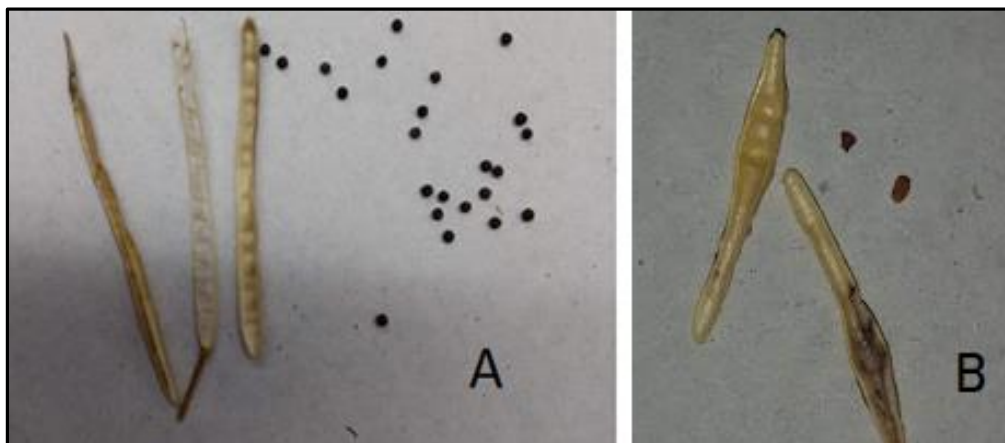


Figura 18. Comparación del número de semillas por silicua para individuos tratamiento de la especie *B. napus* (A) y *B. rapa* (B).

#### ➤ Tamaño de silicua

Las poblaciones, agrestales y ruderales, se comportaron de manera similar para este carácter. Los individuos control fueron los que presentaron un mayor tamaño de silicuas (Tabla 3; Figura 19 y 20), esto se correlaciona con el mayor número de semillas que desarrollaron estos individuos. Cabe destacar que las diferencias en tamaño de silicua fueron altamente significativas solo en dos poblaciones, LSA y TDV, esta falta de significancia puede deberse a la gran variabilidad que se observó en el tamaño de silicuas abortadas. Los individuos tratamiento además de presentar un menor tamaño de silicuas, desarrollaron en promedio una semilla por silicua.

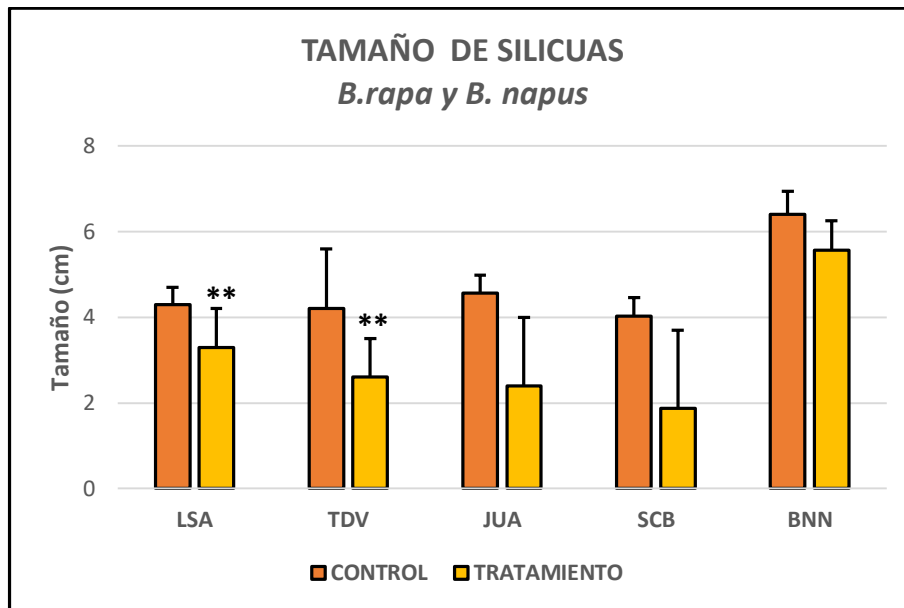


Figura 19. Tamaño promedio de silicua para la especie *B. rapa* agrestales (LSA) y ruderales (TDV, JUA y SCB) y *B. napus* (BNN).

\*\* diferencias altamente significativas según la prueba de *t* apareada.

