



FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS

UNIVERSIDAD NACIONAL DE ROSARIO

**APORTES DE LA BIOLOGÍA DE CAPÍN (*Echinochloa colona* L. Link) PARA UN
MANEJO PROACTIVO DE LA RESISTENCIA A GLIFOSATO**

Gabriel Picapietra

TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTOR EN CIENCIAS AGRARIAS

DIRECTOR: Dr. Horacio Acciaresi

CO-DIRECTOR: Lic. Daniel Tuesca

2023

**APORTES DE LA BIOLOGÍA DE CAPÍN (*Echinochloa colona* L. Link) PARA UN
MANEJO PROACTIVO DE LA RESISTENCIA A GLIFOSATO**

Gabriel Picapietra

Ingeniero Agrónomo – Universidad Nacional del Noroeste de la provincia de
Buenos Aires

Esta Tesis es presentada como parte de los requisitos para optar al grado académico de Doctor en Ciencias Agrarias, de la Universidad Nacional de Rosario y no ha sido previamente presentada para la obtención de otro título en ésta u otra Universidad. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en INTA Pergamino, durante el período comprendido entre 2013-2022, bajo la dirección de Horacio A. Acciaresi.

Gabriel Picapietra

Horacio A. Acciaresi

Daniel Tuesca

Defendida:de 20__.

Agradecimientos

Cómo no dar comienzo a un agradecimiento sin mencionar a los padres; por suerte, por la providencia, por el universo, por dios... Madre y Padre me acompañan y apoyan desde siempre y hasta siempre, ella aquí y él desde el más allá. Sin ellos, nada de esto hubiera sido posible;

agradecerles a Tom, Pablo y Pepe que, sin importar lo que pase, siempre van a estar presentes, porque son apoyo incondicional, son cómplices, son mis hermanos;

a Anita, compañera de viaje en la misma ruta, que varias veces sabe aguantarme el equipaje y no es poca cosa;

a Rafi y Santitos, los pequeños míos, mi debilidad y mi fortaleza al mismo tiempo, los puntos de fuga de esta obra y de mi obrar, les quiero agradecer por enseñarme a ver las cosas con un sentido más profundo;

quiero agradecer a mi familia y la de Ana, a los parientes, que siempre me apoyaron, me ayudaron y me alentaron a lo largo de estos años;

al ‘Tano’, Horacio Acciaresi, quien ha desempeñado el rol de director de beca, director, consejero y tutor de tesis, compañero de trabajo y amigo. Sin su llegada a Pergamino este proyecto no hubiera sido posible;

al ‘Dani’, Daniel Tuesca, con quien he intercambiado charlas, compartido espacios varios, congresos y reuniones, desde hacen más de diez años cuando iniciaba mis primeros recorridos en el ámbito de las malezas;

agradecerles a Vicky y Marce del grupo de malezas del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) de Pergamino, porque están en el día a día, con las salidas de campo, muestreos, análisis, mates, almuerzos... el verdadero segundo hogar;

a todos los colegas, amigos y compañeros malezólogos, los de INTA y los que conocí por el INTA, por alentarme siempre;

quiero agradecer al INTA, generosa institución que me brindó el espacio y el apoyo económico para poder llevar adelante esta carrera;

a la Universidad Nacional del Noroeste de la provincia de Buenos Aires, que me dio la posibilidad de iniciar mis primeros pasos en la redacción y elaboración del proyecto de esta tesis;

a Alexandra Asánovna Elbakyan, desarrolladora del proyecto Sci-Hub, cuya contribución resultó invaluable para el acceso a numerosos artículos científicos.

Dedicatorias

A mi padre,
a mis hijos.

Publicaciones y Presentaciones a Congresos

Publicaciones en revistas científicas con referato

- Picapietra G, Acciaresi H. 2024. Characterization of junglerice: growth habit and morphological plasticity determined by population density. *Advances in Weed Science*, 42: e020240059.
- Picapietra G, Acciaresi H. 2022. Overcoming seed dormancy of junglerice (*Echinochloa colona*). *Chilean Journal of Agricultural and Animal Sciences*, 38(2):154-163.
- Picapietra G, Acciaresi H. 2021. Junglerice (*Echinochloa colona* L.) seedling emergence model as a tool to optimize pre-emergent herbicide application. *Italian Journal of Agronomy*, 16(4):1845.
- Picapietra G, González-Andújar JL, Acciaresi HA. 2021. Predicting junglerice (*Echinochloa colona* L.) emergence as a function of thermal time in the humid pampas of Argentina. *International Journal of Pest Management*, 67(4):328-337.

Publicaciones en revistas científicas sin referato

- Picapietra G, Acciaresi H. 2023. Dispersión de semillas de capín (*Echinochloa colona*) asociada a la germinación y crecimiento de plántulas. *Revista de Tecnología Agropecuaria* (en prensa).
- Picapietra G, Acciaresi H. 2023. Variabilidad de la susceptibilidad a glifosato: el caso de capín (*Echinochloa colona*) en lotes de la EEA INTA Pergamino. *Revista de Tecnología Agropecuaria*, 11(42):40-45.
- Picapietra G, Acciaresi H. 2022. Supresión de la emergencia de malezas con distintos rastros de cultivos. *Revista de Tecnología Agropecuaria*, 10(41):49-54.
- Picapietra G, Acciaresi H. 2018. Relación entre el hábito de crecimiento y las estructuras vegetativas y reproductivas de capín (*Echinochloa colona*). *Revista de Tecnología Agropecuaria*, 10(38):43-46.

- Picapietra G, Acciaresi H. 2018. Emergencia anual de malezas en distintos sistemas de cultivos en labranza cero. *Revista de Tecnología Agropecuaria*, 10(36):43-47.
- Picapietra G, Acciaresi H. 2016. Uso del tiempo térmico para predecir la emergencia de capín (*Echinochloa colona*) bajo labranza cero. *Revista de Tecnología Agropecuaria*, 10(30):49-51.

Presentaciones a congresos/jornadas

- Picapietra G, Tuesca D, Acciaresi HA. 2023. Variabilidad de la susceptibilidad a glifosato en capín (*Echinochloa colona* L. Link) y su relación con los sistemas de cultivo. IV Congreso Argentino de Malezas, ASACIM, Mar del Plata, Argentina. Presentación oral.
- Picapietra G, Tuesca D, Acciaresi HA. 2021. El grado de madurez de semillas de capín (*Echinochloa colona* L.) y su relación con la germinación. III Congreso Argentino de Malezas, ASACIM, on-line, Argentina. Actas del congreso, pp 110.
- Picapietra G, Acciaresi H. 2019. Productividad de soja (*Glycine max*): interacción entre la densidad del cultivo y de la maleza capín (*Echinochloa colona*). VII Congreso Mercosoja, Rosario, Argentina
- Picapietra G, Acciaresi H. 2019. Relationship between the growth habit and the vegetative and reproductive aerial structures of junglerice (*Echinochloa colona*). Weed Science Society of America Annual Meeting, Nueva Orleans, USA.
- Picapietra G, Acciaresi H. 2018. Uso de un modelo predictivo de la emergencia de capín (*Echinochloa colona*) para optimizar el uso de herbicidas preemergentes en maíz (*Zea mays*). XI Congreso Nacional de Maíz, Pergamino, Argentina.
- Picapietra G, Acciaresi H. 2018. Modelo de emergencia de plántulas para optimizar la aplicación preemergente de herbicida en capín (*Echinochloa colona* L.). I Congreso Multidisciplinario UNNOBA, Junín, Argentina.
- Picapietra G, Acciaresi H. 2018. Relación entre el hábito de crecimiento y las estructuras vegetativas y reproductivas de capín (*Echinochloa colona* L.). I Congreso Multidisciplinario UNNOBA, Junín, Argentina.

- Picapietra G, Acciaresi H. 2018. Seedling emergence model to optimize preemergence herbicide application in junglerice (*Echinochloa colona*). Weed Science Society of America Annual Meeting, Arlington, USA.
- Picapietra G, Acciaresi H. 2018. Relationship between growth habit and aboveground dry matter in junglerice (*Echinochloa colona*). Weed Science Society of America Annual Meeting, Arlington, USA.
- Picapietra G, Acciaresi H. 2018. Relación entre el hábito de crecimiento y la plasticidad morfológica en capín (*Echinochloa colona* L.). II Congreso Argentino de Malezas, ASACIM, Rosario, Argentina.
- Picapietra G, Acciaresi H. 2017. Seed germination of junglerice (*Echinochloa colona*) in response to post-harvest dormancy. Weed Science Society of America Annual Meeting, Tucson, USA.
- Picapietra G, Acciaresi H. 2016. Junglerice (*Echinochloa colona*) populations dose-response curves to glyphosate herbicide. Weed Science Society of America Annual Meeting, San Juan, Puerto Rico.
- Picapietra G, Acciaresi H. 2016. Modelling *Echinochloa colona* emergence under no-tillage system by means of thermal time. Weed Science Society of America Annual Meeting, San Juan, Puerto Rico.
- Picapietra G, Acciaresi H. 2015. Uso del tiempo térmico para predecir la emergencia de capín (*Echinochloa colona* L. Link) bajo sistema de labranza cero. I Congreso Argentino de Malezas ASACIM – XXII Congreso Latinoamericano de Malezas ALAM, Buenos Aires, Argentina.
- Picapietra G, Acciaresi H. 2015. Variación fenotípica de capín (*Echinochloa colona* L. Link) en condiciones de campo bajo sistema de labranza cero. I Congreso Argentino de Malezas ASACIM – XXII Congreso Latinoamericano de Malezas ALAM, Buenos Aires, Argentina.
- Bazzigalupi O, Picapietra G. 2015. Germinación de semillas de *Echinochloa colona* L. Link en respuesta a tratamientos para superar la dormición. I Congreso Argentino de

Malezas ASACIM – XXII Congreso Latinoamericano de Malezas ALAM, Buenos Aires, Argentina.

- Picapietra G, Acciaresi H. 2015. *Echinochloa colona* seedling emergence on soybean fallow under no-tillage system. Weed Science Society of America Annual Meeting, Lexington, USA.

ÍNDICE

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS	1
ABREVIATURAS Y SÍMBOLOS	3
RESUMEN	8
ABSTRACT	10
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL	12
INTRODUCCIÓN	13
<i>Acerca de la biología de la especie.</i>	<i>13</i>
<i>La maleza en el sistema productivo.</i>	<i>15</i>
<i>Manejo y control de Echinochloa colona.</i>	<i>16</i>
<i>Resistencia a herbicidas.</i>	<i>17</i>
<i>Sistema de soporte para la toma de decisiones.</i>	<i>19</i>
MARCO TEÓRICO DEL PROBLEMA DE ESTUDIO.	20
ESTRUCTURA DE LA TESIS.	24
DIAGRAMA DEL FUNDAMENTO DE LA TESIS.	26
CAPÍTULO II. SUPERACIÓN DE LA DORMICIÓN Y GERMINACIÓN DE SEMILLAS DE CAPÍN (ECHINOCHLOA COLONA)	27
RESUMEN	28
INTRODUCCIÓN	29
HIPÓTESIS.	30
OBJETIVOS	31
MATERIALES Y MÉTODOS.	31
<i>Experimento de duración del período de dormición</i>	<i>32</i>
<i>Prueba pregerminativa con KNO₃, DE y WW.</i>	<i>33</i>
<i>Prueba pregerminativa con KNO₃ e IM</i>	<i>33</i>
<i>Prueba pregerminativa con GA.</i>	<i>33</i>
<i>Análisis estadístico</i>	<i>34</i>
RESULTADOS.	35
<i>Duración del período de dormición.</i>	<i>35</i>
<i>Tratamiento con KNO₃, DE y WW.</i>	<i>35</i>
<i>Tratamiento con KNO₃ e IM.</i>	<i>38</i>
<i>Tratamiento con ácido giberélico (GA).</i>	<i>38</i>
DISCUSIÓN	38
<i>Persistencia de la dormición</i>	<i>38</i>
<i>Tratamientos para incrementar la respuesta germinativa.</i>	<i>40</i>
CONCLUSIÓN	42
CAPÍTULO III. MODELIZACIÓN DE LA EMERGENCIA DE CAPÍN (ECHINOCHLOA COLONA) EN CONDICIONES DE CAMPO	44
RESUMEN	45
INTRODUCCIÓN	45
HIPÓTESIS.	47
OBJETIVOS	47
MATERIALES Y MÉTODOS.	48
<i>Diseño experimental</i>	<i>48</i>
<i>Cálculo de la emergencia relativa y el tiempo térmico</i>	<i>49</i>

<i>La selección del modelo de emergencia</i>	<i>50</i>
<i>Validación del modelo</i>	<i>51</i>
RESULTADOS.....	52
<i>Estimación del momento inicial de la emergencia de plántulas</i>	<i>52</i>
<i>Selección del modelo de emergencia</i>	<i>54</i>
DISCUSIÓN	56
<i>Temperatura aérea y el comienzo de la emergencia de las plántulas</i>	<i>57</i>
<i>Momento del inicio de la suma del TT.....</i>	<i>58</i>
<i>Ajuste y uso del MDL.....</i>	<i>58</i>
CONCLUSIÓN.....	60
CAPÍTULO IV. PLASTICIDAD MORFOLÓGICA Y HÁBITO DE CRECIMIENTO DE CAPÍN (ECHINOCHLOA COLONA) EN RESPUESTA A LA DENSIDAD POBLACIONAL	61
RESUMEN	62
INTRODUCCIÓN	62
HIPÓTESIS.....	63
OBJETIVOS	64
MATERIALES Y MÉTODOS.....	64
<i>Determinaciones.....</i>	<i>64</i>
<i>Análisis estadístico</i>	<i>65</i>
RESULTADOS.....	66
<i>Hábitos de crecimiento.....</i>	<i>66</i>
<i>Cambios morfológicos en los individuos con relación densodependiente.....</i>	<i>69</i>
<i>Ajuste poblacional con relación densodependiente.....</i>	<i>72</i>
DISCUSIÓN	73
<i>Plasticidad en el hábito de crecimiento.....</i>	<i>73</i>
<i>Plasticidad y densodependencia individual.....</i>	<i>74</i>
<i>Plasticidad y densodependencia poblacional</i>	<i>75</i>
CONCLUSIÓN.....	77
CAPÍTULO V. VARIABILIDAD DE LA SUSCEPTIBILIDAD A GLIFOSATO EN CAPÍN (ECHINOCHLOA COLONA) Y SU RELACIÓN CON LOS SISTEMAS DE CULTIVO	78
RESUMEN	79
INTRODUCCIÓN	79
HIPÓTESIS.....	81
OBJETIVOS	82
MATERIALES Y MÉTODOS.....	82
<i>Cosecha de las semillas</i>	<i>82</i>
<i>Conducción del experimento</i>	<i>84</i>
<i>Obtención de datos</i>	<i>85</i>
<i>Análisis estadístico</i>	<i>86</i>
RESULTADOS.....	87
<i>Supervivencia de los individuos.....</i>	<i>87</i>
<i>Peso fresco aéreo.....</i>	<i>87</i>
<i>Determinación de la resistencia</i>	<i>88</i>
<i>Relación de la resistencia a glifosato con el sistema de cultivo</i>	<i>88</i>
DISCUSIÓN	91
<i>Grado de susceptibilidad y sistema de cultivo.....</i>	<i>91</i>
<i>Variabilidad entre las muestras.....</i>	<i>92</i>
CONCLUSIÓN.....	94

CAPÍTULO VI. PRODUCTIVIDAD DE CAPÍN (*ECHINOCHLOA COLONA*) EN RELACIÓN INTRAESPECÍFICA ENTRE POBLACIONES SUSCEPTIBLES Y RESISTENTES A GLIFOSATO E INTERESPECÍFICA CON SOJA (*GLYCINE MAX L.*)..... 96

RESUMEN	97
INTRODUCCIÓN	98
HIPÓTESIS.....	99
OBJETIVOS	100
MATERIALES Y MÉTODOS.....	100
<i>Recolección de muestras y obtención de plántulas.....</i>	<i>100</i>
<i>Diseño del experimento.</i>	<i>101</i>
<i>Mediciones de plantas y cálculos de índices.</i>	<i>102</i>
<i>Análisis estadístico.</i>	<i>103</i>
RESULTADOS.....	104
<i>Productividad individual de E. colona.</i>	<i>104</i>
<i>Costo biológico asociado a la resistencia a glifosato en E. colona</i>	<i>106</i>
<i>Rendimiento relativo y agresividad de E. colona</i>	<i>108</i>
<i>Productividad poblacional de E. colona susceptible y resistente a glifosato.....</i>	<i>108</i>
DISCUSIÓN	110
<i>Diferencia en la productividad individual de E. colona</i>	<i>110</i>
<i>La penalidad biológica de la resistencia a glifosato</i>	<i>111</i>
<i>Competitividad de los individuos de E. colona susceptibles y resistentes a glifosato</i>	<i>112</i>
<i>Determinación de la productividad poblacional</i>	<i>113</i>
CONCLUSIÓN	114

CAPÍTULO VII. MODELO DE EMERGENCIA DE PLÁNTULAS BASADO EN EL TIEMPO TÉRMICO PARA OPTIMIZAR EL USO DE HERBICIDAS PREEMERGENTES EN EL CONTROL DE *ECHINOCHLOA COLONA* EN MAÍZ Y SOJA..... 115

RESUMEN	116
INTRODUCCIÓN	117
HIPÓTESIS.....	118
OBJETIVOS	119
MATERIALES Y MÉTODOS.....	119
<i>Diseño experimental</i>	<i>119</i>
<i>Aplicación de herbicidas</i>	<i>120</i>
<i>Siembra de los cultivos.....</i>	<i>121</i>
<i>Recuentos de plántulas</i>	<i>122</i>
<i>Emergencia relativa acumulada y período de control efectivo</i>	<i>122</i>
<i>Análisis estadístico</i>	<i>122</i>
RESULTADOS.....	123
<i>Emergencia relativa acumulada (EM) y período de control efectivo (CE)</i>	<i>124</i>
DISCUSIÓN	128
<i>Control foliar y residual de los herbicidas evaluados.....</i>	<i>128</i>
<i>Modelo predictivo de la emergencia de E. colona como soporte en la toma de decisiones</i>	<i>129</i>
CONCLUSIÓN	130

CAPÍTULO VIII. CONSIDERACIONES FINALES 131

CONTRIBUCIONES DE ESTA TESIS.....	132
EL PLANTEO PROACTIVO DEL MANEJO DE <i>E. COLONA</i> EN CAMPO	135
LÍNEAS DE FUTURAS INVESTIGACIONES	136

BIBLIOGRAFÍA..... 138

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Tablas:

TABLA 2.1.	32
TABLA 3.1.	54
TABLA 3.2.	55
TABLA 4.1.	70
TABLA 5.1.	83
TABLA 5.2.	84
TABLA 5.3.	89
TABLA 6.1.	105
TABLA 6.2.	106
TABLA 7.1.	120

Figuras:

FIGURA 1.1.	14
FIGURA 2.1.	36
FIGURA 2.2.	37
FIGURA 2.1.	¡ERROR! MARCADOR NO DEFINIDO.
FIGURA 2.2.	¡ERROR! MARCADOR NO DEFINIDO.
FIGURA 2.3.	39
FIGURA 2.4.	40
FIGURA 3.1.	50
FIGURA 3.2.	53
FIGURA 3.3.	55
FIGURA 3.4.	56
FIGURA 3.5.	57
FIGURA 4.1.	¡ERROR! MARCADOR NO DEFINIDO.
FIGURA 4.1.	67
FIGURA 4.2.	67
FIGURA 4.3.	68
FIGURA 4.4.	71
FIGURA 4.5.	72
FIGURA 4.6.	73

FIGURA 5.1.	90
FIGURA 5.2.	91
FIGURA 5.3.	93
FIGURA 6.1.	102
FIGURA 6.2.	107
FIGURA 6.3.	109
FIGURA 6.4.	110
FIGURA 7.1.	121
FIGURA 7.2.	123
FIGURA 7.3.	124
FIGURA 7.4.	125
FIGURA 7.5.	126
FIGURA 7.6.	126
FIGURA 7.7.	127
FIGURA 7.8.	127
FIGURA 7.9.	128

ABREVIATURAS Y SÍMBOLOS

Abreviaturas:

% S: porcentaje de supervivencia

°C d: grados centígrados por día

2,4-D: ácido 2,4-diclorofenoxiacético

ABA: ácido abscísico

ABC: *ATP-binding cassette* (cassette de unión a ATP)

ACCasa: acetil coenzima A carboxilasa

AGR: agresividad

AIC: criterio de información de Akaike

ALT: altura

ANOVA: análisis de la variancia

ATP: adenosina trifosfato

CE: período de control efectivo

CME: cuadrado medio del error

cont: contenedor

CP: componente principal

CULT: cultivo

CV: coeficiente de variación

DAM: diámetro

DDS: días después de la siembra

DE: descascarado

DENS: densidad

DGC: prueba de grupos excluyentes de Di Rienzo, Guzmán y Casanoves

dt90: tempo mínimo para la reducción del 90% de la concentración del herbicida

e.a.: equivalente ácido

E.E.: error experimental

EC-R: *E. colona* resistente

EC-S: *E. colona* susceptible

EEA: Estación Experimental Agropecuaria

EM: emergencia relativa acumulada

EPSPS: enolpiruvil shikimato fosfato sintasa

G (%): porcentaje de semillas germinadas

g: gramo

GA: ácido giberélico

GDC: grados día de crecimiento

gi: número de semillas germinadas

GR50: dosis de herbicida para la reducción del 50% del crecimiento

gt: número de semillas sembradas

HBR: índice de proporción entre altura y la biomasa aérea

i.a.: ingrediente activo

IC: índice de cosecha

ID: número de identificación

IIS: índice de intensificación de la secuencia

IM: inmersión en agua

INTA: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria

IR: índice de resistencia

ISTA: *International Seed testing Association* (Asociación Internacional de evaluación de semillas)

KNO₃: nitrato de potasio

L.: Linneo

LSD: *least significance difference* (mínima diferencia significativa)

MAC: número de macollos

MDL: modelo doble logístico

MIM: manejo integrado de malezas

MLG: modelo lineal generalizado

MSA: materia seca aérea

m s.n.m.: metros sobre el nivel del mar

NO₃⁻: nitrato

NSE: número de semillas

P. Beauv.: Palisot de Beauvois

p100: peso de cien semillas

PFA: peso fresco aéreo

pl: planta

PP: precipitaciones

PSE: peso de semillas

R: resistente

RFA: radiación fotosintéticamente activa

RG: resistente a glifosato

RGR50: relación entre los parámetros GR50

RMSE: *root mean square error* (raíz del cuadrado medio del error)

RR: rendimiento relativo

RRT: rendimiento relativo total

S: susceptible

S1/S2: muestras de semillas origen 1/origen 2

SDC: semanas desde la cosecha

Símbolos y unidades de medida:

SMN: Servicio Meteorológico Nacional

spp.: especies

SSD: sistema de soporte para la toma de decisiones

T: temperatura

t: tiempo

Tb: temperatura base

TMD: temperatura media diaria

TT: tiempo térmico

TTZ: 2,3,5-trifenil tetrazolio

u\$s: dólar estadounidense

v: viabilidad

w: tiempo térmico acumulado entre θ y ψ

WW: lavado con agua caliente

z: tiempo térmico acumulado entre ψ y λ

θ : temperatura mínima inferior a la T_b

λ : momento de emergencia de *E. colona*

ψ : temperatura máxima posterior a θ

RESUMEN

En la agricultura extensiva las malezas resultan la principal adversidad biótica y, dentro de ellas, *Echinochloa colona* es una de las especies gramíneas más importantes en Argentina y en el mundo. El manejo de esta maleza centrado en el uso de glifosato condujo a la selección de poblaciones resistentes, lo cual dificulta su control en los cultivos. En este contexto, las recomendaciones de manejo se basan en la rotación y mezcla de herbicidas, sin conocer la dinámica de la especie y sus bases biológicas y ecológicas. Con el objetivo general de generar información para contribuir a un manejo proactivo de *E. colona* y la mitigación de la resistencia a glifosato, se realizaron diversos experimentos entre 2013 y 2021 para evaluar (i) germinación, (ii) emergencia, (iii) crecimiento y morfología, (iv) resistencia a glifosato, (v) relación competitiva entre individuos resistentes (R) y susceptibles (S) y (vi) el control químico con herbicidas.