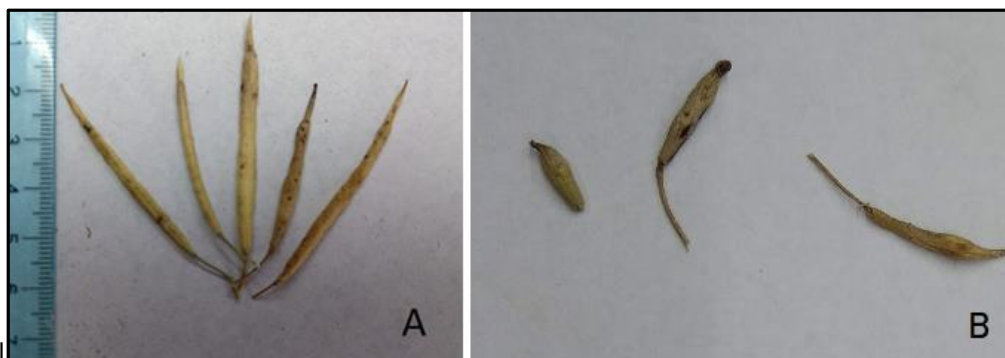


Figura 20. Comparación del tamaño de silicuas para individuos de la especie *B. rapa* identificados con la letra A para accesiones control y B para accesiones tratamiento.

Contrariamente, en la población perteneciente al cultivar *B. napus*, se observó que además de presentar un mayor tamaño de silicua en relación a los demás individuos tratamiento, estas contenían un mayor número de semillas, lo que concuerda con el mecanismo de autocompatibilidad de la especie propiamente dicha.

#### ➤ Biomasa de semilla

Para el peso de mil semillas, no se observaron diferencias significativas entre los individuos de la especie *B. rapa* independientemente del lugar de origen ni del tratamiento realizado (Tabla 4). En todas las poblaciones, hubo una tendencia a disminuir el peso de mil semillas en los individuos tratamiento, a excepción de la

población LSA, que presentó un peso promedio similar en el tratamiento y el control. Si bien los promedios fueron similares para controles y tratamientos, se destaca la gran variabilidad en el tamaño de las semillas del tratamiento. En particular, la población JUA presentó un mayor peso de mil semillas en su tratamiento, esto podría explicarse debido a que aquellas plantas a las cuales se les aplicó el tratamiento, distribuyeron los recursos en una menor cantidad de semillas, pero de mayor tamaño (Figura 21).

Tabla 4. Peso de 1000 semillas para individuos de la especie *B. rapa* y *B. napus*. La sigla SD identifica aquellos casilleros en los cuales no hubo registro de datos.

		PESO DE 1000					
POBLACIÓN		CONTROL			TRATAMIENTO		
		Promedio	Max	Min	Promedio	Max	Min
AGRESTAL	NEC	SD	SD	SD	0,02	0,06	0,02
	LSA	1,36	1,82	0,94	1,31	2,48	0,35
RUDERAL	TDV	1,07	1,12	1,01	0,32	1,98	0,92
	JUA	1,46	1,66	1,16	1,81	3,05	1,74
	SCB	1,06	1,25	0,67	0,81	3,12	1,43
CULTIVO	BNN	3,23	4,56	2,62	2,91	3,64	1,91