Los resultados experimentales mostraron que, una vez que las semillas se desprenden de la planta madre, la dormición primaria puede persistir hasta cinco meses y el NO_3^- sería uno de los elementos más importantes para el aumento del número de semillas germinadas. Dado que el NO_3^- se encuentra mayormente disponible en los suelos y la finalización del tiempo de dormición coincide con el inicio de la primavera, el proceso de germinación se encontraría sin limitantes en situaciones de campo. A continuación, la emergencia mostró un patrón reiterado a través de los años, explicado por el tiempo térmico, con lo cual se puede predecir el inicio y la evolución de este evento a partir de la temperatura del aire. El proceso de emergencia se extendió desde septiembre hasta enero, con un potencial máximo de 5587 plantas m^{-2} . El período de emergencia se ajustó a un modelo doble logístico en función del tiempo térmico, calculado a partir de la temperatura media del aire, el cual se extendió hasta los 1240 °C d.

Las plantas pueden presentar diferentes hábitos de crecimiento modificando sus estructuras aéreas. Así, los individuos que crecieron a una densidad de 1 pl 4^{-1}m^{-2} mostraron un hábito de crecimiento postrado, con un diámetro máximo de hasta 220 cm, mientras que a la densidad de 300 pl m^{-2} los individuos presentaron un hábito de crecimiento completamente erecto con un diámetro promedio de 13,7 cm. Al igual que el diámetro, el incremento de la densidad redujo otras variables por individuo como la materia seca aérea (151,9 a 3 g pl^{-1}), el número de tallos (158 a 5 pl^{-1}), el número de semillas (32.395 a 667 pl^{-1}) y el peso de semillas (16,9 a 1,0 g pl^{-1}), lo cual explica una amplia plasticidad morfológica de carácter densodependiente. Estos

resultados resaltan la importancia del control y el manejo de posibles escapes, dado que una planta puede adaptarse y maximizar la producción de semillas.

En otro experimento se asoció la susceptibilidad de *E. colona* a glifosato en función del sistema de rotación, es decir, se encontraron poblaciones heterogéneas resistentes (R) a glifosato en lotes bajo monocultura de soja o rotación soja y maíz, mientras que en sistemas donde la intensificación de la secuencia de cultivos fue mayor (con la inclusión de un cultivo de invierno), se han identificado individuos susceptibles (S). En la comparación entre los individuos de las poblaciones R y S no se observó un costo biológico asociado a la resistencia a glifosato, pues en las condiciones experimentadas los individuos de la población R tuvieron una mayor producción tanto de número como el peso de las semillas a densidades bajas, mientras que a densidades mayores esta diferencia se diluye. En el estudio de la interacción entre los individuos de las poblaciones S y R se observó que, mayormente, crecen en plena competencia ($RRT=1$) y poseen la misma habilidad competitiva ($AGR=0$), con la excepción de la fecundidad a la densidad más baja evaluada, en donde se observó que existe una complementariedad de recursos ($RRT>1$) y los individuos de la población S tienen una mayor habilidad competitiva que los de la R para la determinación del número y peso de semillas.

Los resultados experimentales demuestran que, ante la presión de selección con glifosato, se favorece la mayor producción de semillas provenientes de los individuos R, pero cuando la proporción de individuos S:R es equitativa en un ambiente sin el herbicida, la magnitud de la pérdida por competencia de los individuos R es mayor. Para evitar la presión de selección con glifosato o graminicidas inhibidores de la enzima ACCasa, a los 400 °C d estimados en el modelo de emergencia se encontraría el momento crítico para lograr la mayor eficiencia y eficacia de la aplicación de una mezcla de herbicidas preemergentes y glifosato, para obtener la mayor reducción del número de plántulas y la extensión del tiempo de residualidad.

Si bien es importante eliminar la presión de selección con glifosato durante el período de emergencia de *E. colona*, la elevada producción de semillas que mostraron los individuos de la población R podría dificultar el manejo de esta maleza, al mismo tiempo que el cultivo de soja no interfiere de manera diferencial en la productividad de los individuos S o R. Además, el desafío de reducir el estand de plantas es crucial para evitar que la población maximice su productividad y, principalmente, esto debería lograrse antes de la implantación del cultivo.

Palabras clave: germinación; modelos de emergencia; plasticidad morfológica, poblaciones heterogéneas; competencia.

ABSTRACT

Contributions of the biology of junglerice (*Echinochloa colona* L. Link) for a proactive management of glyphosate resistance.

Weeds are the main biotic adversity in agriculture and among them *Echinochloa colona* is one of the most important grass-weed species both in the country and globally. The aim of this thesis was generating information to contribute to a proactive management of *E. colona* and mitigate the glyphosate resistance, through experiments conducted between 2013 and 2021. The results showed the dormancy extended up to 5 months, and nitrate increased the number of seeds germinated. Seedling emergence in field conditions showed a good-fitness to a non-linear model based on thermal time to predict it. Plants can present different growth habits by modifying their structures. On this way, plants showed a prostrate growth habit at 0.25 pl m⁻², while completely erect habit at 300 pl m⁻² were showed. Also, at this density gradient the diameter, biomass, seeds weight and number and tiller-number were reduced to 93–98 %. Under different crop rotation systems, *E. colona* glyphosate resistant (GR) was associated to soybean monoculture and soybean-corn rotation, mainly due to the glyphosate use dependence. Instead, intensified rotations showed glyphosate susceptible (GS) populations only. There was not a biological cost associated to GR, since that R population had a greater production of both the number and the weight of seeds at low densities, while at higher densities this difference was diluted. Generally, S- and R-populations grown in full competition (RYT= 1) with the same competitive ability (AGR=0), but in the determination of fertility at the lowest density S-population was more competitive and there was resource complementarity with the R-population. In addition, to avoid selection pressure with glyphosate or other foliar herbicides, the application of pre-emergent herbicides at 400 °Cd would be optimal to maximize the residuality and achieve the greatest reduction in the number of seedlings. Finally, reducing the selection pressure with glyphosate would be one of the main premises to mitigate the herbicide resistance, to favored competitive ability of GS plants when then grow in same proportion than GR plants. However, the high seed production of GR individuals could hinder this relationship. In addition, the challenge of reducing the stand of plants is crucial to prevent the population

from maximizing its productivity and, mainly, this should be achieved before the implantation of the crop.

Keywords: germination; emergence model; morphological plasticity; heterogeneous population; competence.

CAPÍTULO I.
INTRODUCCIÓN GENERAL

INTRODUCCIÓN.

El término “maleza” se utiliza para describir a aquellas plantas que por su distribución o abundancia interfiere en un espacio y tiempo con las actividades humanas, resultando molestas, perjudiciales o indeseables y generan efectos negativos de forma directa (por ejemplo, la reducción de la productividad) o indirecta (por ejemplo, el aumento de los costos de control o la pérdida de valor) (Satorre y de la Fuente, 2016).

Las malezas son consideradas como la adversidad biótica más importante que afecta a los cultivos extensivos debido a que pueden reducir su rendimiento y calidad, como así también dificultar el proceso de cosecha (Rodríguez et al., 2019). *Echinochloa colona* (L.) Link (Figura 1.1) es una de las diez malezas más importantes en el mundo en cinco de los principales cultivos, sembrados en Argentina: arroz, caña de azúcar, maíz, sorgo y algodón (Rao, 2021). Conocida vulgarmente como capín, arroz silvestre, grama pintada o pasto colorado, *E. colona* es considerada problemática en cultivos anuales de verano, como así también en montes frutales de la región Noroeste argentino (Devani et al., 2012; Rojas-Sandoval y Acevedo-Rodríguez, 2014).

Acerca de la biología de la especie.

E. colona es una planta herbácea que germina a partir de la primavera y florece a partir de verano hasta otoño donde culmina con la fructificación. Se desarrolla en forma de mata, con tallos postrados, ascendentes o erectos desde 10 cm hasta 90 cm de altura (Marzocca, 1993). Posee hojas lineales, planas, glabras, de 20 cm de largo, a veces con franjas transversales rojizas, desprovistas de lígula. Las flores se presentan en panojas erectas, lineal-oblongas a piramidales, con 5 a 15 racimos laterales breves. Espiguillas aovadas, místicas o mucronadas, rojizas o verdosas. El fruto es un cariopse de 1 a 2 mm de longitud (Cabrera et al., 1970; Parodi, 1964).

Se puede diferenciar de otras especies del género principalmente por las inflorescencias: mientras en *E. colona* el largo de espiguillas es menor a 2,8 mm, en las demás especies puede superar más o menos los 3 mm (*Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv. >3,4 mm) (Carretero, 1981). Además, *E. colona* dispone su vaina abierta en la parte superior, con los bordes del limbo liso, mientras *E. crus-galli* dispone su vaina casi cerrada en la parte superior con los bordes de los limbos ondulados.

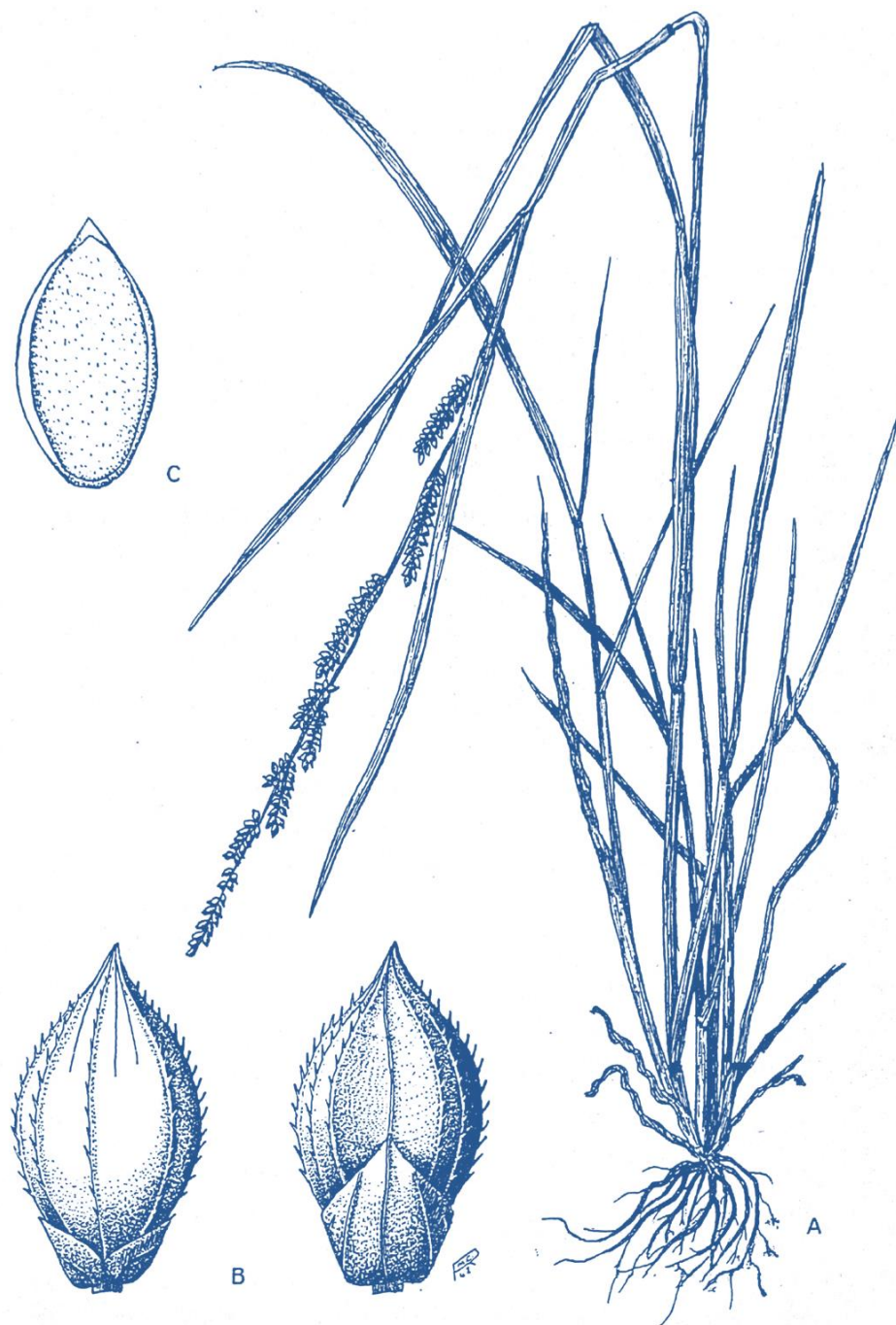


Figura 1.1. *E. colona* L. Link: A. planta; B. espiguillas (ventral y dorsal); C. antecio fértil (Parodi, 1964).

E. colona puede crecer en diversos ambientes debido a su capacidad adaptativa, lo que le permite adoptar diferentes hábitos de crecimiento. Distintos estudios han registrado una amplia variación en sus características morfológicas, entre ellas, la altura que puede variar desde 10 a

100 cm (Parodi, 1964; Cabrera et al., 1970; Marzocca, 1993; Rojas-Sandoval y Acevedo-Rodríguez, 2014; Tahir, 2016), los tallos, que pueden hallarse desde postrados a erectos (Damalas et al., 2008; Awan et al., 2014; Catinding et al., 2019), o su adaptación ambiental, hallándose ecotipos de porte alto en suelos húmedos -inclusive inundados- y de porte más pequeño en suelos secos sujetos al pastoreo (Ramakrishnan, 1960).

Las plantas adultas pueden producir entre 4.000 y 10.000 semillas según la densidad en la que crecieron (Matloob y Chauhan, 2021). En Australia se ha observado que unas 24750 semillas m⁻² pueden permanecer en el banco de semillas del suelo, con una persistencia relativamente prolongada de hasta seis años, dependiendo de la profundidad en la que se hallen (Shabbir et al., 2019). Las semillas pueden germinar en estratos superficiales y esta capacidad se pierde gradualmente hasta llegar a los 6 cm de entierro (Peerzada et al., 2016). Algunas accesiones tienen respuesta fotoblásticas positivas (germinación estimulada por la radiación solar), mientras que otras pueden germinar en la oscuridad (Mutti et al., 2019).

Las semillas poseen diferentes niveles de dormición y diferentes requisitos para su superación (Kovach et al., 2010), cuya persistencia se puede extender desde 2 hasta 8 meses después de la cosecha (Tahir y Roma-Burgos, 2021; Peerzada et al., 2016) y, aunque la dormición sea de tipo fisiológica, estudios recientes sostienen que la gran mayoría de las semillas pueden superarla a partir de los siete meses (Liu et al., 2022). Precisamente a los siete meses (30 semanas), se observó en una muestra de semillas de Pergamino, Argentina, que el lavado con agua caliente (70°C) favoreció al aumento del número de semillas germinadas, aunque no se conoce la respuesta a este tratamiento antes y después de las 30 semanas (Bazzigalupi y Picapietra, 2015).

La maleza en el sistema productivo.

Existen estudios que muestran que la presencia y abundancia de *E. colona* en Argentina ha aumentado como consecuencia del uso continuo de glifosato y del cultivo de soja resistente a este herbicida en siembra directa (Puricelli et al., 2005; Papa y Tuesca, 2013). Adicionalmente, se ha determinado que, en conjunto con otras malezas, *E. colona* se adapta muy bien a la agricultura continua y parcialmente a la intensificación de cultivos (Satorre et al., 2020).

Una de las principales causas por las que es considerada una maleza importante se centra en que la relación entre *E. colona* y los cultivos puede resultar en pérdidas importantes en el rendimiento. Chauhan y Johnson (2010a) han observado que cuando una planta de arroz estuvo rodeada por ocho plantas de *E. colona*, la reducción del rendimiento fue de 93%. A su vez, Mercado y Talatala (1977) determinaron que a una densidad de 280 plantas. m⁻² de *E. colona* en arroz en condiciones de campo (secano), el rendimiento se redujo hasta un 76%. En Chile, se conoce que la disminución del rendimiento en el cultivo de arroz por *E. colona* puede alcanzar hasta un 36,4 % (Ormeño, 1992).

En el cultivo de maíz se han registrado pérdidas de rendimiento por competencia con *E. colona* del orden de 25 a 35% en Argentina (De Marco et al., 2018), incluso superiores tal como se reportaron en Pakistán, según la emergencia relativa con el cultivo y el distanciamiento entre hileras (Fahad et al., 2014). Chhokar y Balyan (1999) han demostrado que *E. colona* es una de las especies de la comunidad de malezas más importantes en el cultivo de soja, provocando pérdidas alrededor del 31% con densidades de 172 plantas m⁻². En Argentina, estudios locales han demostrado que el rendimiento del cultivo de soja puede decrecer en un rango de 20 a 45% cuando la cobertura relativa de la maleza alcanza valores de 25 a 75%, respectivamente (Picapietra y Ponsa, 2015).

Si bien se conocen las aproximaciones de pérdida de rendimiento en los cultivos, en Argentina no existen estudios que determinen la habilidad competitiva entre individuos de *E. colona* (intraespecífica) susceptibles y resistentes a glifosato y con el cultivo de soja (interespecífica). Este tipo de información resulta útil a la hora de interpretar la importancia de la especie y poder comprender la dinámica del enmalezamiento y el impacto de la resistencia a glifosato en el cultivo.

Manejo y control de *Echinochloa colona*.

Dado que la maleza puede adaptarse a una amplia región del país, las prácticas de manejo se enfocan en la reducción del efecto competitivo por parte de la maleza en los primeros estadios de crecimiento de los cultivos (De Marco et al., 2018). De esta manera, se sugiere el uso de cultivares más competitivos en etapas tempranas, aunque la mayor parte de la información disponible se focaliza en el uso de herbicidas para su control (Vinciguerra et al., 2010). Valverde et al. (2000) consideran que las prácticas mecánicas (como la preparación de la cama

de siembra) o culturales (como el retraso de la fecha de siembra) permitirían lograr una mayor tasa de emergencia de *E. colona* justo antes de la siembra y, de esta manera, la aplicación de herbicidas lograría reducir un mayor número de plantas de la maleza.

Glifosato ha sido utilizado como la base principal para el control de *E. colona* en nuestro país. A pesar de esta dependencia, no se ha desarrollado información para lograr un ajuste en el control químico con lo cual la aplicación de los herbicidas se planifica en función de las labores del cultivo y no en función de la dinámica poblacional de la especie. Esto último permitiría lograr la mayor reducción de plantas en un momento crítico del período de emergencia de la maleza (Nazarko et al., 2005). Tampoco existe información detallada sobre la biología y ecología de *E. colona* de modo que las estrategias de control se basan sobre los resultados de la experiencia práctica (De Marco et al., 2018).

La dependencia en el uso de herbicidas se exagera en aquellas situaciones en donde los mismos herbicidas son utilizados como solución a los problemas derivados del control de malezas, lo que resulta en una práctica menos rentable económicamente y con un gran impacto negativo en el medio ambiente (Stewart et al., 2011). Es decir, como consecuencia del uso reiterado de herbicidas se afecta al medio ambiente, la seguridad de los productos alimenticios y la salud humana (Zhu et al., 2020) y, a su vez, se incrementa la pérdida de susceptibilidad de las malezas al control con herbicidas mediante la selección de poblaciones resistentes (Beckie, 2020).

Resistencia a herbicidas.

La resistencia a herbicidas es la capacidad heredada natural de algunos biotipos dentro de una población para sobrevivir y reproducirse después del tratamiento con un herbicida a una determinada dosis de uso, la cual es letal para el resto de los biotipos susceptibles de esa población de maleza (Valverde et al., 2000). La resistencia puede estar conferida por uno o más mecanismos que, a su vez, pueden estar vinculados al sitio de acción del herbicida, o no. Es decir, en el primer caso el herbicida llega al destino sin ejercer su acción, o bien puede hacerlo en muy baja concentración. En el segundo caso, un mecanismo de resistencia no está asociado al sitio de acción, lo que implica que se minimiza la concentración del ingrediente activo que llega al sitio de acción (Powles y Yu, 2010).

Los mecanismos que confieren la resistencia a glifosato en *E. colona* son varios. Entre ellos, se han reconocido mecanismos asociados al sitio de acción que se vinculan a una mutación de la enzima *enolpiruvil shikimato-3-fosfato sintasa* (EPSPS) (Vencill et al., 2012; Alarcón-Reverte et al., 2013; Alarcón-Reverte et al., 2015). Además, se han encontrado biotipos de *E. colona* resistentes a glifosato (Goh et al., 2018) y quinclorac (Rouse et al., 2019) para los cuales no se conoce con precisión el mecanismo responsable de conferir resistencia. Se ha determinado que la temperatura del aire puede incidir en la absorción de glifosato, como así también en la translocación y llegada del activo del herbicida (Nguyen et al., 2015). Recientemente, en biotipos de *E. colona*, se ha detectado un nuevo mecanismo de resistencia a glifosato que se asocia a transportadores dependientes de ATP (transportadores ABC) cuya función es disminuir la concentración del herbicida en el citoplasma (Pan et al., 2021).

En Argentina se han registrado biotipos de *E. colona* resistentes a glifosato en las provincias de Tucumán, Santiago del Estero y Santa Fe (Heap, 2024) y en la actualidad se encuentran numerosos casos detectados en diferentes puntos del país (REM, 2024). La selección de biotipos resistentes se debe a la fuerte presión ejercida con herbicidas, principalmente glifosato, el cual es el más utilizado dentro de los herbicidas y cuyo crecimiento en el uso es sostenido a través del tiempo (Leiva, 2013; Principiano y Acciaresi, 2020). En un estudio realizado en una población de Tucumán, se pudo comprobar que la resistencia no fue conferida por una mutación en la enzima EPSPS (Olea, 2013).

Considerando la complejidad de los mecanismos de resistencia no asociados al sitio de acción y el rol que la temperatura puede jugar en este efecto, sumado a la posible coexistencia de diferentes biotipos resistentes con diferentes mecanismos dentro de una misma población (Alarcón-Reverte et al., 2015), es importante resaltar que, a veces, la presencia de genes involucrados en contrarrestar los efectos perjudiciales de un herbicida, resulta en la reducción de la aptitud biológica de la planta. Esta aptitud biológica (del inglés *fitness*) se relaciona directamente con la producción de descendencia para la contribución de la especie en la siguiente generación (Primack y Hyesoon, 1989; Crawley, 1997; Scott et al., 2006).

El *fitness* en plantas es la máxima expresión fenotípica resultante de la interacción del fondo genético vegetal, la base molecular de la resistencia (mecanismo, interacciones alélicas y número de alelos de resistencia) y el medio ambiente biótico y abiótico, pudiendo cambiar el crecimiento y etapas fenológicas de la planta (Vila-Aiub et al., 2015). De esta manera, resulta

interesante conocer si existen diferencias en la productividad de, al menos, la materia seca aérea (MSA) y el número de semillas entre individuos provenientes de poblaciones R y S en un sistema de cultivo. En este último punto, es importante destacar que la literatura que describe el comportamiento de poblaciones susceptibles y resistentes de *E. colona* demuestra una disparidad de resultados, en donde no siempre el *fitness* de los individuos susceptibles es mayor al de los resistentes (Shrestha et al., 2018; Mollaei et al., 2020).

Sistema de soporte para la toma de decisiones.

Las decisiones para el manejo de malezas resultan en una compleja integración de factores a través de los cuales se puede construir un sistema de soporte para la toma de decisiones (SSD) (González-Andújar et al., 2011). Estos sistemas pueden ser de naturaleza compleja para la resolución de problemas mayores, o bien, más sencillos como para hacer recomendaciones de herbicidas en base a su eficiencia (Hock et al., 2007). En función a esto último, se han desarrollado varios modelos de emergencia de malezas que permiten constituir una base en la toma de decisiones (Forcella et al., 2000; Grundy, 2003; González-Andújar et al., 2016) para realizar aplicaciones de herbicidas más eficientemente y de esta manera, contribuir a la reducción en el volumen de fitosanitarios utilizados (Forcella et al., 1996; González-Andújar et al., 2010) como un aspecto fundamental para el desarrollo del manejo de malezas (Chauhan, 2020).

De esta manera, un SSD podría construirse a partir de un modelo de emergencia de malezas para determinar un momento óptimo para la aplicación de herbicidas. Los modelos de emergencia se pueden clasificar en mecanicísticos y empíricos. Los primeros poseen la ventaja potencial de describir los diferentes procesos que van desde la regulación de la dormición hasta el establecimiento de las plántulas. Al mismo tiempo, requieren un profundo conocimiento para su comprensión y son difíciles de ajustar y validar (Grundy, 2003). Por el contrario, los modelos empíricos basados en una variable climática resultan sencillos de ajustar y validar en función a un factor ambiental, como la temperatura o el potencial del agua de suelo, y pueden proveer información en tiempo real. Es importante resaltar que estos modelos empíricos no pueden ser extrapolados a otras situaciones en las que no fueron ajustados (Grenón y Mansilla, 2014).

Los modelos de emergencia de base empírica, a su vez, pueden tener diferente grado de complejidad de acuerdo con la variable independiente con la que se ajuste. Existen modelos

que utilizan el tiempo hidrotermal, el cual incluye a la temperatura de suelo y al potencial agua del suelo (Allen et al., 2000), con una mejora notable en la predicción. No obstante, el potencial agua del suelo resulta ser una variable de difícil determinación (Dorado et al., 2009). Asimismo, hay modelos que se ajustan al tiempo fotohidrotermal, los cuales incluyen al fotoperíodo en conjunto con el tiempo hidrotermal en la variable independiente (Royo-Esnal et al., 2015). Los modelos basados en la temperatura, como tiempo térmico, pueden tener ajuste adecuado, similar a los modelos basados en el tiempo hidrotermal y son más sencillos de ajustar y validar localmente (Myers et al., 2004; Bagavathiannan et al., 2011).

El uso de modelos empíricos de la emergencia permitiría (i) conocer y predecir la dinámica del enmalezamiento en condiciones de campo, (ii) en base a esta información poder planificar las prácticas de control y lograr una mayor eficiencia en el control químico, al mismo tiempo que se reduce el volumen de herbicidas y (iii) contribuir con la reducción de la presión de selección, como una acción importante en la mitigación del problema de resistencia de malezas a herbicidas.

MARCO TEÓRICO DEL PROBLEMA DE ESTUDIO.

E. colona resulta ser una maleza en los sistemas productivos en distintas regiones del país, afectando al rendimiento de los cultivos extensivos más importantes y con gran preponderancia en el noroeste bonaerense en cultivos de soja y maíz. Este problema se agrava cuando el manejo de *E. colona* en los cultivos en siembra directa se acota sustancialmente al control químico con una gran presión en el uso de herbicidas de acción foliar, principalmente glifosato. En un estudio realizado en el partido de Pergamino se observó que, en más de trescientos lotes de producción, el herbicida glifosato es aplicado 2,5 veces $\text{lote}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Principiano y Acciaresi, 2018b).

Una vez que el herbicida más usado deja de ser efectivo, es reemplazado por un ingrediente activo con diferente mecanismo de acción, por ejemplo, los inhibidores de la enzima acetil-coenzima A carboxilasa (ACCase). Este cambio de ingrediente activo con la misma modalidad de uso que glifosato, tiene un gran potencial de seguir seleccionando resistencia y peor aún, seleccionar biotipos con resistencia múltiple, es decir, un biotipo con al menos dos mecanismos de resistencia (Yu et al., 2007). Cabe resaltar que, en el noroeste bonaerense, el

uso de herbicidas inhibidores de la ACCasa alcanzó el 60% del volumen utilizado de glifosato en la campaña 2017/18 (Principiano y Acciaresi, 2018b).

Como consecuencia de que el control químico no resulta ser efectivo para contrarrestar el efecto negativo de las malezas en los cultivos, toma importancia la reintroducción del “Manejo Integrado de Malezas (MIM)”, el cual fue ampliamente descripto por Fernández (1982). El MIM considera crucial la conjunción de un enfoque horizontal con uno vertical. En el enfoque horizontal se contempla a la maleza en su interrelación con otros componentes del sistema como, por ejemplo, otras plantas, insectos, mamíferos, entre otros, mientras que un enfoque vertical se relaciona directamente con las actividades y prácticas que contribuyan a reducir la densidad poblacional de malezas a niveles que no resulten perjudiciales.

Cuarenta años han transcurrido desde la primera discusión del MIM en el VI Congreso Latinoamericano de Malezas, en Campinas, Brasil (1982) y a lo largo de este tiempo, el problema de malezas se agravó aún más, año tras año. Con la adopción de la SD y los herbicidas como único método de control, se suma que el abordaje actual del manejo integrado tiene una sesgada y acotada apreciación de aquella definición original del MIM. Es decir, se considera que el manejo integrado consta únicamente de la rotación de métodos y prácticas de control, principalmente el control cultural, biológico, mecánico y químico.

En primer lugar, las medidas preventivas y culturales para el manejo de malezas son muy poco utilizadas por los agricultores (Bárberi, 2004). Sumado a esto, los controladores biológicos raramente son aplicables en ambientes agrícolas extensivos (Cabrera Walsh et al., 2014). Por otra parte, del complejo de estrategias que comprenden los métodos mecánicos en la agricultura extensiva, las labranzas son utilizadas, mayormente, cuando luego de varios intentos el control químico ha fracasado y dejando expuesto así al suelo a nuevos problemas como la erosión y la pérdida de agregados del suelo. De esta manera, la mención sesgada del manejo integrado deviene, finalmente, en el uso de herbicidas y la rotación de mecanismos de acción.

La propuesta de esta tesis se fundamenta en el desarrollo del conocimiento que busca superar el manejo simplificado de malezas que se ha llevado a cabo en numerosas situaciones agrícolas. A través de este estudio se pretende generar información sobre la biología de *E. colona* para determinar aquellos aspectos que expliquen el comportamiento de la misma en el

sistema productivo extensivo e identificar cómo se podría mitigar su impacto en los cultivos de forma proactiva. De acuerdo con lo anterior se postulan las siguientes hipótesis (resumidas):

1. La dormición de las semillas puede persistir hasta treinta semanas después de la cosecha y el lavado con agua caliente (70 °C) podría ser un tratamiento efectivo inmediatamente después de la recolección de las semillas. El uso de KNO₃, lavado con agua caliente, descascarado, inmersión en agua y ácido giberélico, solo o en combinación, aumenta la tasa de germinación de las semillas almacenadas.
2. La emergencia de plántulas en campo puede predecirse a partir de las fluctuaciones de la temperatura media del aire al final del invierno y posibilita ajustar un modelo predictivo de la emergencia en función del tiempo térmico.
3. Cuando las plantas crecen bajo diferentes densidades poblacionales pueden presentar modificaciones en sus estructuras aéreas vegetativas y reproductivas, como una respuesta de plasticidad morfológica de naturaleza densodependiente y que le permite adquirir diferentes hábitos de crecimiento.
4. Existen diferencias en el grado de susceptibilidad a glifosato de acuerdo con el sistema de cultivo y el nivel de intensificación de la rotación.
5. Existe una respuesta diferencial en la aptitud de los individuos susceptibles y resistentes a glifosato. Esta diferencia se resalta cuando ambos individuos crecen en un ambiente competitivo con el cultivo de soja.
6. Es posible emplear un modelo predictivo de la emergencia basado en la temperatura media del aire para determinar el momento de máxima efectividad y eficiencia de herbicidas de acción foliar y residual en el control de plántulas.

Como consecuencia del planteo de hipótesis surgieron las siguientes predicciones:

1. Hasta las treinta semanas después de la cosecha, las semillas almacenadas no presentan respuesta germinativa, mientras que el lavado con agua a 70°C induce a las semillas a salir de la dormición y germinar antes de ese tiempo. Luego de las treinta semanas de almacenamiento, los tratamientos pregerminativos incrementan el número de semillas germinadas en comparación con las semillas sin tratar.
2. Las plantas de *E. colona* emerge luego de que la temperatura media del aire atraviesa un último valor mínimo local hacia fines de invierno, por debajo de la temperatura base (10°C). Entre todos los modelos de emergencia evaluados, al menos uno de ellos

obtiene un mayor grado de ajuste en la predicción de la emergencia de plántulas en función del tiempo térmico.

3. Existe una amplia variación en la determinación de las estructuras aéreas vegetativas y reproductivas en función de la densidad. Este conjunto de atributos le permite a la planta adquirir un porte postrado o erecto si crece a menor o mayor densidad, respectivamente, con ajuste densodependiente. Es posible utilizar este ajuste para hallar valores de densidad críticos en la productividad de la maleza.
4. Los individuos provenientes de campos con mayor intensificación presentan un mayor grado de susceptibilidad a glifosato, es decir, una menor tasa de supervivencia y un menor GR50 que los que provienen de campos con menor intensificación de la rotación.
5. Los individuos susceptibles a glifosato poseen una mayor productividad de biomasa aérea, macollos y semillas que los individuos resistentes. Ante la presencia del cultivo de soja los individuos susceptibles tendrían mayor habilidad competitiva.
6. Es posible establecer un momento óptimo de control de *E. colona* en base al modelo de emergencia establecido. Este momento se puede validar entre diferentes años debido a que el modelo fue ajustado al tiempo térmico, independientemente del tiempo calendario.

A los efectos de poner a prueba las hipótesis, se postularon los siguientes objetivos (resumidos):

1. Evaluar la respuesta germinativa de muestras locales de semillas. Esto comprende estudiar la persistencia de la dormición, analizar el efecto del tratamiento con agua caliente (70°C) y evaluar la respuesta germinativa a diferentes tratamientos pregerminativos en semillas almacenadas.
2. Cuantificar la emergencia de plántulas en condiciones de campo para poder ajustar el momento del inicio de la emergencia en función del tiempo térmico y desarrollar un modelo matemático para poder predecir este proceso de enmalezamiento clave.
3. Evaluar la morfología de las estructuras aéreas vegetativas y reproductivas y caracterizar el hábito de crecimiento de los individuos en función de la densidad. Esto permitirá determinar tanto la posible plasticidad que poseen los individuos, como el grado de densodependencia.

4. Determinar el grado de susceptibilidad a glifosato en muestras de semillas de *E. colona* provenientes de doce campos de producción del partido de Pergamino con diferentes sistemas de cultivo.
5. Determinar la habilidad competitiva y el *fitness* asociado a la relación intraespecífica, entre biotipos de *E. colona* resistentes y susceptibles a glifosato, e interespecífica, entre soja y biotipos susceptibles y resistentes a glifosato de la maleza.
6. Determinar el momento de mayor éxito en el control foliar y residual de *E. colona* para la aplicación de herbicidas en cultivos de soja y maíz para poder predecir el momento de intervención mediante el empleo de un modelo de emergencia.

ESTRUCTURA DE LA TESIS.

Este trabajo posee ocho capítulos que son descriptos de la siguiente manera:

Capítulo I: Se detallan las generalidades de la especie, el estado del conocimiento actual acerca de la maleza y la resistencia a herbicidas y las metodologías de estudio a grandes rasgos, ya que luego serán ampliadas en cada capítulo por separado. Incluye, además, la justificación del trabajo en un marco teórico y los objetivos generales postulados.

Capítulo II: Se detallan estudios conducidos en laboratorio acerca de los patrones de germinación en función del tiempo post cosecha y el empleo de diversas alternativas como métodos para superar la dormición.

Capítulo III: Aborda el ajuste de la emergencia en base a un modelo predictivo en función de la temperatura del aire como tiempo térmico.

Capítulo IV: Incluye el estudio de la caracterización morfológica de los individuos en condiciones de campo, la plasticidad que estos presentan en función de variaciones en la densidad y la determinación de los distintos hábitos de crecimiento que pueden adoptar.

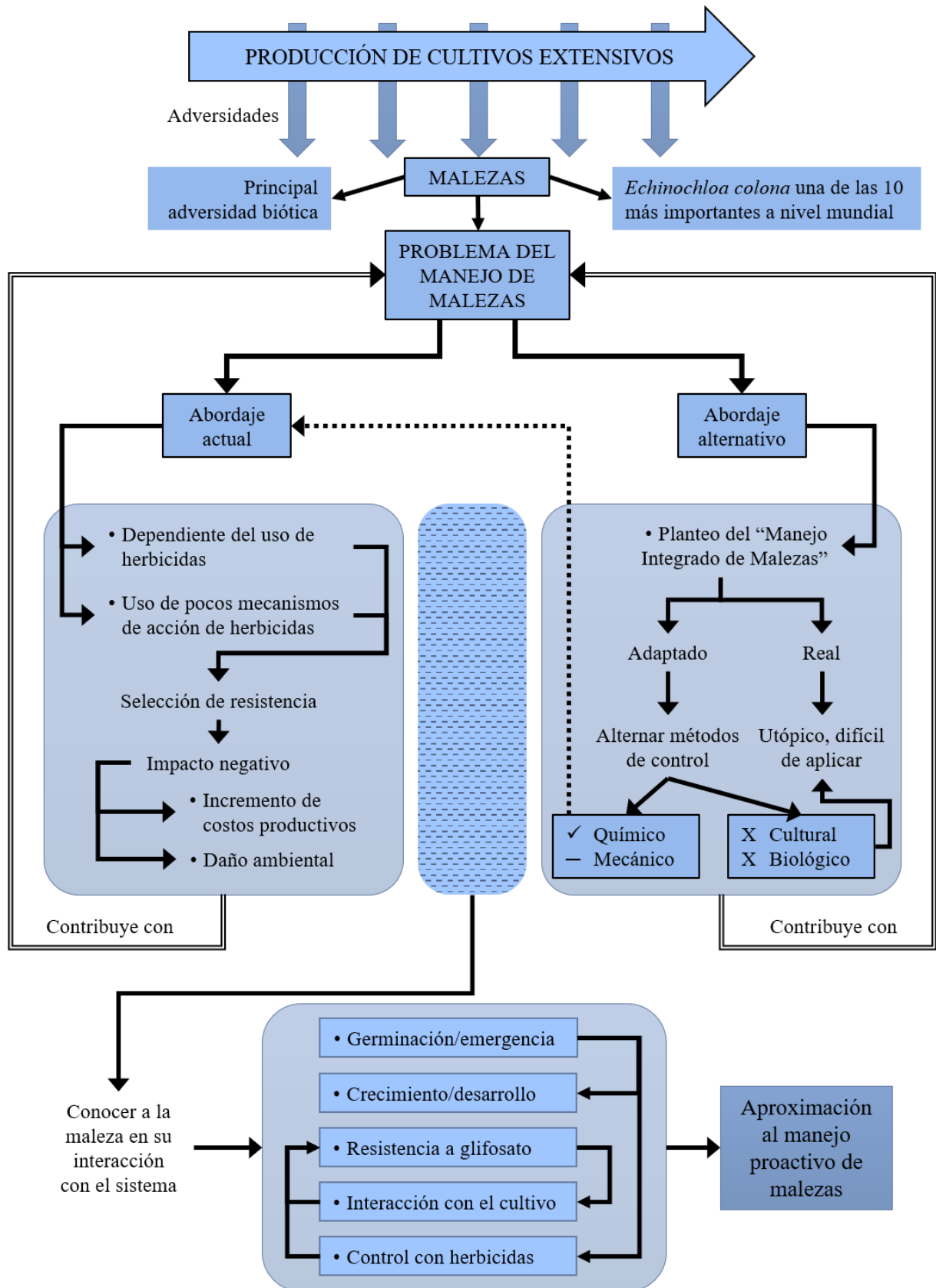
Capítulo V: Reúne los experimentos para caracterizar la susceptibilidad a glifosato mediante pruebas de dosis-respuesta conducidos bajo condiciones controladas.