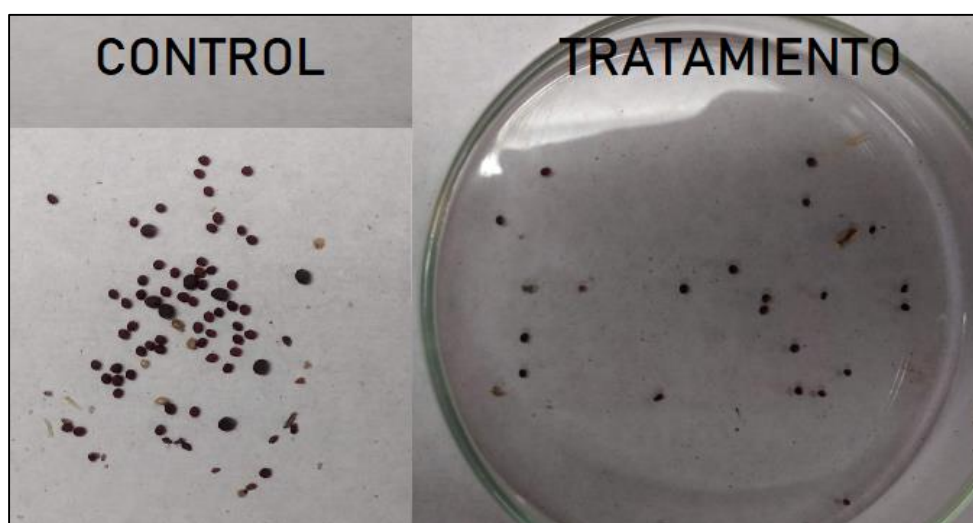


Figura 21. Variabilidad del tamaño de semilla para individuos control y tratamiento de la especie *B. rapa* originados en ambientes agrestales.

El cultivar oleaginoso, *B. napus*, tuvo asimismo un comportamiento similar en los individuos control y tratamiento. No obstante, esta especie presentó una mayor uniformidad en el tamaño de sus semillas (Figura 22), lo que se ve reflejado en los valores máximos y mínimos (Tabla 4).



Figura 22. Uniformidad en el tamaño de las semillas en individuos de la especie *B. napus*.

Todas las poblaciones de *B. rapa* analizadas, tanto agrestales como ruderales, presentaron autoincompatibilidad. Este mecanismo produjo un bajo número de silicuas en los individuos tratamiento, muchas de las cuales se encontraban abortadas o con un bajo número de semillas. Los individuos control por su parte mostraron un buen desarrollo de sus silicuas. Esto ocurrió, debido a que las plantas control, al estar descubiertas, los insectos pudieron realizar un natural transporte del polen entre las mismas, para luego dar origen al fruto (silicua), hecho que concuerda con el mecanismo de reproducción original de las especies, sugiriéndose, que el carácter de autoincompatibilidad no ha sido modificado significativamente. Por el contrario, el genotipo cultivado *B. napus*, logró una buena producción de silicuas y semillas por silicua, aun cuando se los trató con aislamiento a través de malla antiafidos.

## ***Raphanus sativus***

### ➤ Número de silicuas por rama

El análisis comparativo del número de silicuas por rama para los individuos de la especie *R. sativus* originados en ambientes agrestales y ruderales no reveló diferencias promedio entre ellos (Tabla 5; Figura 23).

Todos los individuos presentaron en sus tratamientos un número considerablemente menor de silicuas por rama en relación a sus controles, a excepción de la población ASC, que presentó una elevada producción de silicuas, se reflejó en los valores mínimos de dicha población siendo elevados en relación a los demás tratamientos. Sin embargo, no se pudieron hallar diferencias significativas en todas las poblaciones debido a la gran variabilidad de silicuas generadas. Una vez más, las silicuas generadas en las condiciones de aislamiento se encontraban abortadas o mal formadas. Este menor desarrollo sugiere que el mecanismo de autoincompatibilidad de la especie *R. sativus* no ha sido significativamente modificado hasta el momento.

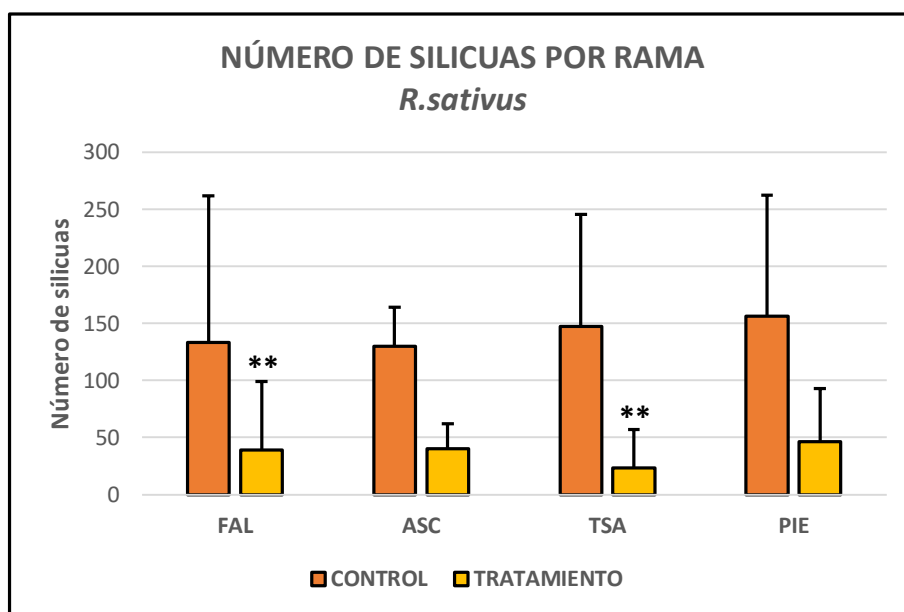


Figura 23. Número promedio de silicuas por rama para las poblaciones de *R. sativus* agrestales (ASC TSA y PIE) y ruderales (FAL).