Capítulo VI: Agrupa los experimentos que cuantifican el *fitness* asociado a la resistencia, en la relación intraespecífica de individuos susceptibles y resistentes a glifosato y su relación intra e interespecífica, donde se incluye al cultivo de soja.

Capítulo VII: En base al modelo de emergencia establecido en el capítulo II, se exponen resultados experimentales acerca de la optimización del uso de herbicidas preemergentes.

Capítulo VIII: Contiene las consideraciones finales que este trabajo ha concretado y cómo podrían incorporarse a sistemas de manejo de malezas para mitigar el problema de *E. colona* y la evolución de la resistencia a glifosato y, además, contiene propuestas de futuras investigaciones.

DIAGRAMA DEL FUNDAMENTO DE LA TESIS.



CAPÍTULO II.
SUPERACIÓN DE LA DORMICIÓN Y GERMINACIÓN DE
SEMILLAS DE CAPÍN (*Echinochloa colona*)

Los resultados de esta etapa experimental han sido publicados en la revista *Chilean Journal of Agricultural & Animal Sciences* bajo el título: ‘*Overcoming seed dormancy of Junglerice (Echinochloa colona)*’ [Superación de la dormición de semillas de capín (*Echinochloa colona*)].

RESUMEN

La dormición de las semillas de capín (*Echinochloa colona* L. Link) puede persistir 8 meses después de la cosecha y una vez superada, las semillas pueden germinar durante la mayor parte del ciclo de vida. La luz o las altas temperaturas pueden superar la dormición de las semillas, mientras que los efectos del ablandamiento de la cubierta de la semilla y la adición de nitrato no son bien conocidos. Este estudio tuvo como objetivo determinar la respuesta germinativa, la persistencia de la dormición y los tratamientos para superarla en semillas de *E. colona*. Se tomaron muestras de semillas de un campo bajo monocultivo de soja (S1) y uno bajo rotación de 3 años (trigo/soja-maíz-soja, S2). Cada 3 semanas durante 30 semanas, se evaluaron semillas lavadas con agua caliente a 70 °C (WW). Después de 33 semanas de almacenadas se evaluaron los efectos del nitrato de potasio (KNO₃), descascarado (DE), WW, inmersión previa en agua (IM) y ácido giberélico exógeno (GA) en tres experimentos diferentes (pruebas pregerminativas con KNO₃, DE y WW; KNO₃ e IM; y GA). Los resultados mostraron que la dormición de las semillas persistió hasta la 21ra semana. De la 21ra a la 30ma semana, la respuesta germinativa aumentó un 25 y un 59 % en las semillas tratadas con WW de S1 y S2, respectivamente. Después de 33 semanas de almacenamiento, solo el tratamiento con KNO₃ fue significativamente mayor ($p < 0,05$), con incrementos de 88 y 126 % en la germinación de semillas en S1 y S2, respectivamente. Estos resultados indican que, en las condiciones experimentadas, la dormición de las semillas de *E. colona* no estuvo relacionada con la presencia de las glumas. El tratamiento WW mejora la respuesta germinativa probablemente debido a una aceleración en la maduración poscosecha, mientras que el KNO₃ permitió superar la dormición de las semillas.

Palabras clave: descascarado, lavado con agua caliente, KNO₃, inmersión en agua.

INTRODUCCIÓN

El banco de semillas del suelo es la principal fuente de malezas en los sistemas de producción y su reducción es clave para su manejo (Chauhan y Johnson, 2010b). Uno de los aspectos clave para la salida de semillas del banco del suelo es la germinación, proceso que puede ocurrir en semillas que se liberan del estado de dormición (Benech-Arnold et al., 2014). Además de la dormición, otro aspecto importante de un banco de semillas es la persistencia de las semillas, que para la especie *Echinochloa colona* puede extenderse hasta 6 años, dependiendo de la profundidad del entierro (Peerzada et al., 2016; Shabbir et al., 2019).

Las semillas de *E. colona* tienen una duración variable de dormición primaria, así como también tienen diferentes requisitos para superarla (Kovach et al., 2010). Algunas poblaciones de semillas tienen respuesta germinativa dos meses después de la maduración, con suficiente humedad del suelo y una temperatura de incubación de 25 °C, mientras que otras poblaciones mostraron que la dormición se pierde dentro de los 4 meses posteriores al entierro en el suelo (Tahir y Roma-Burgos, 2021). Otros estudios demostraron que la dormición de las semillas podría extenderse hasta 7 meses después de la cosecha y ante la inmersión en agua por 48 hs se induce a una dormición secundaria (Bazzigalupi y Picapietra, 2015).

Se han probado diferentes tratamientos para superar la dormición de las semillas de *E. colona*. Entre los tratamientos, la estratificación en frío o el uso de giberelinas no lograron superar la dormición, mientras que las altas temperaturas (superiores a 50 °C), la escarificación ácida y la punción (con un bisturí) fueron efectivas para superarla, pero tienen una elevada demanda de mano de obra (Tahir y Roma-Burgos, 2021). Otros estudios mostraron que la inmersión en etanol induce la germinación de las semillas (Kim et al., 2016). Sin embargo, se recomienda la prueba secuencial de condiciones de luz debido a que la germinación de algunas accesiones de *Echinochloa* se inactivan con la luz y otras con la oscuridad (fotodormancia y escotodormancia, respectivamente) como la principal forma de superar la dormición (Kovach et al., 2010).

Se ha demostrado que el anión nitrato (NO_3^-) promueve la superación de la dormición de las semillas y la posterior germinación en numerosas especies de plantas. Esta relación se encuentra vinculada a que es un regulador positivo del ácido giberélico (AG), en favor de la disminución de la concentración del ácido abscísico (ABA) (Matilla et al., 2015). Es por eso

que varios investigadores han utilizado nitrato de potasio (KNO_3) como tratamiento para disminuir la dormición de las semillas (Shu et al., 2016). Asimismo, la adición de GA exógeno puede incrementar la proporción hormonal GA:ABA en varias especies y, de esta manera, superar la dormición de semillas (Gupta y Chakrabarty, 2013).

El lavado con agua es ampliamente utilizado como tratamiento pregerminativo de semillas. Es una técnica amplia debido a que incluye variantes tanto en el tiempo de exposición al agua como en la temperatura a la cual se expone (Nadjafi et al., 2006; Mousavi et al., 2011; Flores Romayna et al., 2020). El agua caliente (98 °C) ha sido utilizada como tratamiento para promover la germinación de semillas por diferentes autores (Flores Córdova et al., 2016; Flores Romayna et al., 2020). Luego de lavar con agua a 70 °C durante 1,5 min, el 50% de las semillas de *E. colona* germinaron 20 días después de la siembra (Bazzigalupi y Picapietra 2015).

La persistencia de semillas permite la dispersión de malezas a través del tiempo y la germinación establece el éxito de la salida del banco de semillas del suelo, dependiendo de la dormición (Long et al., 2015). Además de los niveles de dormición, la respuesta germinativa se condiciona por las características edafoclimáticas al momento del llenado de la semilla, por ejemplo, si la planta madre atravesó algún tipo de estrés, o en la determinación del tamaño de los propágulos, que son aspectos considerados como parte del efecto materno (Soltani et al., 2018; De Long et al., 2019). Conocer cómo se modula y se supera la dormición de las semillas es de gran importancia para comprender la biología de los procesos de germinación y emergencia, la relación con los factores del ambiente edafoclimático (temperatura, humedad, NO_3^-) y la sincronía de este evento con el esquema de cultivo.

HIPÓTESIS

Se postuló que (i) el período de dormición primaria se extiende hasta las 30 semanas y que (ii) el agua caliente (70 °C) podría ser un tratamiento efectivo inmediatamente después de la recolección de las semillas. Además, se hipotetizó que (iii) luego de treinta semanas de almacenadas, el uso de KNO_3 , lavado con agua caliente, descascarado, inmersión en agua y ácido giberélico, solo o en combinación, aumenta la tasa de germinación de las semillas.

OBJETIVOS

El objetivo de este estudio fue evaluar la respuesta germinativa de dos muestras locales de semillas de *E. colona*. En el marco de este objetivo general, se planteó estudiar la persistencia de la dormición y, debido a la disparidad de resultados sobre la efectividad del agua caliente en la salida de la dormición de las semillas, se propuso analizar el efecto del tratamiento de lavado con agua a 70°C, así como también evaluar la respuesta germinativa a diferentes tratamientos aplicados en semillas almacenadas

MATERIALES Y MÉTODOS

Los experimentos se realizaron en el Laboratorio de Tecnología de Semillas del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Pergamino, provincia de Buenos Aires, Argentina. Se analizaron muestras de semillas de *Echinochloa colona* provenientes de un lote de monocultivo de soja (*Glycine max* L. Merr.) (S1) y de un lote bajo una rotación de 3 años (S2, trigo (*Triticum aestivum* L.) / soja - maíz (*Zea mays* L.) - soja), ubicados en la Estación Experimental Agropecuaria de INTA Pergamino. El 16 de marzo de 2015 se recolectaron semillas que se desprendían fácilmente de las panojas de plantas maduras. Para ello, se consideraron cuatro panojas de veinte plantas seleccionadas al azar de ambos campos.

Las semillas se limpiaron de impurezas y semillas vanas y luego se almacenaron en una cámara seca oscura a 20 °C. La viabilidad se determinó al día siguiente de la recolección mediante la prueba de tetrazolio, con cuatro repeticiones de cincuenta semillas entre papeles embebidos en agua a 7 °C durante 18 h. Las semillas se colocaron en una solución de cloruro de 2,3,5-trifeniltetrazolio (TTZ) (0,2% g l⁻¹) a 34 °C durante 24 hs. La evaluación se llevó a cabo visualizando la tinción de embriones (ISTA, 2015).

Se condujeron cuatro experimentos y para la siembra de cada uno de ellos se colocaron 20 semillas en cajas plásticas cubiertas, sobre un sustrato de papel de 30 g m⁻² humedecido con 15 ml de agua. Luego, las cajas se colocaron en cámara de germinación con temperatura alterna de 30/20 °C y 12 h de luz. Cada tratamiento se replicó tres veces (60 semillas por tratamiento) para cada muestra. Debido a que no existen un protocolo específico para *E. colona*, se utilizó

el protocolo establecido para *E. crus-galli* (L.) P. Beauv. según los estándares ISTA (ISTA, 2015). El número de semillas germinadas se registró hasta los 21 días después de la siembra.

Experimento de duración del período de dormición

Dos días después de la recolección de semillas, se extrajeron 120 semillas de *E. colona* de cada muestra almacenada. La mitad se lavó con agua caliente (WW) a 70 °C durante 1,5 minutos (Bazzigalupi y Picapietra 2015) dejando la otra mitad sin lavar. El procedimiento se repitió cada 3 semanas en un período de 33 semanas: 18 de marzo, 8 de abril, 29 de abril, 20 de mayo, 10 de junio, 7 de julio, 22 de julio, 14 de agosto, 2 de septiembre, 23 de septiembre y 14 de octubre de 2015 (Tabla 2.1). Después de 33 semanas de almacenamiento, a través de tres experimentos se evaluaron los tratamientos WW, solución de nitrato de potasio (KNO₃), ácido giberélico (GA), descascarado (DE) e inmersión en agua (IM) a través de tres experimentos.

Tabla 2.1. Tratamientos aplicados (Id. Tr.) en cada experimento (Id. Exp): semillas sin tratar (NT), lavado con agua caliente (WW), nitrato de potasio (KNO) descascarado (DE), inmersión en agua (IM) y ácido giberélico exógeno (GA). Los tratamientos del experimento #1 fueron aplicados desde la recolección de las semillas, cada 3 semanas durante 30 semanas. Los tratamientos de los experimentos #2, #3 y #4 fueron aplicados solo una vez a las 33 semanas de la recolección. Período 2015-2016, Pergamino.

Id. Exp	Id. Tr.	NT	WW	KNO	DE	IM	GA
#1 Experimento de duración del período de dormición	T1	○					
	T2		○				
#2 Prueba pregerminativa con KNO ₃ , DE and WW	T1	○					
	T2				○		
	T3		○				
	T4		○		○		
	T5			○			
	T6			○	○		
	T7		○	○			
	T8		○	○	○		
#3 Prueba pregerminativa con KNO ₃ and IM	T1	○					
	T2					○	
	T3			○			
	T4			○		○	
#4 Prueba pregerminativa con GA	T1	○					
	T2						○

Prueba pregerminativa con KNO₃, DE y WW

El WW se llevó a cabo como se describió anteriormente. Para la utilización de KNO₃ como tratamiento de ruptura de la dormición, se reemplazaron los 15 ml de agua para humedecer el sustrato por el mismo volumen de una solución de 0,2 % g l⁻¹ de KNO₃. El DE consistió en la extracción con pinzas de la lema y la pálea de las semillas utilizando una lupa binocular 40X.

Se utilizó un diseño completamente aleatorizado con arreglo factorial, los tres factores KNO₃, DE y WW se incluyeron en dos niveles cada uno: (0) control negativo y (1) prueba de KNO₃, DE y WW. Se consideraron las interacciones entre los factores determinando un número total de ocho tratamientos: KNO₃, DE, WW, KNO₃ × DE, KNO₃ × WW, WW × DE, KNO₃ × DE × WW y el control sin tratar.

Prueba pregerminativa con KNO₃ e IM

La aplicación de la solución de KNO₃ se llevó a cabo como se describió anteriormente, mientras que la IM consistió en colocar las semillas en un recipiente con agua a 7 °C durante 48 hs inmediatamente antes de la siembra.

Se probó un diseño completamente aleatorizado con arreglo factorial, donde los factores KNO₃ e IM fueron incluidos en dos niveles cada uno: (0) control negativo y (1) prueba de KNO₃ e IM. En este experimento se determinaron cuatro tratamientos totales: KNO₃, INM, KNO₃ × INM y el control sin tratar.

Prueba pregerminativa con GA

Para evaluar el uso de GA como tratamiento pregerminativo para la superación de la dormición, se reemplazaron los 15 ml de agua para humedecer el sustrato por el mismo volumen de una solución de ácido giberélico al 0,8 % g l⁻¹.

Se utilizó un diseño completamente aleatorizado de una sola vía, donde el efecto tratamiento se midió a través de dos niveles de uso de GA: (0) control negativo y (1) prueba de GA.

Análisis estadístico

Con el número de semillas germinadas (por caja) obtenidas 21 días después de la siembra (DDS), se calculó el porcentaje de semillas germinadas, considerando las semillas sembradas viables (Ecuación 2.1):

$$(Ec. 2.1) \quad \%G = \frac{g_i}{g_t \cdot v} \cdot 100$$

donde %G es el porcentaje de semillas germinadas, g_i es el número de semillas germinadas 21 DDS, g_t es el número de semillas sembradas totales y v es la viabilidad observada en la prueba TTZ.

Para determinar la duración del período de dormición (experimento #1), el %G obtenido se ajustó a una función no lineal (Ecuación 2.2):

$$(Ec. 2.2) \quad \widehat{\%G} = Gi \cdot e^{(Gt \cdot t)}$$

donde $\widehat{\%G}$ es el porcentaje ajustado de semillas germinadas, Gi es el porcentaje de semillas germinadas al inicio del experimento, Gt es la tasa de cambio en la respuesta germinativa y t es el tiempo expresado como semanas después de la recolección de semillas (SDC). Las mediciones de bondad de ajuste se basaron en la comparación de la raíz del cuadrado medio del error (RMSE), donde un valor más bajo indica un mejor ajuste del modelo (Chantre et al., 2018).

Los datos de %G de cada bandeja se transformaron mediante el método de la raíz del arco seno para normalizar la distribución y proceder con el ANOVA. Para el análisis de los experimentos #2 (Ecuación 2.3) y #3 (Ecuación 2.4) se condujo un análisis con arreglo factorial y para el experimento #4 (Ecuación 2.5) se condujo un ANOVA de una sola vía. Los análisis fueron particionados por los momentos de evaluación desde la siembra hasta los 21 DDS.

$$(Ec. 2.3) \quad \%G = \mu + KNO3_i + DE_j + WW_k + (KNO3 \times DE)_{ij} + (KNO3 \times WW)_{ik} + (DE \times WW)_{jk} + (KNO3 \times DE \times WW)_{ijk} + \varepsilon_{ijk}$$

$$(Ec. 2.4) \quad \%G = \mu + KNO3_i + IM_l + (KNO3 \times IM)_{il} + \varepsilon_{il}$$

$$(Ec. 2.5) \quad \%G = \mu + GA_m + \varepsilon_m$$

donde μ es la media general, $KNO3_i$ es el efecto del i ésimo nivel de KNO_3 , DE_j es el j otaésimo nivel de descascarado, WW_k es el k aésimo nivel de lavado con agua 70°C, IM_l es el l eleésimo

nivel de inmersión en agua, GA_m es el m -ésimo nivel de ácido giberélico y ε es el error experimental. Se realizaron múltiples comparaciones mediante la prueba LSD con $\alpha=0,05$.

Todos los procedimientos, tanto el ajuste de la función no lineal como los ANOVA fueron realizados en el software InfoStat ver. 2020p (Di Rienzo et al. 2020).

RESULTADOS

La prueba de TTZ mostró que las muestras de semillas de *E. colona* S1 y S2 tenían una viabilidad de 72% y 70%, respectivamente. Este valor se mantuvo hasta el final del período experimental, lo cual nos permitió utilizar el mismo tamaño muestral en todos los experimentos.

Duración del período de dormición

Las semillas comenzaron a germinar a partir de 21 SDC en ambas muestras, lo cual indica que la dormición persistió hasta este momento. El modelo exponencial ajustado (Ecuación 2.2) mostró que el WW incrementó el número final de semillas germinadas en un 25% y 59% en las muestras S1 y S2, respectivamente, comparado con semillas sin tratar (Figura 2.1).

Tratamiento con KNO_3 , DE y WW

El modelo factorial analizado resultó significativo ($p<0,05$) con un ajuste aceptable en S1 ($r^2=0,66$) y S2 ($r^2=0,77$). Al comparar los efectos de cada tratamiento individualmente, solo el KNO_3 mejoró significativamente la respuesta germinativa ($p<0,05$). Además, los efectos de WW y DE no fueron significativos como efecto único o en sus interacciones dobles $DE \times WW$, $KNO_3 \times WW$ y $KNO_3 \times DE$.

Para S1 no hubo diferencias significativas para la triple interacción $KNO_3 \times DE \times WW$ ($p>0,05$). Solo el agregado de KNO_3 mejoró significativamente la respuesta germinativa en un 88%. Por otro lado, el efecto del KNO_3 en la S2 indujo a una mejora de alrededor del 126% en la respuesta germinativa y hubo diferencias significativas para la triple interacción ($p>0,05$).

No se encontraron diferencias significativas en el número de semillas germinadas entre el uso de KNO_3 solo (50,0%), KNO_3 más WW (45,2%) y KNO_3 más DE (57,1%). Además, el

efecto de DE más WW (33,3%) no presentó mayores variaciones cuando se añadió KNO_3 (35,7%) (Figura 2.2).

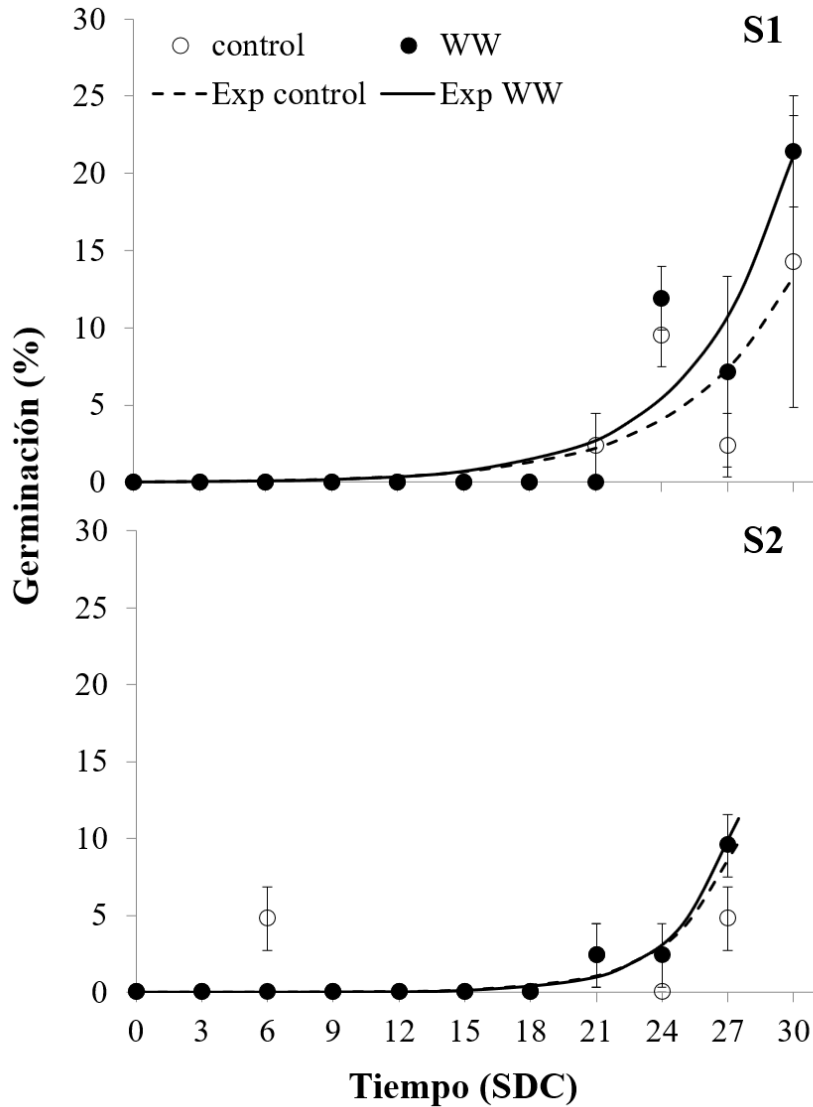


Figura 2.1. Porcentaje de germinación de semillas de *Echinochloa colona* 21 días después de la siembra, de acuerdo a las evaluaciones cada tres semanas desde la cosecha (SDC). Valores promedio de semillas sin tratar (círculos vacíos) y tratadas con agua caliente (círculos llenos), con sus respectivas desviaciones estándar y el ajuste del modelo exponencial (curvas). Muestra de semillas 1 (S1): semillas sin tratar ($\%G = 0.001 e^{(0.334 t)}$) y tratadas con agua caliente ($\%G = 0.001 e^{(0.366 t)}$). Muestra de semillas 2 (S2): semillas sin tratar ($\%G = 0.036 e^{(0.197 t)}$) y lavadas con agua a 70°C ($\%G = 0.024 e^{(0.226 t)}$).

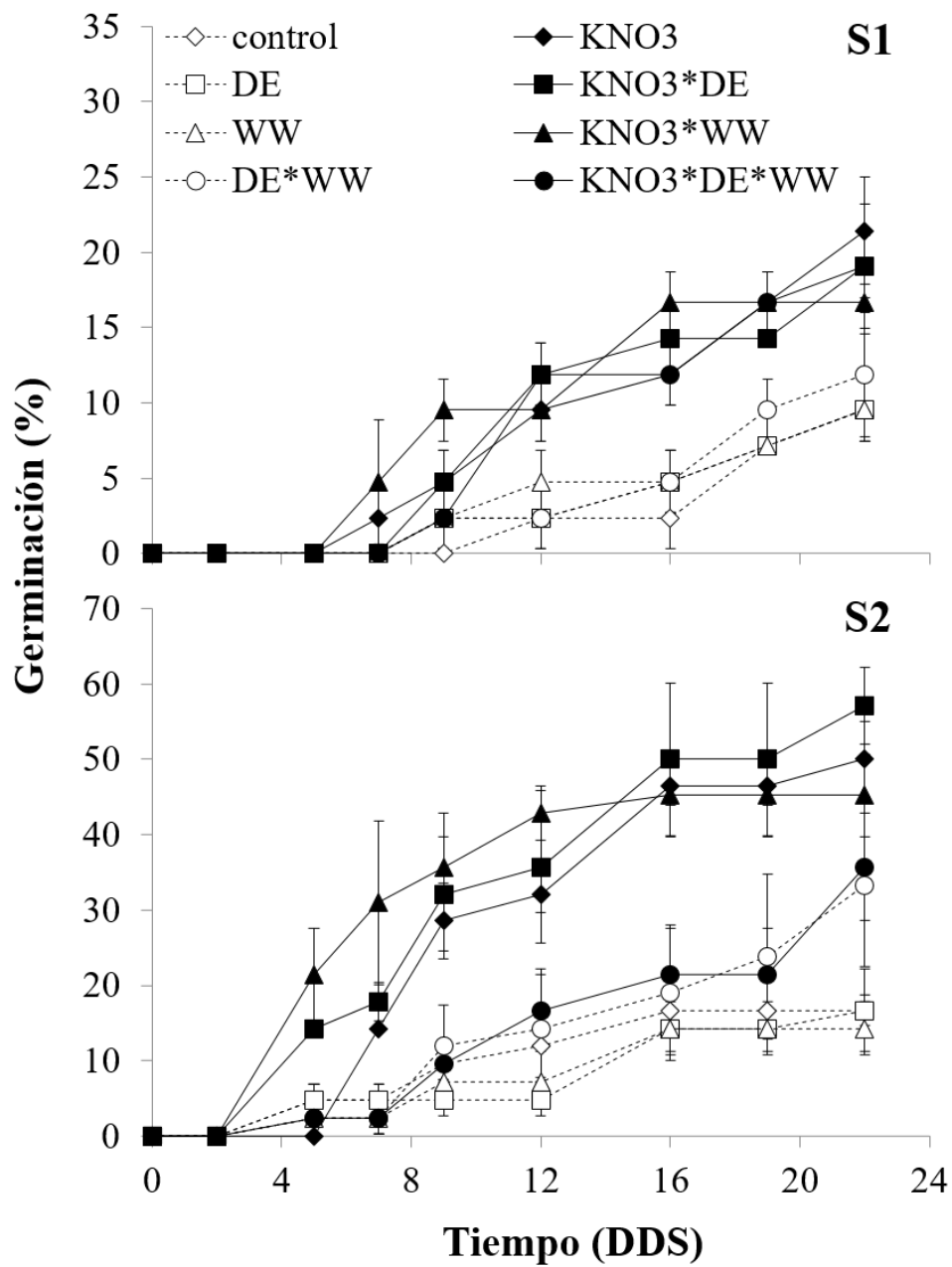


Figura 2.2. Porcentaje de germinación de semillas de *Echinochloa colona* para cada muestra de semillas (S1 y S2) en función del tiempo, expresado en días después de la siembra (DDS) para diferentes tratamientos y sus interacciones: control negativo (control), descascarado (DE), lavado con agua caliente (WW) y nitrato de potasio (KNO_3), con su respectiva desviación estándar.

Tratamiento con KNO₃ e IM

El modelo factorial analizado fue significativo ($p < 0,05$), donde el efecto global más importante sobre la germinación fue el uso de KNO₃ en ambas muestras de semillas (Figura 2.3). Con respecto a S1, la IM solo tuvo efecto a los 7 DDS, pero el KNO₃ mejoró significativamente la respuesta de germinación ($p < 0,05$) en 114% y 90% a los 16 y 22 DDS, respectivamente. Además, un efecto similar del KNO₃ se observó en la S2 (91% y 105%, respectivamente).

El efecto de IM sobre el porcentaje de germinación de S2 fue significativo a los 7 DDS ($p < 0,05$), mostrando el doble de semillas germinadas que las observadas sin este tratamiento. La IM de semillas mostró una respuesta acelerada a los 7 DDS.

Tratamiento con ácido giberélico (GA)

El uso de GA como tratamiento de semillas para superar la dormición no incrementó el número de semillas germinadas. Tanto las semillas tratadas como las no tratadas no mostraron diferencias en la respuesta germinativa (Figura 2.4).

DISCUSIÓN

Persistencia de la dormición

Los resultados del presente estudio indican que la dormición de las semillas de *E. colona* en condiciones de almacenamiento se extendió hasta 21 semanas después de la recolección de las semillas. Esto no concuerda con los resultados informados por Bazzigalupi y Picapietra (2015), quienes observaron un período de dormición de aproximadamente 30 semanas en similares condiciones de almacenamiento. Esta variación se puede atribuir a una característica de la muestra analizada en cada estudio, es decir, tanto los diferentes tiempos de cosecha como las condiciones ambientales podrían afectar el tamaño de la semilla y la respuesta germinativa (Soltani et al., 2018; De Long et al., 2019).

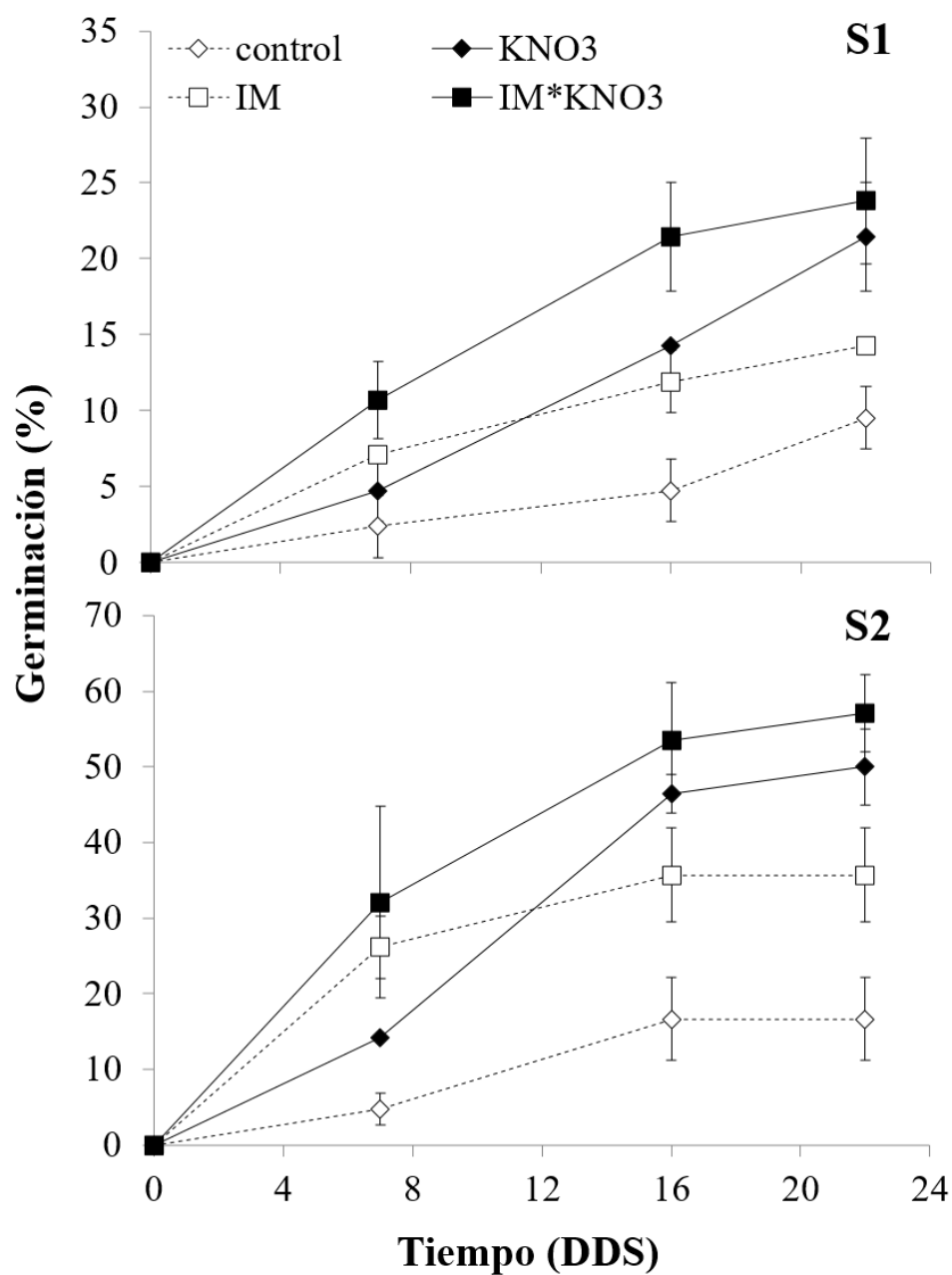


Figura 2.3. Porcentaje de germinación de semillas de *Echinochloa colona* para cada muestra de semillas (S1 y S2) en función del tiempo, expresado en días después de la siembra (DDS), para los diferentes tratamientos y sus interacciones: sin tratamiento (control), nitrato de potasio (KNO_3) e inmersión (IM), con la respectiva desviación estándar.

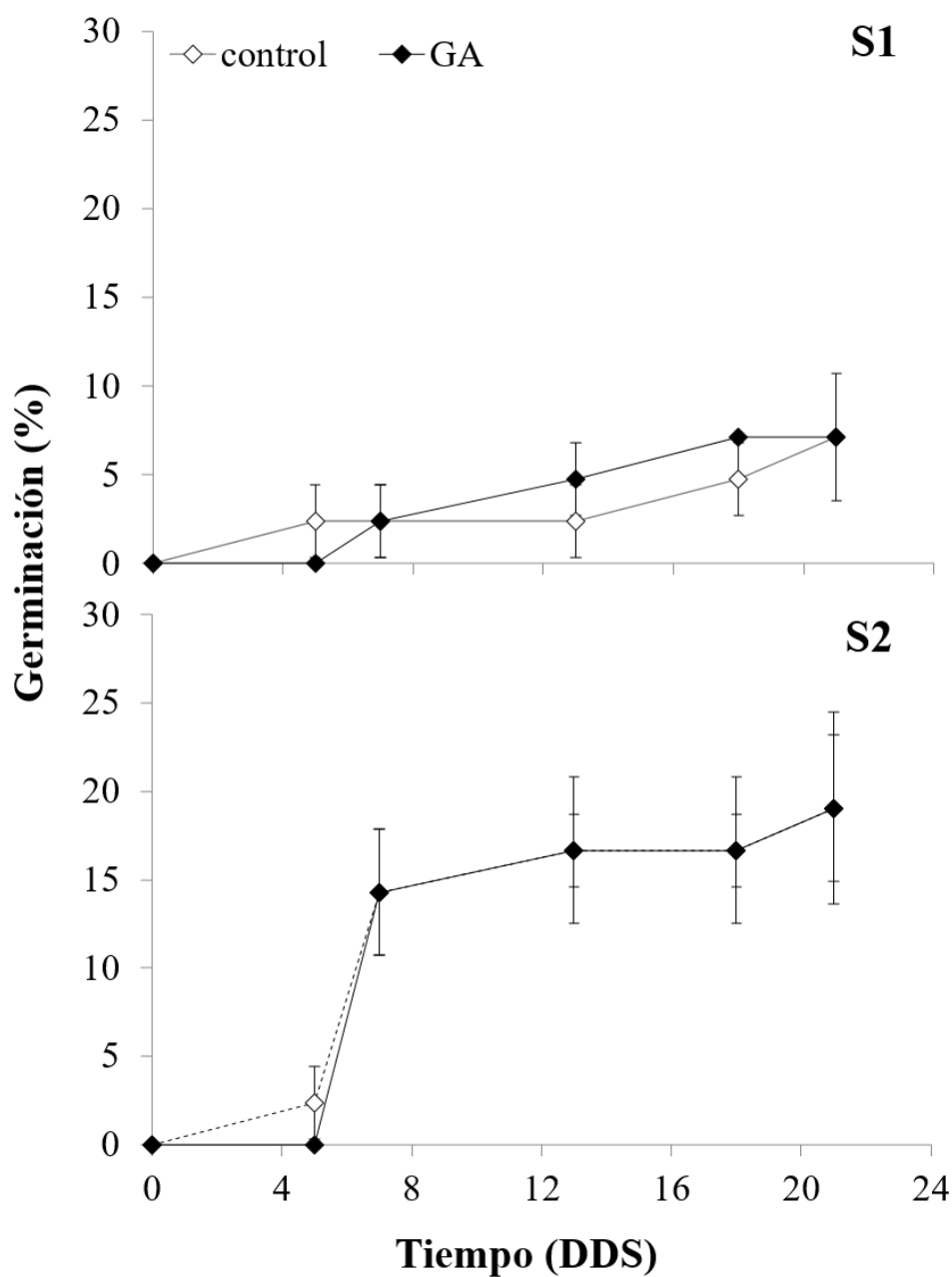


Figura 2.4. Porcentaje de germinación de semillas de *Echinochloa colona* para cada muestra de semillas (S1 y S2) en función del tiempo, expresado en días después de la siembra (DDS), para semillas sin tratar (control) y tratadas con ácido giberélico (GA), con su respectiva desviación estándar.

Tratamientos para incrementar la respuesta germinativa

Tal como fue reportado por varios autores que el uso de KNO_3 tiene un efecto importante en la germinación de semillas de diversas especies (Lambers y Oliveira, 2019; Pereira et al.,

2021), *E. colona* también manifestó una diferencia significativa en el número de semillas germinadas. Esta respuesta positiva se podría relacionar con lo postulado por Shu et al. (2016) quienes consideraron decisiva la disponibilidad del anión nitrato para regular negativamente el metabolismo de ABA. Además, Matilla et al. (2015) describieron que el NO_3^- es un regulador positivo de GA, sumado a la aseveración de Lambers y Oliveira (2019) que la adición de NO_3^- exógeno en las semillas no está relacionada con la síntesis proteica.

El lavado con agua a 70 °C (WW) por 1,5 minutos fue un tratamiento efectivo en promover un mayor número de semillas germinadas de *E. colona*, tal como lo analizaron Bazzigalupi y Picapietra (2015). El efecto óptimo del WW está entre 21 y 33 SDC y se relaciona con una aceleración en la maduración poscosecha. Después de 33 semanas de almacenamiento WW no fue un tratamiento efectivo para aumentar el número de semillas germinadas. Aunque se observó un efecto positivo en la germinación de semillas por el WW en el primer experimento, a las 33 semanas no tuvo la misma respuesta.

Este comportamiento diferencial de la germinación de semillas tratadas con WW en los diferentes momentos de poscosecha no coinciden con los numerosos reportes en donde el lavado de semillas ya sea con agua o etanol, es necesario para la lixiviación de compuestos que inhiben el proceso de germinación (McDonough y Chadwick, 1970; Mousavi et al., 2011). Y si bien no se evaluó la concentración de solutos en el agua utilizada luego del lavado, este sería un indicio de que probablemente la germinación no se encuentre limitada por inhibidores solubles presentes en las cubiertas. Entonces, podría relacionarse a una posible estratificación caliente como lo observó Méndez-Natera et al. (2007) en semillas de maíz lavadas con agua hirviendo (100 °C).

Relacionado con las cubiertas de las semillas, en las condiciones experimentadas no se observó una restricción en la germinación debido a la persistencia de glumas en el fruto, por lo que el DE no es un tratamiento específico para superar la dormición en *E. colona*. Es bien sabido que las glumas pueden imponer la dormición de las semillas, como ocurre en *Stipa lagascae* (Visser y Beaugendre, 2019), pero este no sería el caso en *E. colona*.

Por otra parte, la respuesta diferencial de semillas tratadas previamente con IM puede explicarse como inducciones a la germinación debido a la imbibición previa y enfriado y ciertamente, la imbibición es un proceso necesario para el inicio de los mecanismos de

germinación. Sin embargo, la IM no es efectiva para todas las especies (Andrade y Laurentin, 2015). A pesar de esta diferencia al principio del experimento, el efecto de la IM se diluyó a los 22 DDS. Tal vez sea la misma razón por la que DE no fue significativo; la permeabilidad de las glumas no es un obstáculo para la germinación de semillas de *E. colona*.

Finalmente, si bien la adición de GA exógeno puede favorecer a la salida de la dormición de las semillas (Gupta y Chakrabarty, 2013; Lambers y Oliveira, 2019) en el presente experimento la adición de GA no mostró ningún efecto. Es importante resaltar que el GA puede liberar la dormición y promover la germinación en semillas con dormición impuesta por las cubiertas (Lambers y Oliveira, 2019). Dado que no se han observado efectos significativos con DE o GA exógenos, estas observaciones suponen que las glumas no imponen la dormición en *E. colona*. Es importante resaltar que el GA promueve la germinación en semillas con dormición fisiológica no profunda, pero no en semillas con dormición profunda (Baskin y Baskin, 2014).

Los resultados de este trabajo muestran que la dormición de las semillas de *E. colona* persiste hasta las 21 SDC y que las cubiertas no impiden la germinación. Esto indicaría que las prácticas de manejo de cultivos que alteren la persistencia de las glumas, como podría ser durante el proceso de cosecha o alguna labranza posterior (Li et al., 2017), no modificarían significativamente la tasa de germinación. De la misma manera el riego o los anegamientos parciales (encharcamientos), que facilitarían la imbibición de las semillas, no tendrían influencia significativa. En tanto que NO_3^- incrementa la tasa de germinación, este elemento se encuentra mayormente disponible en los suelos de la región NO bonaerense, razón por la cual la germinación de *E. colona* no se hallaría limitada.

CONCLUSIÓN

De acuerdo con las condiciones experimentadas, dado que el período de dormición se extendió menos de lo hipotetizado se rechaza la primera hipótesis. Adicionalmente, el lavado con agua a 70 °C como tratamiento pregerminativo para superar la dormición de las semillas no es efectivo inmediatamente después de la recolección de semillas, por lo cual se rechaza la segunda hipótesis planteada. El efecto significativo de este tratamiento se presenta entre 21 y

33 semanas después de la recolección y, posiblemente, no se relacione con el lavado de inhibidores solubles de las cubiertas.

De los tratamientos evaluados solo fue efectivo el uso de KNO_3 , mientras que el descascarado, la inmersión previa en agua y la adición de ácido giberélico, solos o en combinación de tratamientos, no superan al efecto del KNO_3 , razón por la cual se acepta parcialmente la tercera hipótesis planteada.

Estos resultados permiten concluir que la dormición de las dos muestras de semillas de *Echinochloa colona* analizadas no está impuesta por las glumas como una barrera física y que el agregado de GA exógeno no tiene incidencia en la respuesta germinativa. Se deberían abordar investigaciones futuras para determinar el efecto del GA exógeno y su combinación con KNO_3 en la germinación de semillas.

CAPÍTULO III.
MODELIZACIÓN DE LA EMERGENCIA DE CAPÍN
(*Echinochloa colona*) EN CONDICIONES DE CAMPO

Los resultados de esta etapa experimental han sido publicados en la revista *International Journal of Pest Management* titulado: '*Predicting junglerice (Echinochloa colona L.) emergence as a function of thermal time in the Humid Pampas of Argentina*' [Predicción de la emergencia de capín (*Echinochloa colona* L.) en función del tiempo térmico en la Pampa Húmeda de Argentina].