**\*\*** diferencias altamente significativas según la prueba de *t* apareada.

Tabla 5. Número promedio de silicuas por rama, número de semillas por silicua y tamaño de silicua para individuos de la especie *R. sativus*. La sigla SD identifica aquellos casilleros en los cuales no hubo registro de datos.

RUDERAL	POBLACIÓN	NÚMERO DE SILICUAS POR RAMA						NÚMERO DE SEMILLAS POR SILICUA						TAMAÑO DE SILICUA					
		Control			Tratamiento			Control			Tratamiento			Control			Tratamiento		
		Promedio	Máx	Mín	Promedio	Máx	Mín	Promedio	Máx	Mín	Promedio	Máx	Mín	Promedio	Máx	Mín	Promedio	Máx	Mín
	FAL	133,4	357	13	39	157	0	6,3	8,6	3,8	1,3	2,3	0	5,2	7,1	3,7	1,6	2,9	2
	ASC	130	166	99	40	65	25	6,9	8	3,8	1,6	2,7	1,1	5,6	7,2	3,2	2,9	3,5	2
	TSA	147,1	400	90	23,2	106	1	5,7	7,6	4,2	1,6	2,1	1	6,1	SD	SD	1,8	SD	SD
	PIE	156	299	36	46,4	107	0	5,2	8	2,8	0,8	1,8	0	4,2	5,3	1,8	1,0	2,9	2,8

➤ Número de semillas por silicua

No se encontraron diferencias entre las poblaciones originadas en ambientes agrestales y ruderales en cuanto a la producción de semillas por silicua (Tabla 5; Figura 24).

Se destaca nuevamente la diferencia entre los controles y tratamientos, independientemente de la condición de origen, observándose diferencias altamente significativas en todas las poblaciones respecto al menor número de semillas obtenidas en aquellas accesiones tratamiento. Es decir que, a pesar de haber desarrollado un número considerable de silicuas por rama, cada silicua contenía en promedio desde 3 a 1 semillas, incluso algunas estaban abortadas es decir no presentaban semilla en su silicua.

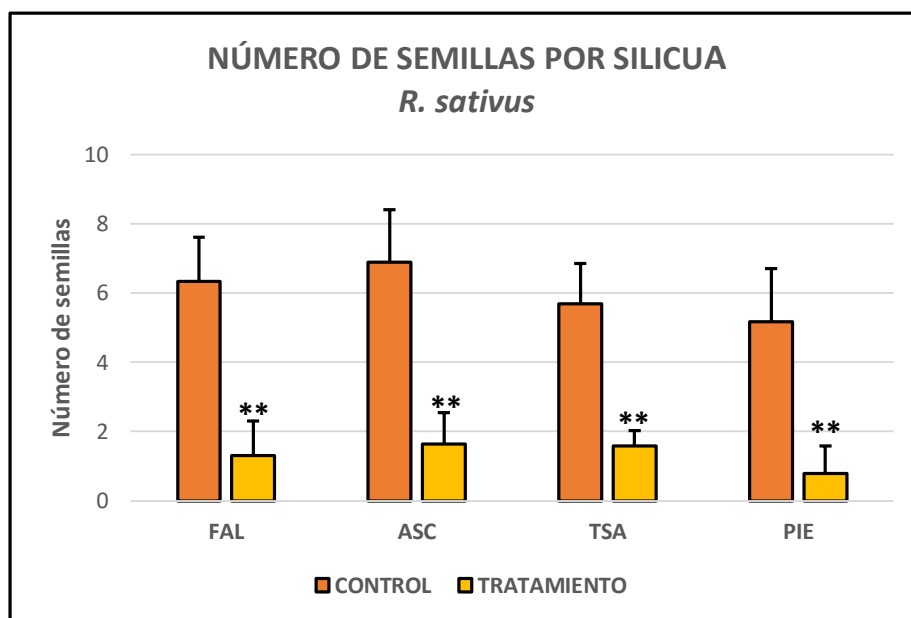


Figura 24. Número promedio de semillas por silicua para la especie *R. sativus* agrestales (ASC TSA y PIE) y ruderales (FAL).

\*\* diferencias altamente significativas según la prueba de *t* apareada.

➤ Tamaño de silicua

El tamaño de silicuas para las poblaciones agrestales y ruderales para individuos de la especie *R. sativus* no mostró diferencias significativas entre ellos (Tabla 5; Figura 25).

Todas las poblaciones tratamiento desarrollaron un tamaño de silicua similar excepto la población PIE que se destacó por su reducido tamaño (Figura 26). De todos modos, debido a que este carácter presentó gran variabilidad por desarrollar numerosas silicuas abortadas de tamaño regular o bien muy pequeñas, las diferencias no fueron significativas estadísticamente.

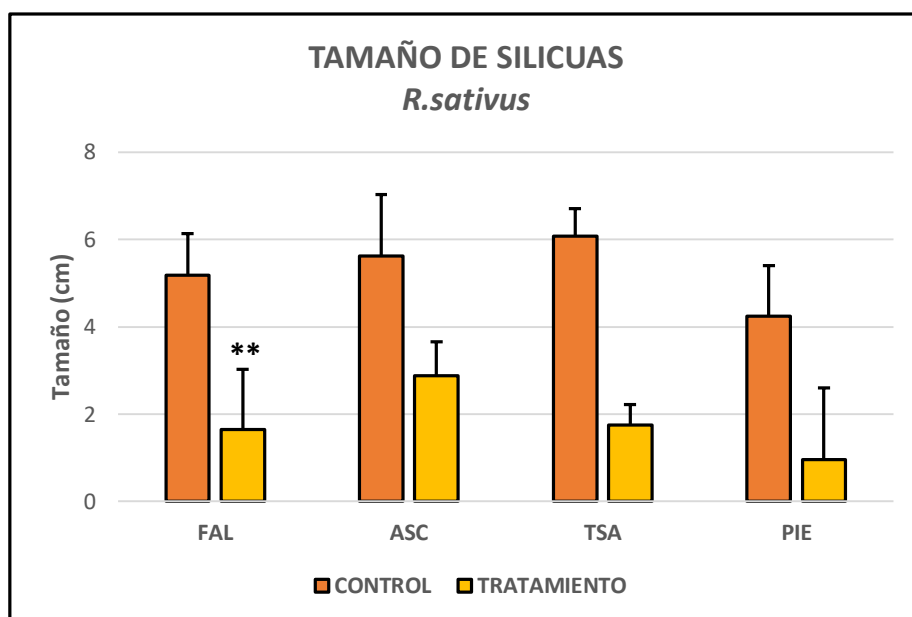


Figura 25. Tamaño promedio de silicuas para la especie *R. sativus* agrestales (ASC TSA y PIE) y ruderales (FAL).

\*\* diferencias altamente significativas según la prueba de *t* apareada.





Figura 26. Arriba: Tamaño de silicua para individuos control (A) y tratamiento (B) de la población PIE.

Abajo: Tamaño de silicuas para individuos control (A) y tratamiento (B) de la población ASC.

Nótese la diferencia de tamaños entre las poblaciones presentando menor tamaño la población PIE.

Debido al reducido tamaño de las silicuas de todas las poblaciones tratamiento, el número de semillas que se desarrollaron fue mínimo con promedios de 3 a 1 semillas además de presentar en su mayoría semillas chuzas (Figura 27).



Figura 27. Semillas chuzas en individuos tratamiento de la especie *R. sativus*.

➤ Biomasa de las semillas

No se observaron diferencias significativas entre las poblaciones agrestales y ruderales para el carácter peso de mil semillas (Tabla 6). Hubo una tendencia a disminuir el peso de mil en los individuos tratamiento para todas las poblaciones, excepto para la población PIE, donde el promedio fue similar entre tratamiento y control. Sin embargo, el efecto del tratamiento de esta población se puede observar en el alto grado de variabilidad observado en las silicuas, mostrando pesos de mil semillas entre 4,9 y 13,3 gramos, mientras que en los individuos control los valores presentaron una mayor uniformidad.

Tabla 6. Peso de mil semillas en individuos de la especie *R. sativus* .