RESUMEN

Capín (*Echinochloa colona*) es una de las malezas anuales más importantes que afecta a los cultivos en Argentina. Conocer el momento de la emergencia de la maleza es crucial para planificar el manejo de malezas. Se desarrolló y se validó un modelo predictivo de su emergencia, basado en el tiempo térmico. El relevamiento de la emergencia de plántulas se realizó semanalmente durante cuatro campañas de cultivo de soja en campo. El tiempo térmico acumulado, expresado como grados días de crecimiento ($^{\circ}\text{C d}$) fue utilizado como variable independiente para predecir la emergencia acumulada. Las variaciones en la temperatura media del aire entre fines de agosto y principios de septiembre han determinado un período con un patrón conservado a través de los años. Este período tuvo una estrecha relación lineal ($r^2 = 0,99$) con el momento de inicio de la emergencia de plántulas. La emergencia de *E. colona* se ajustó mejor al modelo doble-logístico que los modelos de Gompertz, logístico y Weibull. La validación del modelo mostró una ajustada predicción de la emergencia de plántulas ($r^2 = 0,99$). Los resultados de este estudio permitieron desarrollar y validar un modelo para predecir la emergencia de *E. colona* mediante la temperatura del aire y, de esta manera, contribuir al manejo racional de esta maleza.

Palabras clave: modelo doble-logístico; modelos no-lineales de emergencia; temperatura del aire; manejo de malezas

INTRODUCCIÓN

La emergencia de plántulas es uno de los eventos demográficos más importantes en el ciclo de una especie anual, ya que el momento de emergencia determinará la supervivencia y éxito reproductivo (Forcella et al., 2000). Por lo tanto, predecir el momento de emergencia de

las malezas juega un rol crítico en el planeamiento del manejo de malezas (Forcella, 1998). En la última década se han realizado importantes esfuerzos en el intento de desarrollar modelos para predecir los patrones de emergencia de plántulas para varias especies de malezas (Zambrano-Navea et al., 2013; Yousefi et al., 2014) como un paso fundamental para el desarrollo de estrategias que se aproximen al manejo integrado de malezas.

Existen modelos que describen y predicen la emergencia de malezas ya sea por enfoques empíricos o mecanicistas (Forcella et al., 2000; Grundy, 2003; González-Andújar et al., 2016). Los modelos empíricos basados en variables climáticas son menos complejos que los modelos mecanicistas y predicen la emergencia de plántulas en función de factores ambientales (temperatura y/o potencial hídrico, entre otros). Por lo tanto, estos modelos podrían proporcionar información adecuada sobre el momento y la duración de los períodos de emergencia de las plántulas (Izquierdo et al., 2009; Grenón y Mansilla, 2014). Los modelos de emergencia basados en el tiempo hidrotermal incluyen tanto el potencial hídrico como la temperatura del suelo (Allen et al., 2000), lo que generalmente mejora la predicción. El relevamiento del potencial de agua del suelo a menudo no está disponible o es difícil de obtener para la mayoría de los agricultores e innecesario en las regiones irrigadas (Dorado et al., 2009).

Los modelos de emergencia basados en la temperatura pueden ser adecuados predictores de la emergencia de plántulas de malezas (Forcella et al., 2000). Algunos de estos modelos están ajustados al tiempo térmico (TT), como grados día de crecimiento (GDC), prediciendo con precisión la emergencia de plántulas (Myers et al., 2004; De Corby et al., 2007) para el área donde se desarrolló ese modelo (Izquierdo et al., 2009). También pueden predecir la emergencia con la misma precisión que los modelos hidrotermales como, por ejemplo, para *Echinochloa crus-galli* (Bagavathiannan et al., 2011).

Una limitación al desarrollar modelos termales es el comienzo del recuento de TT/GDC (en °C d). Para esto, se han considerado diferentes momentos de inicio del criterio correspondiente, tal como la siembra de semillas (Walker et al., 2010), la fecha de siembra de cultivos (Chauhan y Johnson, 2009) o una fecha calendario determinada (Leguizamón et al., 2009). Sin embargo, todos los criterios comienzan el recuento de °C d desde un día calendario y debido a que la temperatura a lo largo de los años puede estar sometida a variaciones interanuales (Nuñez et al., 2008), la capacidad predictiva del modelo puede verse afectada. Es

por eso que sería importante asociar un modelo de emergencia con patrones climáticos que no dependan de las fechas del calendario.

Se sabe que la alternancia diaria de alrededor de 10 °C en condiciones controladas aumenta la emergencia de plántulas de *E. colona* como consecuencia de la terminación de la dormición (Kovach et al., 2010; Elahifard y Mijani, 2014), pero no hay estudios que hayan abordado la fluctuación de la temperatura media diaria durante los días anteriores al comienzo de la emergencia de la maleza en condiciones de campo. Este efecto podría relacionar las temperaturas frías de finales de invierno, como un factor involucrado en la disminución del nivel de dormición, y sus fluctuaciones (alternancia) con la emergencia de la maleza, ya que es una de las primeras que emergen a fines del invierno (Picapietra y Acciaresi 2018). De esta manera, la temperatura del aire permitiría desarrollar un modelo predictivo de emergencia de plántulas de *E. colona* para cultivos de soja en el Noroeste bonaerense.

HIPÓTESIS

Se presume que el inicio de la emergencia de plántulas de *E. colona* en condiciones de campo puede predecirse a partir de las fluctuaciones de la temperatura media del aire al final del invierno y, a partir de ello, es posible ajustar un modelo predictivo de la emergencia en función del tiempo térmico.

OBJETIVOS

Dado el importante impacto de *E. colona* en la productividad de soja y maíz en la región del Noroeste bonaerense y la necesidad de predecir la emergencia de malezas para poder establecer un programa de manejo, el presente estudio tuvo como objetivos estudiar la emergencia de plántulas en condiciones de campo para poder ajustar el momento del inicio de la emergencia de esta maleza en función del tiempo térmico y desarrollar un modelo matemático para predecir la emergencia de *E. colona* en campo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los experimentos se realizaron entre 2013 y 2017 en el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) (Pergamino, Buenos Aires, Argentina, 33,95° S, 60,57° O, 56 msnm). En cada año, la emergencia de plántulas de una población de semillas nativas se cuantificó entre finales de agosto y finales de enero. En los últimos diez años la temperatura media anual fue de $16,7 \pm 0,6$ °C y el promedio de lluvia anual fue de 1162 ± 308 mm. Los datos de temperatura y precipitaciones fueron provistos por el Centro de Agrometeorología de INTA Pergamino, ubicada a 70 m de las parcelas.

El área experimental abarcó 1 ha de extensión en un suelo Argiudol típico (Soil Survey Staff, 2014) con 2% de materia orgánica. Antes y durante el experimento, se cultivó soja resistente a glifosato bajo un sistema de labranza cero. El manejo de los cultivos en el campo fue similar en todos los años. Se utilizaron herbicidas foliares (2,4-D y paraquat) en el barbecho invernal. La siembra de soja se realizó entre el 15 y el 20 de octubre, mientras que se aplicó glifosato después de la emergencia del cultivo.

Diseño experimental

Para el ajuste de la metodología se realizó un análisis exploratorio en 2013, no utilizándose dichos datos para el desarrollo del modelo. De esta manera, la emergencia de *E. colona* se registró entre septiembre de 2014 y enero de 2017, desde inicios de septiembre hasta fines de enero en cada campaña. Para cada ciclo de emergencia se establecieron estaciones fijas de 0,25 m², ubicadas de forma completamente aleatorizada dentro del lote, delimitadas por un marco metálico, con cuatro repeticiones, las que fueron consideradas unidades de observación. Para evitar la perturbación directa de la sembradora en las parcelas, la siembra de soja se realizó a un metro del borde de cada uno de los marcos. Además, cuando se aplicó glifosato para el control de malezas en post emergencia, las parcelas fueron cubiertas con bolsas de nylon.

Las plántulas emergidas fueron contadas cada 10 días mediante un recuento de tipo destructivo, donde después de cada evaluación las plántulas se eliminaron cuidadosamente con una mínima alteración del suelo. En cada campaña las cuatro parcelas fueron ubicadas en diferentes sitios dentro del mismo lote. Los datos obtenidos en 2014/15 y 2015/16 fueron utilizados para el desarrollo del modelo, mientras que los datos de 2016/17 fueron empleados para comprobar el ajuste de la predicción.

Cálculo de la emergencia relativa y el tiempo térmico

La emergencia relativa acumulada (EM) y el tiempo térmico (TT) se obtuvieron mediante las siguientes expresiones (Ecuación 3.1-3.2):

$$(Ec. 3.1) \quad EM_i = \frac{\sum(x_0..x_i)}{x_t} * 100$$

donde EM_i es la emergencia relativa acumulada en cada parcela al momento i , la cual considera la sumatoria del número de plántulas registradas desde el inicio (x_0) hasta el momento i (x_i) sobre la suma total de plántulas emergidas (x_t).

$$(Ec. 3.2) \quad TT_{diario} = (T_{max} + T_{min})/2 - T_{base}$$

donde TT_{diario} son los grados días de crecimiento diarios ($^{\circ}C$ d), T_{max} es la temperatura máxima diaria del aire, T_{min} es la temperatura mínima diaria del aire y T_{base} es la temperatura base.

Para la determinación del inicio de la suma del TT se relacionó el inicio del proceso de emergencia de plántulas de *E. colona* con la temperatura media del aire durante el período comprendido entre finales de agosto y principios de septiembre. Este período presenta un patrón repetido interanualmente, el cual se caracteriza por una disminución brusca de la temperatura media diaria del aire (entre el 20 y 27 de agosto) por debajo de la temperatura base (T_b) de $10^{\circ}C$ (Leguizamón y Echeverría 2014), alcanzando una temperatura mínima (θ), seguida de un aumento a un máximo térmico (ψ) después del cual la temperatura disminuye de forma irregular tras lo cual se observa la emergencia de *E. colona* (λ) (Figura 3.1).

Para identificar la relación entre las variaciones de la temperatura media diaria y la emergencia de *E. colona*, se determinaron dos períodos de acumulación de TT (Figura 3.1). El primero (w) comprende la suma de TT desde el momento en que se registra el valor inicial por debajo de T_b (θ) hasta la siguiente temperatura máxima del aire (ψ). El segundo período (z) comprende desde el registro de ψ hasta el momento en que se registra la primera emergencia de plántulas de *E. colona* (λ). Así, se estableció una relación lineal entre ambos períodos de acumulación de TT (Ecuación 3.3):

$$(Ec. 3.3) \quad z = a + b * w$$

donde z y w expresan la acumulación de TT para cada período correspondiente.

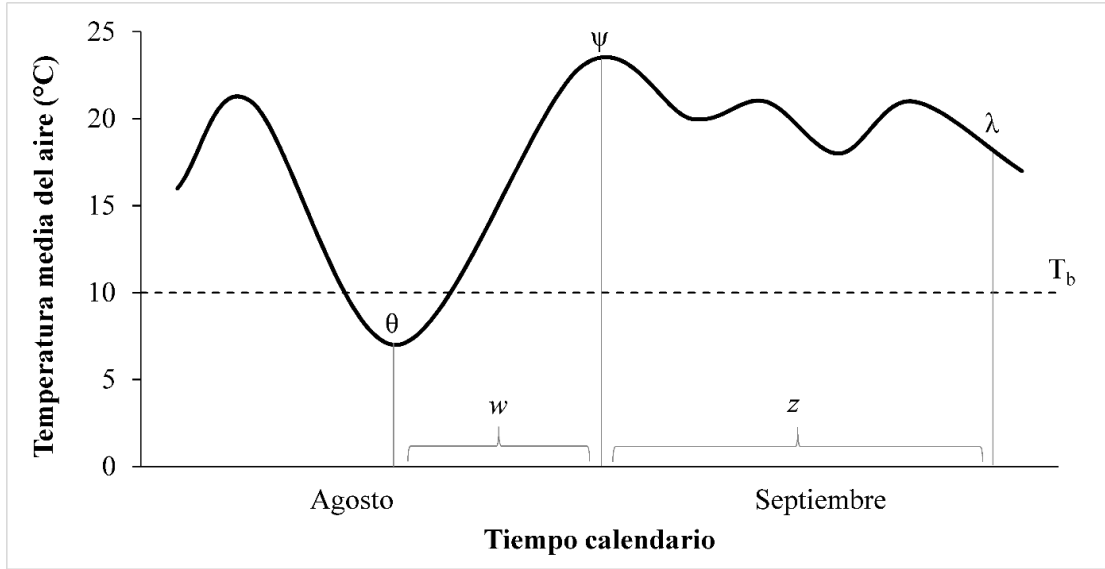


Figura 3.1. Diagrama de la tendencia de la temperatura media diaria en función del tiempo calendario entre fines de agosto y principios de septiembre: θ es la temperatura mínima del aire por debajo de la T_b (10°C), ψ es la temperatura máxima siguiente, λ es la emergencia inicial de las primeras plántulas de *E. colona*, w es el período de tiempo térmico acumulado entre θ y ψ , y z es aquel entre ψ y λ .

La selección del modelo de emergencia

Se analizaron cuatro modelos no lineales con uno y dos puntos de inflexión (Kannien y Khawaja, 1995; Grundy, 2003; Hai Seyed Hadi et al., 2009; González-Andújar et al., 2016) fueron considerados:

Logístico (Ec. 3.4):
$$EM = \frac{\alpha}{1 + \gamma * e^{(-\beta * TT)}}$$

Doble-logístico (Ec. 3.5):
$$EM = \rho + \frac{\alpha}{1 + \delta_1 * e^{(-\beta_1 * (TT - \gamma_1))}} - \frac{\alpha}{1 + \delta_2 * e^{(-\beta_2 * (TT - \gamma_2))}}$$

Gompertz (Ec. 3.6):
$$EM = \alpha * e^{(-\gamma * e^{(-\beta * TT)})}$$

Weibull (Ec. 3.7):
$$EM = a * e^{\left(-e^{\left(\frac{TT - \gamma}{\beta}\right)}\right)}$$

donde EM (%) es la emergencia relativa acumulada, TT es el tiempo térmico como grados días acumulados (°C d), α es la asíntota (emergencia máxima), β es la pendiente, γ y δ son puntos

de inflexión y ρ es el ajuste asintótico (solo para el modelo doble-logístico). La emergencia máxima (α) fue ajustada a 100 para los modelos Logístico, Gompertz y Weibull.

Validación del modelo

La validación del modelo se realizó con datos independientes obtenidos en el experimento conducido entre septiembre de 2016 y enero de 2017 (ver M y M).

La validación de la función lineal (Ec. 3.2) para determinar el comienzo de la suma del TT se realizó mediante la estimación de los valores w y z . Luego, z predicho por la función y z observado en el campo se compararon en un intervalo de confianza (IC) (Ecuación 3.8) para una función lineal:

$$(Ec. 3.8) \quad IC_{95\%} = \hat{z} \pm t_{n-2; \frac{\alpha}{2}} \sqrt{CME \left(\frac{1}{n} + \frac{(w_0 - \bar{w})^2}{\sum (w_0 - \bar{w})^2} \right)}$$

donde IC es el intervalo de confianza, $\hat{z}$ es el estimador para w_0 , t es la prueba t de Student, $\bar{w}$ es el valor medio de w y CME es el error cuadrático medio (Ecuación 3.9).

$$(Ec. 3.9) \quad CME = \sum_{i=1}^n (\hat{z} - z_i)$$

donde $\hat{z}$ es el tiempo de emergencia de plántulas estimado por el modelo y z_i el tiempo de emergencia observado en el campo.

La selección del modelo de emergencia (ecuaciones 3.4-3.7) se realizó mediante el criterio de información de Akaike corregido (AIC), mientras que las medidas de bondad de ajuste se basaron en la raíz del error cuadrático medio (RMSE) donde un menor valor indica un mayor ajuste (Burnham y Anderson, 2002; Burnham et al., 2011; Chai y Draxler, 2014). La precisión de la predicción se evaluó comparando los valores pronosticados frente a los observados, utilizando el coeficiente de regresión (r^2) (Yousefi et al., 2014).

Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete estadístico InfoStat (ver. 2020p) (Di Rienzo et al., 2020).

RESULTADOS

Durante el experimento, la temperatura media mensual del aire no fue diferente al promedio de los últimos diez años (Figura 3.2), pero la precipitación acumulada registrada de agosto a enero en 2014/2015 y 2015/2016 fue significativamente superior en 442 y 288 mm con respecto al promedio de los últimos diez años, respectivamente (Figura 3.2). Las plántulas emergidas totales fueron 851, 4249 y 5587 plantas m^{-2} en 2014, 2015 y 2016, respectivamente.

Estimación del momento inicial de la emergencia de plántulas

A lo largo del período de evaluación, la temperatura media diaria decreció hasta el valor mínimo (θ) por debajo de la T_b el 26 de agosto de 2013, el 27 de agosto 2014 y el 24 de agosto de 2015, a partir del cual se inició la suma del TT (Tabla 3.1). Además, el valor máximo (ψ) fue registrado el 30 de agosto en 2013 y en 2015 y el 5 de septiembre en 2014, determinando así el final del período w . A partir de este período, el inicio de la emergencia de *E. colona* se observó el 8 de septiembre de 2013, el 12 de septiembre de 2014 y el 11 de septiembre de 2015, finalizando el período z .

Se ha observado una supuesta relación inversamente proporcional, definida por tres puntos, entre el TT acumulado en z y en w (Figura 3.3). Es decir, si el TT en w es bajo, debido a las condiciones templadas típicas de la región durante finales de agosto, un valor alto de TT acumulado será necesario desde ψ hasta la emergencia de *E. colona* (período z).

El ajuste de a regresión lineal establecida entre z y w para los tres años evaluados fue significativo ($p < 0,05$; $r^2 = 0,99$), para los valores de w comprendidos entre 24,8 y 40,4 °C d. Con los datos observados en la campaña 2016/17, w alcanzó un valor de 18,9 °C d; por lo tanto, la estimación mostró un mayor intervalo de confianza (IC).

Con respecto a esta diferencia en la duración del período, el IC del 95% para la estimación de z , para un w de 18,9 °C d, fue de $61,23 \pm 25,39$ °C d, lo que significa que la emergencia de *E. colona* puede ocurrir entre 35,84 y 86,62 °C d (entre el 11 y el 26 de septiembre). Por otro lado, el valor observado en el campo fue 62,1 °C d, con apenas una diferencia de 0,9 °C d con respecto al valor estimado. Por lo tanto, esta relación lineal podría predecir promisoriamente la emergencia de *E. colona* en el campo mediante el empleo del TT.

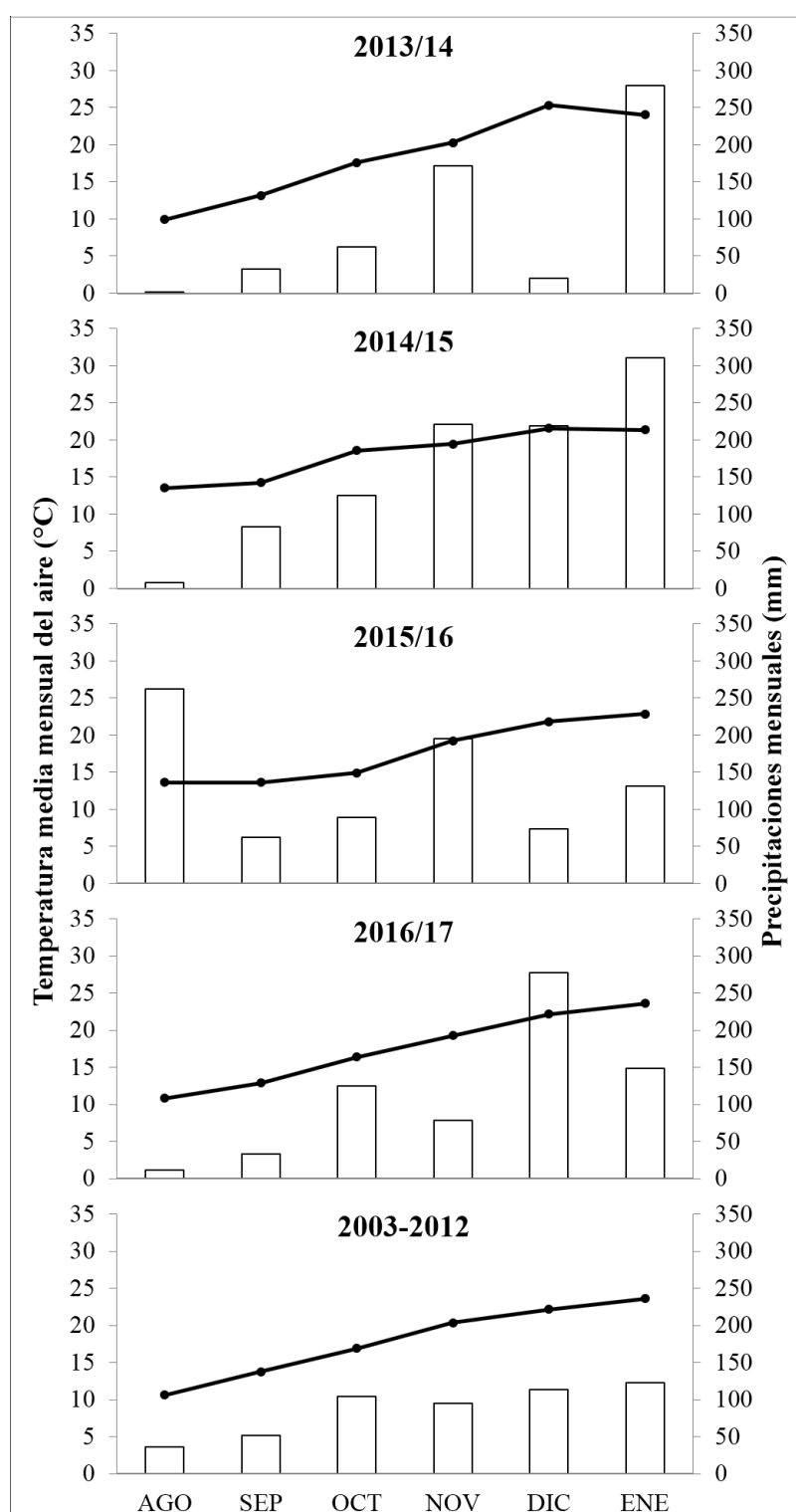


Figura 3.2. Temperatura media mensual del aire (líneas, °C) y precipitación mensual (barras, mm) de agosto a enero para los cuatro años de estudio y el promedio de los últimos diez años. Período 2003-2017, Pergamino.