		PESO DE 1000						
		POBLACIÓN	CONTROL			TRATAMIENTO		
			Promedio	Máx	Mín	Promedio	Máx	Mín
RUDERAL	FAL		9,23	10,40	8,54	8,61	16,17	9,83
AGRESTAL	ASC		7,81	9,59	6,47	4,66	10,21	1,53
	TSA		10,31	12,55	6,91	8,07	11,76	2,43
	PIE		8,70	9,98	7,50	8,99	13,26	4,91

El mayor tamaño de algunas de las semillas obtenidas en los individuos tratamiento de la población PIE, podría justificarse debido a que las mismas al estar sometidas a un proceso de aislamiento la planta redistribuyó los recursos hacia las semillas reflejándose en un mayor tamaño de las mismas (Figura 28).



Figura 28. Arriba: Tamaño de semilla para individuos control (A) y tratamiento (B) de la población TSA.

Abajo: Tamaño de semillas para individuos control (C) y tratamiento (D) de la población PIE.

Nótese la diferencia de tamaños entre las poblaciones presentando mayor tamaño los individuos tratamiento de la población PIE (D).

Esto induce a pensar una vez más que el mecanismo de autoincompatibilidad de la especie *R. sativus* originados en ambientes agrestales y ruderales, no parece haberse modificado significativamente hasta el momento. Es decir, en aquellos individuos tratamiento, la autoincompatibilidad evito que se produjeran silicuas fértiles de buen tamaño y una cantidad normal de semillas, hecho que no se vio reflejado en los individuos control debido al que a estar descubiertos los insectos pudieron transportar el polen entre las plantas siendo capaz de fructificar y así dar origen a las semillas.

## CONSIDERACIONES FINALES

Los biotipos agrestales y ruderales de la especie *B. rapa* respondieron de forma similar al tratamiento de aislamiento para los caracteres analizados. Cuando se realizó la comparación de los individuos tratamiento con sus controles, puso de manifiesto que los primeros se diferenciaron de sus controles por haber desarrollado un número considerablemente menor de silicuas por rama, semillas por silicua, tamaño de silicuas.

A excepción del peso de 1000 semillas que fue levemente superior únicamente en aquellos individuos tratamiento de la población JUA. De todas maneras, este resultado no representó diferencias estadísticas significantes, pero se podría justificar con el hecho de que dichos individuos se desarrollaron en un ambiente desfavorable al haber estado sometidos a un proceso de aislamiento mediante la colocación de una malla antiafidos, por ello las plantas redistribuyeron sus recursos hacia las pocas semillas que se generaron reflejándose de esta manera un mayor peso y una mayor variabilidad de tamaño de las mismas.

A su vez, a partir de los resultados obtenidos, se puede inferir que el mecanismo de autoincompatibilidad de la especie fue el responsable de evitar que se originara una producción normal de semillas. Este mecanismo natural tiene como finalidad evitar los cruzamientos entre genotipos emparentados, manteniendo el vigor híbrido y evitando las consecuencias de la depresión endogámica. Por otro lado, en los individuos control, las plantas fueron polinizadas normalmente, lo que se manifestó en un normal desarrollo de sus frutos y semillas.

Los individuos tratamiento correspondientes a la especie *B. napus*, se destacaron por presentar un mayor desarrollo en las determinaciones analizadas, debido a que el genotipo fue capaz de fructificar por presentar autocompatibilidad, lo que concuerda con su mecanismo de reproducción, el cual produce una reducción de la diversidad genética, y permite que la planta genere descendencia en cualquier lugar geográfico. A pesar de ser una especie autógama, se conoce que la presencia de polinizadores aumenta su producción.

Asimismo, los biotipos de *R. sativus* estudiados tampoco reflejaron diferencias en los caracteres estudiados, independientemente de la condición de agrestal o ruderal. El menor desarrollo del número de silicuas, semillas por silicua, tamaño de silicua y peso de mil semillas para los individuos tratamiento demostró que el mecanismo de autoincompatibilidad de la especie no ha sido modificado significativamente hasta el momento.