Tabla 3.1. Temperatura media diaria (TMD, °C) registrada en 2013, 2014 y 2015 (para la regresión lineal entre los períodos w y z); fechas de ocurrencia de la temperatura mínima inicial del aire (θ), la siguiente temperatura máxima del aire (ψ), el inicio de la emergencia de *E. colona* (λ) y el tiempo térmico acumulado expresado en grados días de crecimiento (TT, °C d) para los períodos w y z.

Fecha	TMD		
	2013	2014	2015
24/8	-	-	9,5
25/8	-	-	11,0
26/8	2,2	-	12,0
27/8	5,6	5,6	13,6
28/8	16,5	8,0	17,9
29/8	19,0	11,1	20,0
30/8	19,3	13,4	20,5
31/8	17,1	14,9	18,0
1/9	18,2	16,0	10,4
2/9	14,9	16,0	13,5
3/9	9,8	15,7	11,6
4/9	10,0	16,0	13,4
5/9	15,9	17,5	14,2
6/9	18,6	13,5	14,5
7/9	17,0	14,5	15,2
8/9	18,7	17,3	15,5
9/9	-	15,9	10,2
10/9	-	10,8	10,3
11/9	-	12,3	6,9
12/9	-	12,4	-
θ	26/8	27/8	24/8
Ψ	30/8	5/9	30/8
TT w	24,8	40,4	35
λ	8/9	12/9	11/9
TT z	50,4	26,6	36,6

Selección del modelo de emergencia

Desde el registro de la temperatura mínima del aire (θ) hasta el final de la emergencia, la suma de TT fue de 950 °C d en 2014 y 1090 °C d en 2015. Los cuatro modelos no lineales se ajustaron en estos períodos (Tabla 3.2).

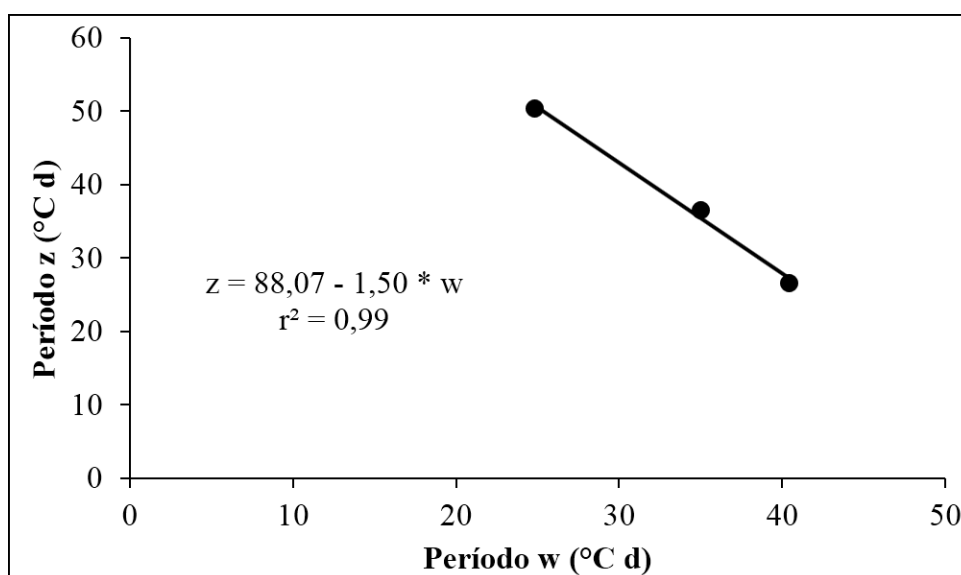


Figura 3.3. Relación del tiempo térmico acumulado expresado en grados día (°C d) entre los períodos z y w en 2013, 2014 y 2015.

Tabla 3.2. Valores de los parámetros y su error estándar para los modelos no lineales. Raíz del error cuadrático medio (RMSE) y criterio de información de Akaike (AIC) para cada modelo. MDL: modelo doble logístico.

	Logístico	Gompertz	Weibull	MDL	
α	100 (0)	100 (0)	100 (0)	52,04 (4,99)	
β	0,020 (0,002)	0,013 (0,001)	78,57 (5,36)	β_1	0,04 (0,02)
				β_2	-0,007 (0,003)
γ	33,21 (9,13)	6,11 (0,87)	142,24 (3,69)	γ_1	123,30 (60,34)
				γ_2	485,99 (238,78)
δ	-	-	-	δ_1	1,39 (0,68)
				δ_2	7,80 (3,88)
ρ	-	-	-	47,42 (4,05)	
RMSE	10,85	9,85	9,81	9,08	
AIC	873,23	850,43	850,43	842,69	

El mejor ajuste se obtuvo mediante el modelo doble logístico (MDL), con RMSE (9,08) y AIC (842,69) más bajos en comparación con las demás funciones no lineales utilizadas en este estudio (Tabla 3.2). Por lo tanto, MDL fue el modelo que mejor ajustó la relación entre la emergencia de *E. colona* y el TT. La emergencia predicha por el MDL mostró una curva de cuatro fases: una fase inicial de hasta 79 °C d, aproximadamente, una segunda fase donde la pendiente máxima (0,65 % de plántulas emergidas por °C d⁻¹) es alcanzada a 132 °C d (punto de inflexión), una tercera fase entre 183 y 510 °C d con una reducción de la pendiente y una fase final donde la función alcanzó un plateau (> 95% de emergencia acumulada) (Figura 3.4).

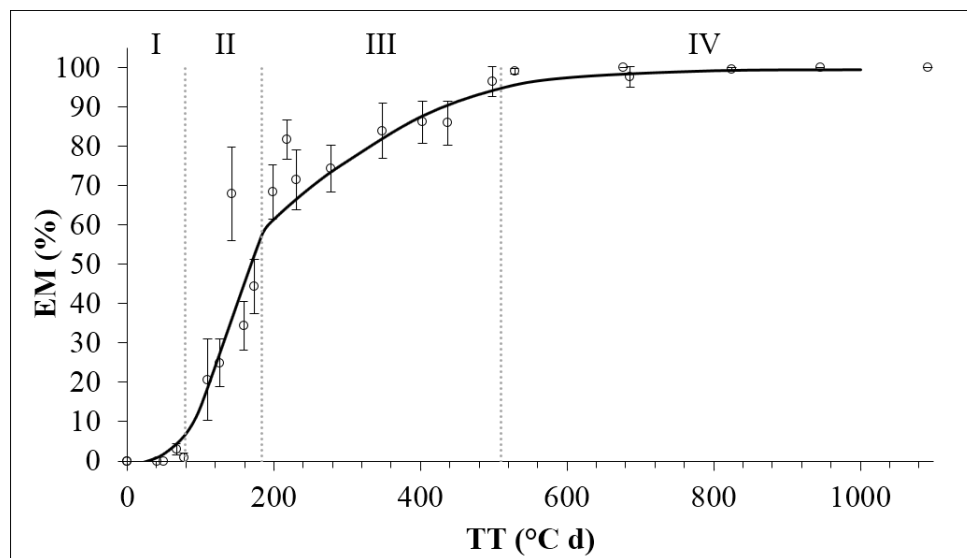


Figura 3.4. Tendencia de emergencia acumulada (EM, %) en función del tiempo térmico expresado en grados día (TT, °C d) en 2014 y 2015. Modelo doble logístico con cuatro etapas: I- fase inicial, II- mayor pendiente, III- pendiente menor y IV- fase final de 'plateau'.

La relación entre la emergencia de plántulas observada y predicha por el MDL mostró una adecuada correspondencia ($R^2 = 0,99$; Figura 3.5). Por lo tanto, el MDL termal propuesto puede ser lo suficientemente robusto como para ser utilizado para predecir para la emergencia de plántulas de *E. colona*.

DISCUSIÓN

La diferencia interanual en el número total de plántulas emergidas podría deberse tanto a factores intrínsecos de la semilla (por ejemplo, dormición) como extrínsecos (fluctuación de la temperatura del suelo, humedad del suelo, radiación solar (cantidad y/o calidad), calidad del

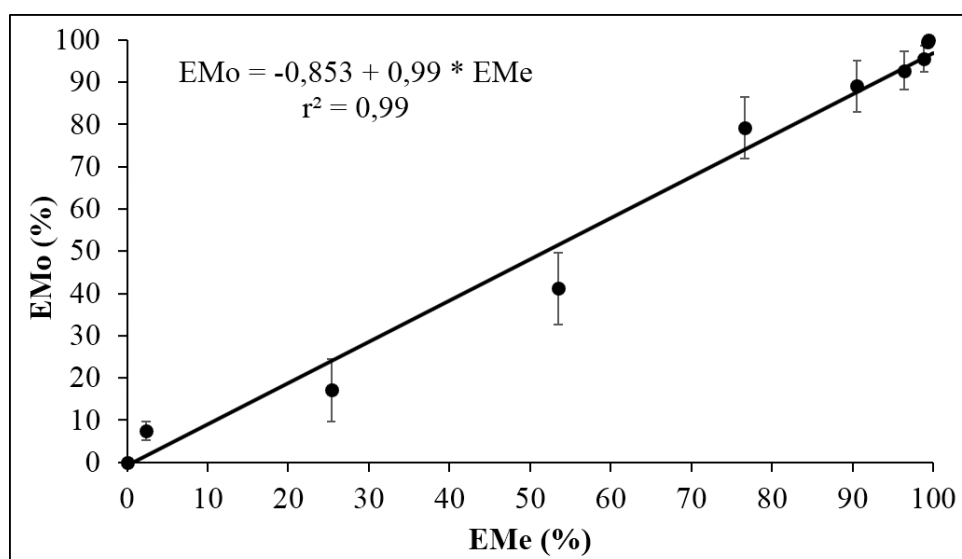


Figura 3.5. Validación del modelo doble logístico. EMo: valores observados, EMe: valores estimados. Datos recopilados del experimento realizado en 2016.

aire, distribución vertical de las semillas y banco de semillas del suelo) (Benech-Arnold et al., 2000; Forcella et al., 2000; Grundy, 2003; Bagavathiannan et al., 2011; Royo-Esnal et al., 2015). Por otro lado, la precipitación total en 2013 (756 mm) fue menor que el promedio de los últimos diez años, y esto podría influir en la producción de semillas para el año siguiente.

Temperatura aérea y el comienzo de la emergencia de las plántulas

Varios autores han descrito una relación directa entre la fluctuación de la temperatura diurna y nocturna de alrededor de 10°C, por encima de la T^{°b}, y la terminación de la dormición (Kovach et al., 2010; Elahifard y Mijani, 2014). Este efecto puede explicar, en parte, el comienzo de la emergencia de plántulas que se ha observado en el presente estudio. Estos resultados se pueden comparar con los obtenidos por Thompson et al. (1977), quienes observaron que la variación térmica diurna tiene un efecto positivo en la emergencia de las gramíneas *Poa annua* y *Lolium perenne*, determinando que cuanto mayor es la fluctuación térmica entre el día y la noche, mayor es el número de plántulas emergidas.

Sin embargo, no hay estudios que hayan abordado la fluctuación de la temperatura media diaria durante los días previos al comienzo de la aparición de malezas. La variación térmica observada en el presente estudio podría haber condicionado el patrón de emergencia por dos causas. La primera, asociada al registro de las temperaturas frías (2,2-9,5 °C) por debajo de la

temperatura base (θ), como un factor responsable de la disminución del nivel de dormición. Por otra parte, el aumento de la temperatura media vinculado al incremento en la fluctuación de la temperatura diaria, como un factor asociado en la terminación de la dormición (incremento de la temperatura media diaria en el período w de este experimento) (Tabla 3.1).

En un estudio llevado a cabo con *E. crus-galli* (Taylorson y Dinola, 1989) se observó que un leve aumento de la temperatura (42 °C durante media hora) podría considerarse un mecanismo para disminuir el nivel de dormición. Este efecto podría estar asociado con el comportamiento observado en el presente trabajo, después de la exposición a temperaturas superiores a $T_b(\theta)$. Ello demuestra que cuanto mayor sea la acumulación de TT durante w , más rápida será la emergencia. Además de la temperatura, la humedad del suelo también es un factor importante que puede determinar la emergencia cuando no es un factor limitante. No obstante, no fue el caso del presente trabajo, ya que se registró un promedio de 755 mm de precipitación acumulada de agosto a enero. Por lo tanto, el modelo de tiempo térmico fue suficiente para ajustar la emergencia de *E. colona* con precisión.

Momento del inicio de la suma del TT

Tal como se postuló, la asociación entre el inicio de la suma de TT con la temperatura del aire permite utilizar la predicción de la emergencia en diferentes años, posiblemente basado en pronósticos meteorológicos, independientemente de las actividades dentro del programa de manejo. Por ejemplo, si se considera al 1^{ro} de agosto como la fecha para comenzar la suma del TT (Leguizamón et al., 2009), la emergencia de *E. colona* para cada año de estudio habría comenzado a los 136, 186, 143 y 104 °C d hasta, respectivamente.

Ajuste y uso del MDL

Si bien la mayoría de los estudios de emergencia se ajustaron a modelos no lineales más “simples” (por ejemplo, Zambrano-Navea et al., 2013), los resultados aquí obtenidos muestran un patrón de emergencia más complejo con más de un punto de inflexión (Kremer y Lotz, 1998). Una posible explicación podría deberse a que el objeto de estudio es una población heterogénea de un campo agrícola y como tal, se presentan diferentes biotipos con diferentes requisitos (Kovach et al., 2010; Mutti et al., 2019). Así, la pendiente de EM cambió a los 346 °C d, coincidiendo con el aumento de la temperatura media diaria del aire entre 23,5 °C y 27,5 °C a fines de octubre y principios de noviembre.

Los modelos con doble punto de inflexión dan como resultado una descripción más robusta de la variable de estudio, la cual puede ser segmentada (Lipovetsky, 2010). Leon et al. (2005) observaron que la emergencia de plántulas de *Rottboellia cochinchinensis* que crece en el cultivo de ananá, se ajustaba bien a los patrones de emergencia bifásicos, descrito por dos puntos de inflexión. Este complejo patrón de emergencia bifásico puede asociarse a entornos altamente perturbados como los campos agrícolas, donde las semillas se pueden encontrar en distintos niveles del suelo y, debido a cambios en el clima edáfico, pueden detener el proceso de germinación ante condiciones subóptimas (Schutte et al., 2008).

Los resultados aquí obtenidos destacan la utilidad de la temperatura del aire como una variable meteorológica en la predicción de la emergencia de *E. colona*. Estos resultados coincidieron con los obtenidos por Grundy y Mead (2000), quienes demostraron la viabilidad de utilizar el tiempo térmico para predecir la emergencia de *Stellaria media*, *Chenopodium album*, *Capsella bursa-pastoris*, *Matricaria perforata* y *Veronica hederifolia*.

El modelo desarrollado en el presente estudio puede ser útil para ajustar una fecha adecuada de siembra de cultivos de verano. La mayor parte del ciclo de emergencia de *E. colona* coincide con la siembra y las primeras etapas de crecimiento del cultivo de soja en la región pampeana, un momento durante el cual la presencia de malezas es muy relevante debido al impacto significativo en el rendimiento de grano (Bedmar et al., 2002). Por ejemplo, cuando se siembra aproximadamente el 15 de octubre (cuando se han acumulado 200-250 °C d), el potencial de emergencia de *E. colona* será del 33-37%, con una tasa de emergencia menor en las últimas etapas del ciclo de cultivo. Si se implementa una fecha de siembra tardía (por ejemplo, 15 de diciembre), con 770-860 °C d acumulados, el potencial de emergencia sería del 99% y podría permitir controlar la mayoría de las plántulas antes de la siembra.

El ajuste adecuado del MDL es que posee una utilidad en el corto y mediano plazo en el manejo de *E. colona*. Así, a corto plazo el modelo es útil para los sistemas de soporte en la toma de decisión (SSD) con respecto a la implementación de prácticas de control (González-Andújar et al., 2011). Por otro lado, resulta ser un método preciso para diseñar programas de manejo para esta maleza a mediano y largo plazo, pudiéndose minimizar los procesos de enmalezamiento a lo largo de las campañas. La disponibilidad de un modelo predictivo de emergencia para *E. colona* puede garantizar un uso racional de herbicidas que a su vez minimizará la interferencia de *E. colona* en los cultivos de verano en la región.

La investigación futura debería considerar las variables del suelo y el agua y la interacción con el cultivo, lo que podría favorecer el uso potencial en otras regiones. Este modelo es un desarrollo valioso para la toma de decisiones de los agricultores con respecto al momento de las medidas de control. El modelo puede contribuir a un manejo sostenible de *E. colona* en el sistema de producción de soja de Argentina al ser incorporados a un SSD.

CONCLUSIÓN

El conocimiento alcanzado en este capítulo muestra que es posible relacionar la temperatura media del aire, a través del tiempo térmico, con el inicio de la emergencia de plántulas de *E. colona* y el ajuste del ciclo de emergencia mediante una función matemática. Por lo tanto, se aceptan las hipótesis planteadas en esta sección.

La emergencia de plántulas de *E. colona* en un rastrojo de soja se vio afectada por los estímulos de la temperatura media del aire durante el último tercio del mes de agosto, cuando la tendencia de la temperatura base comenzó a cambiar. La emergencia relativa acumulada de las plántulas se ajustó adecuadamente a un modelo doble logístico con una predicción y cuantificación del patrón de emergencia precisas. Estos modelos predictivos pueden ayudar a tomar decisiones sobre el momento del control de la maleza.

CAPÍTULO IV.

**PLASTICIDAD MORFOLÓGICA Y HÁBITO DE
CRECIMIENTO DE CAPÍN (*Echinochloa colona*) EN
RESPUESTA A LA DENSIDAD POBLACIONAL**

Los resultados de este capítulo han sido publicados en la revista *Advances in Weed Sciences* bajo el título: ‘*Characterization of junglerice: growth habit and morphological plasticity determined by population density*’ [Caracterización de capín: hábito de crecimiento y plasticidad morfológica determinados por la densidad poblacional].

RESUMEN

De las malezas que afectan a cultivos en regiones subtropicales y templadas, *Echinochloa colona* es una de las más importantes mundialmente. Si bien existen numerosos estudios que describen la competitividad de la maleza frente a los cultivos, no se ha descrito el comportamiento de las plantas en función de la densidad, como causa de la competencia intraespecífica y las posibles variaciones morfológicas. Con el objetivo de caracterizar la plasticidad de individuos de *E. colona* bajo diferente densidad poblacional se condujeron experimentos en campo durante tres años. Se midieron la Altura (ALT), el diámetro (DAM), el número de macollos (MAC), número de semillas (NSE), peso de semillas (PSE) y materia seca aérea (MSA) de los individuos que crecieron a las densidades de 2, 156 y 300 (2014), 4, 45 y 250 (2015) y 0,25, 35 y 250 (2016) pl.m⁻². Se determinó que las plantas adoptaron hábitos de crecimiento postrado, semipostrado o erecto en función de la densidad poblacional. Al mismo tiempo, estos tres hábitos de crecimiento estuvieron definidos por la plasticidad que poseen los individuos para alterar sus estructuras aéreas vegetativas y reproductivas. Si bien la MSA se ajustó a la ley del rendimiento final constante, MAC, NSE y PSE por superficie tuvieron una relación no lineal con forma de domo. De acuerdo con esto, la relación de densodependencia tendría una compleja interacción entre las estructuras vegetativas y reproductivas en un gradiente de densidad poblacional que, aunque la productividad por individuo se vea afectada por el incremento de la densidad, la productividad poblacional, en diferente grado, se ve favorecida.

INTRODUCCIÓN

La especie *Echinochloa colona* puede crecer en diversos ambientes debido a la capacidad adaptativa. De esta manera puede adoptar diferentes hábitos de crecimiento a través de la

modificación de su morfología, como por ejemplo la altura, la cual puede variar desde 10 a 100 cm (Parodi, 1964; Cabrera et al., 1970; Marzocca, 1993; Rojas-Sandoval y Acevedo-Rodríguez, 2014; Tahir, 2016), o la disposición de los tallos, que pueden hallarse desde postrados a erectos (Damalas et al., 2008; Awan et al., 2014; Catinding et al., 2019).