## BIBLIOGRAFÍA

- Al-Shehbaz, I., Beilstein, M. y Kellogg, E. 2006. Systematics and phylogeny of the *Brassicaceae* (Cruciferae): an overview. *Plant Systematics and Evolution* 259:89–120.
- Andersson, M.S. y M.C de Vicente. 2010. Gene flow between crops and their wild relatives. The Johns Hopkins University Press. Baltimore. 564 pp.
- Boelcke, O. 1967. *Cruciferae*. En Cabrera, A.L. (ed.), Flora de la provincia de Buenos Aires, Vol 3. INTA, Buenos Aires, pp. 281-371
- Campbell, L. y Snow, A. 2009. Can feral weeds evolve from cultivated radish (*Raphanus sativus*, *Brassicaceae*)? *American Journal of Botany* 96(2):498-506.
- Devos, Y., De Schrijver, A. y Reheul, D. 2009. Quantifying the introgressive hybridisation propensity between transgenic oilseed rape and its wild/weedy relatives. *Environmental Monitoring and Assessment* 149: 303-322.
- Ellstrand, N.C. 2003. Dangerous liaisons? : when cultivated plants mate with their wild relatives. The Johns Hopkins University Press. Baltimore. 264 pp.
- FAO. 2018. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Base de datos estadísticos. Disponible en forma electrónica: <http://www.fao.org>
- FitzJohn, R. G., Armstrong, T. T., Newstrom-Lloyd, L. E., Wilton, A. D. y Cochrane, M. 2007. Hybridisation within *Brassica* and allied genera: evaluation of potential for transgene escape. *Euphytica* 158: 209-230.
- Gómez-Campo, C. y Prakash, S. 1999. Origin and Domestication. En: Gómez Campo, C. (Ed), *Biology of Brassica coenospecies*: 33-58. Elsevier Science, Madrid.
- Gulden, R., Warwick, S. I. y Thomas, A. 2008. The Biology of Canadian Weeds. 137. *Brassica napus* L. and *B. rapa* L. *Canadian Journal of Plant Science* 88(5):951–996.
- Hall, L., Rahman, H., Gulden, R. H. y Thomas, G. 2005. Volunteer Oilseed Rape – Will Herbicide-Resistance Traits Assist Fertility? En: J. Gressel (Ed.), *Crop Fertility and Volunteerism*: 59-79. Taylor & Francis Group, USA.

- Hancock, J. F. 2012. Plant evolution and the origin of crop species. Michigan State University (3rd Ed), USA.
- Harlan, J. R. 1992. Crops & Man. American Society of Agronomy (2nd Edition). Madison, USA.
- Harlan, J.R. y J.M.J. de Wet. 1965. Some thoughts about weeds. Economic Botany 19(1): 16-24.
- Hernandez Bermejo, J. E. 1993. *Raphanus* L. En: Castroviejo S. (Ed.). Flora Iberica. Vol. IV. Real Jardín Botánico, Madrid, pp. 435-439.
- Hovick S. M., Campbell L. G., Snow A. A. y Whitney K. D. 2012. Hybridization Alters Early Life-History Traits and Increases Plant Colonization Success in a Novel Region. Am. Nat. 179:192-203.
- Ibarra, F.E. 1937. Malezas más comunes del trigo y del lino. En: Almanaque del Ministerio de Agricultura, Buenos Aires, pp 405–410.
- Campbell L. G., Snow A. A., Sweeney P. M., y Ketner J. M. Rapid evolution in crop-weed hybrids under artificial selection for divergent life histories. *Evol. Appl.*, vol. 2, n°. 2, pp. 172–86, May 2009.
- Lü, N., Yamane, K. y Ohnishi, O. 2008. Genetic diversity of cultivated and wild radish and phylogenetic relationships among *Raphanus* and *Brassica* species revealed by the analysis of trnK/matK sequence. *Breeding Science* 22:15-22.
- Lysak, M. A. y Koch, M. A. 2011. Phylogeny, genome, and karyotype evolution of crucifers (*Brassicaceae*). En: Schmidt, R. y Bancroft, I. (eds.) Genetics and Genomics of the *Brassicaceae*. Springer Berlin Heidelberg. New York, USA, pp. 1–31.
- Martinez-Laborde, J. B. 1999. *Brassicaceae*. En: Zuloaga, F. O. y Morrone, O. (eds.): Catalogo de las Plantas Vasculares de la Argentina. Dicotyledoneae. Monographs in Systematic Botany from Missouri Botanical Garden 74:1-1246.
- Marzocca, A., 1994. Guía descriptiva de malezas del Cono Sur, 1st ed. INTA, Buenos Aires.

- Martínez-Ghersa, M. A., Ghersa C. M. y Satorre E. H. Coevolution of agricultural systems and their weed companions: Implications for research. *F. Crop. Res.*, vol. 67, n°. 2, pp. 181–190, 2000.
- Marzocca, A., Marisco, O. y Del Puerto, O. 1976. Manual de malezas. 3° ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires.
- Mercer K. L., Emry D. J., Snow A. A., Kost M. A., Pace B. A. y Alexander H. M. 2014. Fitness of crop-wild hybrid sunflower under competitive conditions: Implications for crop-to-wild introgression. *PLoS One* 9.
- Mulligan, G. 1995. Key to the *Brassicaceae (Cruciferae)* of Canada and Alaska. Agriculture and Agri-Food Canada. Ottawa, Canada.
- Nagaharu, U. (1935) Análisis del genoma en *Brassica* con referencia especial a la formación experimental de *B. Napus* y modo peculiar de fertilización. *Japanese Journal of Botany*, 7, 389-452.
- Ellstrand *et al.* 2013. Introgression of Crop Alleles into Wild or Weedy Populations. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, vol. 44, n°. 1, pp. 325–345.
- Pandolfo, C. 2016. Caracterización de poblaciones ferales brasicáceas con resistencia a herbicidas. Tesis de doctorado. Departamento de Agronomía, Universidad Nacional del Sur. Bahía Blanca.
- Parodi, L. R. 1964. Las malezas invasoras de los cultivos. En: Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, Vol. 2. Buenos Aires: ACME, pp. 201-321.
- Poverene M. y Ureta S. 2004. Flujo génico mediado por polen y su posible impacto ambiental. En: Echenique V., Rubinstein C., Mroginski L. (eds.). *Biología y Mejoramiento Vegetal*: 399-408. Ediciones INTA. Buenos Aires, Argentina.
- Scursoni J. 2009. Malezas. Concepto, identificación y manejo en sistemas cultivados. Editorial Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires (FAUBA). Buenos Aires, Argentina.
- Snow, A. A. y Campbell, L. G. 2005. Can Feral Radishes Become Weeds? En: Gressel J (ed) *Crop Fertility and Volunteerism*, Taylor & Francis, pp. 193-208.
- Tenembaum, J. 1937. El Nabo. Su cultivo en el país. En: *Almanaque del Ministerio de Agricultura*, Buenos Aires, pp. 329–334.

- Torres, F. 2019. Caracterización morfológica y molecular de poblaciones de *Brassica rapa* y *B. napus* con resistencia a herbicidas. Tesis de maestría en ciencias agrarias. Departamento de Agronomía, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Vavilov, N. 1951. Estudio sobre el origen de las plantas cultivadas. Version Española de Felipe Freier, Acme Agency.
- Vibrans, H. 2002. Origins of weeds: benefits of clean seed. Encyclopedia of pest management. Taylor and Francis, New York.
- Warwick, S. I. 2011. *Brassicaceae* in agriculture. En: R. Schmidt y I. Bancroft (eds.) Genetics and Genomics of the *Brassicaceae*. Springer Berlin Heidelberg. New York, USA. pp. 33–66.
- Warwick, S. I., Simard, M. J., Legere, A., Beckie, H. J., Braun, L., Zhu, B., Mason, P., Seguin-Swartz, G. y Stewart, C. N. 2003. Hybridization between transgenic *Brassica napus* L. and its wild relatives: *Brassica rapa* L., *Raphanus raphanistrum* L., *Sinapis arvensis* L., and *Erucastrum gallicum* (Willd.) O.E. Schulz. Theoretical and Applied Genetics 107(3):528–539.
- Warwick, S. I., Beckie, H. J. y Hall, L. M. 2009. Gene Flow, Invasiveness, and Ecological Impact of Genetically Modified Crops. 99:72-99.
- Wet, J. M. J. de. 1968. The origin of weediness in plants. Okla. Acad. Sci. 47: 14-17
- Yamane, K., Lu, N. y Ohnishi, O. 2005. Chloroplast DNA variations of cultivated radish and its wild relatives. Plant Science 168(3):627–634.
- Yamagishi, H. y Terachi, T. 2003. Multiple origins of cultivated radishes as evidenced by a comparison of the structural variations in mitochondrial DNA of *Raphanus*. Genome 46(1):89–94.