La plasticidad fenotípica es una característica que poseen los individuos de modificar un conjunto de rasgos en función de los cambios en el ambiente, lo que resulta ser una estrategia adaptativa determinante para la evolución (Bradshaw, 2006; Pigliucci et al., 2006; Munier-Jolain et al., 2014). Si bien Damalas et al. (2008) describieron que la especie puede optimizar el uso de la radiación solar mediante modificaciones en la disposición de los tallos, Awan et al. (2014) sostuvieron que *E. colona* posee una baja plasticidad fenotípica.

La altura de la planta es una de las variables más sensibles al cambio de la densidad intraespecífica en varias especies de malezas, aunque en gramíneas como *Alopecurus myosuroides* no sería consecuencia del autosombreo como si se observó en especies latifoliadas (Munier-Jolain et al., 2014). Además, el incremento de la densidad intraespecífica provoca que en numerosas especies de malezas se logren plantas con menor biomasa de tallos, raíces y hojas (autorraleo), lo cual define una menor biomasa total y directamente incide en la menor producción de semillas (Weiner y Thomas, 1986; Springer, 2020; Zhao et al., 2021).

Resulta importante conocer qué estrategias adaptativas presentan los individuos de *E. colona* ante las variaciones en la densidad poblacional, ya que permitiría comprender mejor la respuesta que puede esperarse, principalmente en un ajuste de la relación maleza-cultivo, para lo cual son necesarios, entre otras cosas, experimentos monoespecíficos (Hassell, 1975; Swanton et al., 2015). Además, es relevante identificar estas variaciones en la relación entre individuos dentro de una población para comprender luego los posibles cambios dentro de una comunidad desde un enfoque de ecología evolutiva (Callaway et al., 2003).

HIPÓTESIS

Se postuló que cuando los individuos de *E. colona* crecen bajo diferentes densidades poblacionales pueden modificar las estructuras aéreas vegetativas y reproductivas. Este cambio estructural demostraría que la especie posee una gran plasticidad morfológica, con naturaleza

densodependiente, y que le permite adquirir diferentes hábitos de crecimiento. Además, se estima que es posible utilizar este ajuste para hallar valores de densidad críticos en la determinación de la biomasa aérea y el número y peso de semillas.

OBJETIVOS

Este trabajo tiene por objetivo evaluar la morfología de las estructuras aéreas vegetativas y reproductivas y caracterizar el hábito de crecimiento de los individuos de *E. colona* que crecen en condiciones de campo ante un gradiente de densidad poblacional natural. Con la caracterización previa se pretende determinar la posible plasticidad que poseen los individuos como respuesta de la interacción intraespecífica y así poder determinar el grado de densodependencia en la definición de las estructuras aéreas vegetativas y reproductivas.

MATERIALES Y MÉTODOS

El experimento se condujo en un lote de la EEA INTA Pergamino donde se cultivó soja durante 2014, 2015 y 2016. Se identificaron sectores con distintas densidades de *E. colona* estableciéndose tres parcelas para cada una de las densidades a evaluar, manteniéndose las mismas hasta el final del ciclo. Los valores de densidad (DENS) fueron determinados para cada año de acuerdo con la infestación natural del lote: 2 pl.m⁻², 156 pl.m⁻² y 300 pl.m⁻² (2014), 4 pl.m⁻², 45 pl.m⁻² y 250 pl.m⁻² (2015) y 0,25 pl.m⁻², 35 pl.m⁻² y 250 pl.m⁻² (2016).

Se delimitaron cuatro parcelas de 2 m x 2 m para cada valor de densidad (doce parcelas por año). Dado que las plántulas emergieron simultáneamente, la población mantuvo una edad uniforme en todo momento. Cualquier plántula que emergió con posterioridad se eliminó manualmente. En la madurez de la planta, se seleccionó aleatoriamente una planta de *E. colona* de cada parcela para ser evaluada.

Determinaciones

Se determinó la altura (ALT, cm), medida como la distancia desde la base hasta la panoja más distante, y el diámetro de la planta (DAM, cm), medido como el diámetro de un cilindro proyectado desde los bordes de la planta hacia la base, y se caracterizó el hábito de crecimiento

en: postrado, semipostrado o erecto. Seguidamente en laboratorio, se extrajeron las semillas, se colocaron en frascos de vidrio y llevaron a estufa por 48 hs a 52°C. Luego se determinó el peso (PSE, g) y el número de semillas (NSE) por planta y se estimó el peso de cien semillas (P100, g) mediante el promedio del recuento de cinco grupos de 100 semillas de cada muestra. A su vez, se identificaron los tallos de acuerdo con el origen desde la corona (Chun y Moody, 1986) y se contaron los macollos primarios (MAC_1), secundarios (MAC_2) y terciarios (MAC_3), cuantificándose el número total de macollos mediante la sumatoria de los tres anteriores (MAC_T). Asimismo, se determinó la materia seca aérea (MSA, g) de cada individuo analizado.

Los datos de productividad individual (pl^{-1}) de MSA, MAC_T, NSE y PSE se multiplicaron por la densidad ($pl\ m^{-2}$) y se obtuvieron los valores estimados por superficie (m^{-2}). Luego, con los datos de productividad por superficie se calculó el índice de cosecha (IC) como el cociente entre el PSE y la suma del PSE y MSA, multiplicado por cien.

Análisis estadístico

Con los datos obtenidos se realizó un análisis de componentes principales para relacionar las variables medidas con el hábito de crecimiento. Para ellos se utilizaron todos los datos (sin casos omitidos), estandarizados automáticamente por el software estadístico, correspondientes a las variables DENS, ALT, DAM, MSA, MAC_1, MAC_2, MAC_3, MAC_T, P100, NSE y PSE. Mediante un estudio de modelos lineales generalizados (MLG) se analizó el hábito de crecimiento en función de las variables medidas y la comparación de medias a través de la prueba de formación de grupos excluyentes DGC (Di Rienzo et al. 2002). Seguidamente, se analizaron las variables medidas por individuo y se calculó el índice HBR ($cm\ g^{-1}$), que es la relación proporcional entre ALT (cm) y la biomasa aérea de cada planta (MSA, g) (Perthame et al., 2022), en función de la densidad a través de un estudio de MLG y la comparación de medias mediante las pruebas DGC.

Finalmente se realizó un ajuste de la productividad poblacional de las variables MSA, MAC, NSE y PSE por superficie (m^{-2}) en función de la densidad, según las ecuaciones hiperbólica (Ec. 4.1) y parabólica (Ec. 4.2). La selección de estas funciones no lineales se basó por el criterio de información de Akaike (AIC). Este método considera como el mejor ajuste

aquel que registre el menor valor de AIC, determinándose el grado de significancia de la estimación de los parámetros de cada modelo.

$$(Ec. 4.1) \quad Y = a \cdot (1 - \beta \cdot e^{-\gamma \cdot x})$$

donde Y es MSA, MAC, NSE o PSE por superficie, a es el valor máximo alcanzado, β es un modificador del punto de inflexión, γ es la pendiente y x es la densidad de *E. colona*.

$$(Ec. 4.2) \quad Y = -b \cdot x^2 + a \cdot x$$

donde Y es MSA, MAC, NSE o PSE por superficie, a y b son parámetros proporcionales de pendiente y asíntota, respectivamente, y x es la densidad de *E. colona*.

El análisis estadístico se realizó en InfoStat ver. 2020p (Di Rienzo et al. 2020).

RESULTADOS

Durante el período experimental agosto-enero en los tres años de estudio la temperatura media mensual del aire fue similar al promedio de los últimos diez años (2004-2013), mientras que las precipitaciones acumuladas fueron estadísticamente diferentes (Figura 4.1). El registro pluviométrico acumulado al comienzo del ciclo de la emergencia de *E. colona* (entre agosto y septiembre) fue de 91 mm en 2014, 324 mm en 2015 y 45 mm en 2016, mientras que el promedio de los diez años fue de 88 mm. En consecuencia, las densidades más bajas de plántulas de *E. colona* halladas en el campo fueron proporcionales a las precipitaciones de este bimestre ($r^2 = 0,89$).

Hábitos de crecimiento

En el análisis de los dos primeros componentes principales se observaron tres grupos de respuestas explicadas por el 80,5% de la variancia (Figura 4.2). En el primer grupo se hallaron los individuos que crecieron aislados y que presentaron los mayores valores de MSA, MAC, NSE, PSE y DAM con un hábito de crecimiento postrado. Un segundo grupo integrado con los individuos que crecieron a una densidad de 2 y 4 pl.m⁻², con DAM y MAC₁ similares al primero y hábito de crecimiento semipostrado y un tercer grupo de individuos de mayor altura y con un hábito de crecimiento erecto.

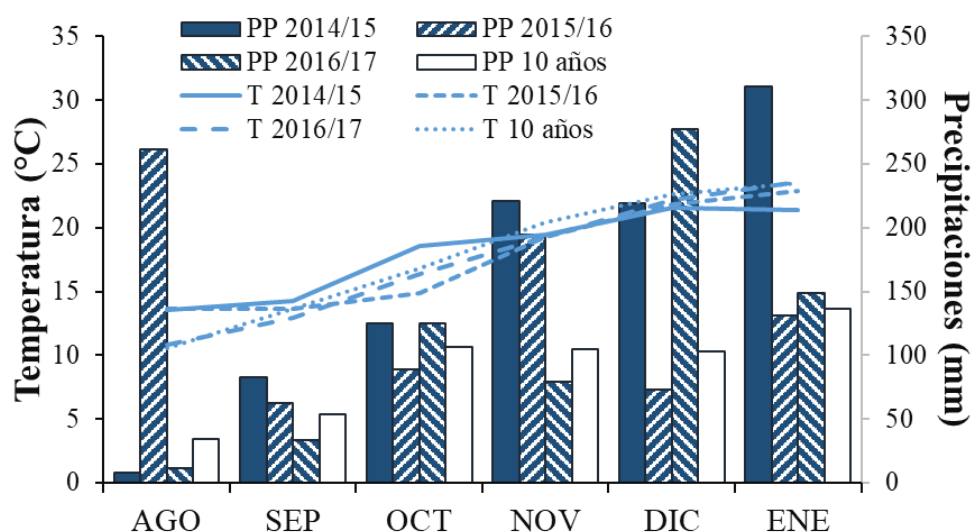


Figura 4.1. Registro meteorológico medio mensual de temperatura (líneas, T (°C)) y precipitaciones (barras, PP (mm)) de 2014 a 2016 y el promedio de los últimos diez años (2004-2013) para el período comprendido entre agosto y enero. Pergamino. Argentina.

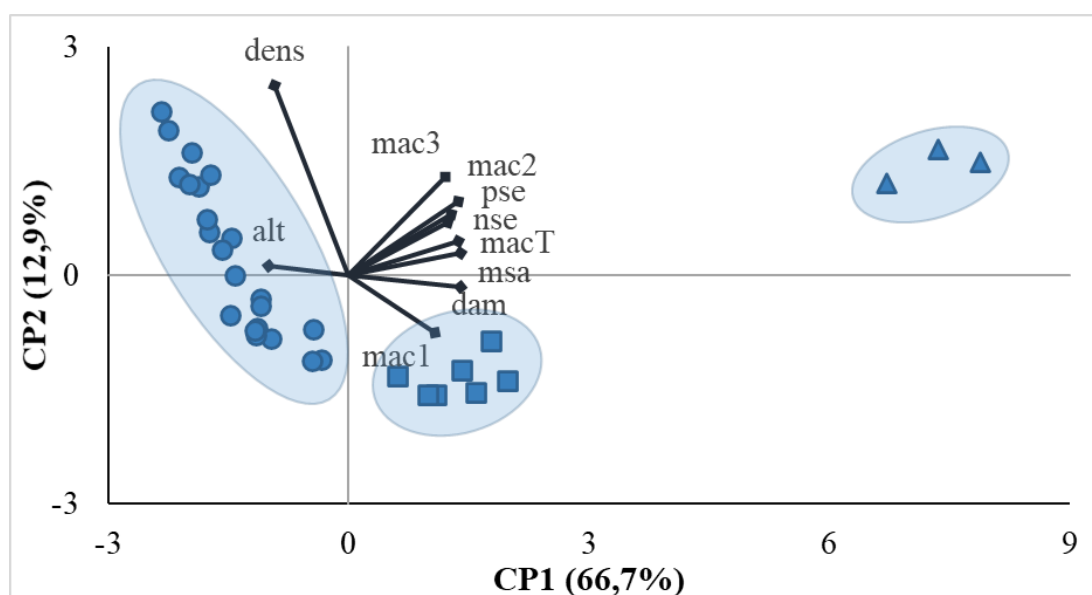


Figura 4.2. Análisis de componentes principales (CP) de las variables medidas por individuo: densidad (DENS, pl m^{-2}), altura (ALT, cm), diámetro (DAM, cm), número de macollos primarios (MAC_1, pl^{-1}), secundarios (MAC_2, pl^{-1}), terciarios (MAC_3, pl^{-1}) y totales (MAC, pl^{-1}), materia seca aérea (MSA, g pl^{-1}), número de semillas (NSE, pl^{-1}) y peso de semillas (PSE, g). Hábito de crecimiento: postrado (triángulos; $\text{CP1} > 0$, $\text{CP2} > 0$), semipostrado (cuadrados; $\text{CP1} > 0$, $\text{CP2} < 0$) y erecto (círculos; $\text{CP1} < 0$).

La comparación entre los tres hábitos de crecimiento mostró que el DAM y la MSA fueron significativamente diferentes ($p < 0,001$), mientras que con ALT sólo se diferenció el hábito erecto ($p < 0,001$) en tanto el PSE fue significativamente mayor en los individuos postrados ($p < 0,001$) (Figura 4.3). Por su parte, MAC fue diferente para cada uno de los tres grupos descriptos ($p < 0,001$), sólo que la diferencia se observó en la jerarquía de los macollos, pues la producción de MAC_1 no fue significativamente distinta entre los individuos postrados y semipostrados, mientras que la producción de MAC_2 fue diferente para los tres grupos ($p < 0,001$). Cabe destacar que MAC_3 solamente se registraron en los individuos postrados (Figura 4.3).

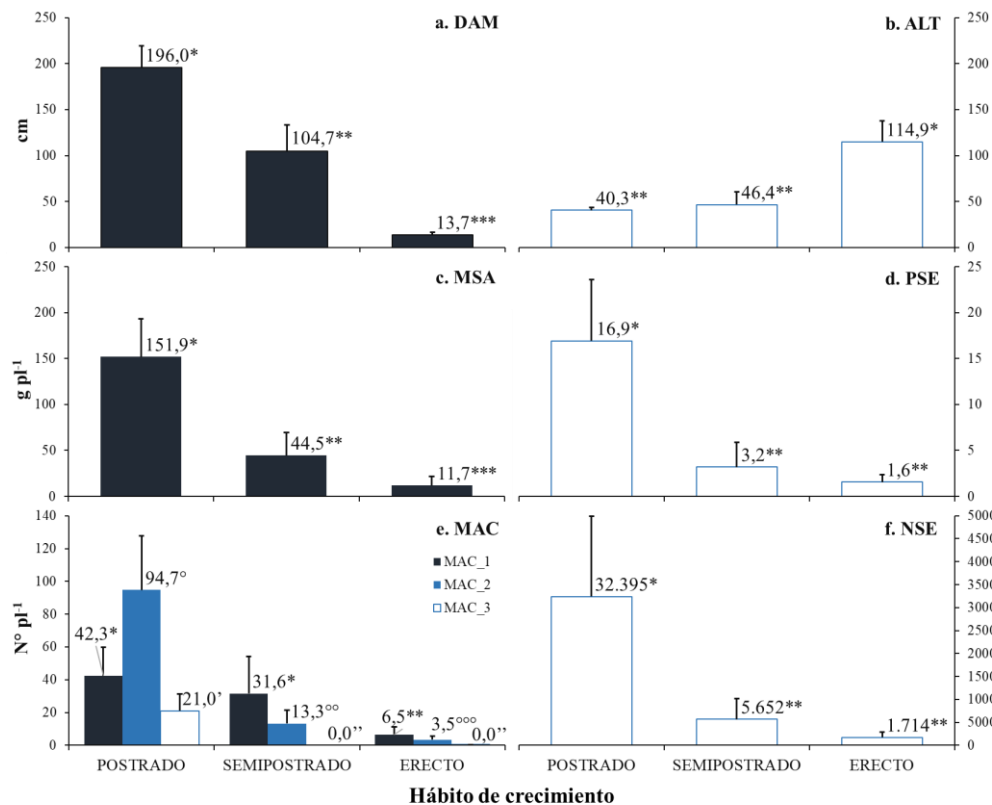


Figura 4.3. Rasgos funcionales de los individuos de *E. colona* expresados según el hábito de crecimiento (postrado, semipostrado y erecto): (a) diámetro (DAM) y (b) altura (ALT) de individuos (cm), (c) materia seca aérea (MSA) y (d) peso de semillas (PSE) (g.pl⁻¹), (e) Número de macollos primarios (MAC_1), secundarios (MAC_2) y terciarios (MAC_3) y (f) Número de semillas (NSE) por planta (N° pl⁻¹). Comparación de medias a través de la prueba de formación de grupos excluyentes DGC (*°).

Cambios morfológicos en los individuos con relación densodependiente

El análisis de correlación permitió observar que el P100 ($r=0,92$) y la ALT ($r=0,28$) fueron las únicas variables con relación positiva con la DENS (Tabla 4.1, Figura 4.4). En este sentido, se observó que el PSE fue mayor conforme al aumento de DENS.

El comportamiento de la ALT en función de DENS se presentó de forma exponencial hasta 45 pl.m^{-2} donde se alcanzó la altura máxima ($147,3 \pm 7,9 \text{ cm}$), a partir de la cual comenzó a decrecer de forma paulatina hasta un promedio de $96,5 \pm 10,6 \text{ cm}$ (a 300 pl m^{-2}). En las plantas altas se registraron semillas más pesadas que en las bajas (Figura 4.4), sin embargo, esta relación no fue lineal debido a que el P100 se relacionó más con la DENS que con la ALT (Tabla 4.1).

Por otra parte, el DAM presentó la mayor relación inversa con la DENS ($r=-0,57$), donde una planta aislada (sin vecinos creciendo a su alrededor) alcanzó 220 cm de diámetro, mientras que a la máxima densidad evaluada (300 pl m^{-2}), las plantas no superaron los 13 cm (Figura 4.4). Asimismo, MSA, MAC_T, NSE y PSE se vieron afectados por el incremento de la densidad, tal como se observó en las pendientes negativas de las relaciones log/log (Figura 4.5).

Se registró una relación positiva entre el índice HBR y la DENS (Figura 4.4). Si bien la altura de los individuos fue creciente hasta la densidad de 45 pl m^{-2} y luego decreciente, junto a la drástica reducción de la MSA a lo largo del gradiente de densidades evaluadas han determinado el comportamiento de dicho índice.

Se observó que entre $0,25$ y 2 pl m^{-2} los valores de ALT, al igual que el P100, no presentaron diferencias entre sí ($p<0,001$), mientras que la MSA se redujo aproximadamente a la mitad ($151,9$ a $62,8 \text{ g pl}^{-1}$). Luego, entre 4 , 35 y 45 pl m^{-2} la ALT tuvo un incremento estadísticamente significativo ($60,7 \text{ cm}$, $103,8 \text{ cm}$ y $147,3 \text{ cm}$, respectivamente), mientras que la MSA y el P100 fueron similares. Ante este cambio en la ALT a una MSA similar, se observó una reducción significativa en MAC por planta (73 , 18 y $11 \text{ macollos pl}^{-1}$). A partir de 45 pl m^{-2} se observó una reducción significativa de la ALT de los individuos a medida que aumentó DENS hasta 300 pl m^{-2} , posiblemente relacionado con lo descrito anteriormente para el índice HBR, donde las plantas podrían estar asignando una menor cantidad de fotoasimilados para las estructuras aéreas.

Tabla 4.1. Índice de correlación (R), Valor promedio (Media), desvío estándar (Desvío) y coeficiente de variación (CV) de las variables por planta (pl⁻¹) medidas en el experimento: altura (ALT, cm), diámetro (DAM, cm), peso de cien semillas (P100, g), materia seca aérea (MSA, g), número de macollos (MAC, n°) primarios (_1), secundarios (_2), terciarios (_3) y totales (_T), número de semillas (NSE, n°) y peso de semillas (PSE, g).

	DENS	ALT	DAM	MSA	MAC_1	MAC_2	MAC_3	MAC_T	P100	NSE	PSE
R											
DENS	1,00	0,28	-0,57	-0,53	-0,56	-0,38	-0,27	-0,47	0,92	-0,39	-0,40
ALT	-	1,00	-0,80	-0,59	-0,57	-0,48	-0,41	-0,55	0,40	-0,51	-0,50
DAM	-	-	1,00	0,90	0,67	0,79	0,67	0,81	-0,62	0,79	0,82
MSA	-	-	-	1,00	0,58	0,90	0,79	0,85	-0,57	0,76	0,83
MAC_1	-	-	-	-	1,00	0,69	0,46	0,84	-0,49	0,37	0,42
MAC_2	-	-	-	-	-	1,00	0,91	0,97	-0,38	0,69	0,76
MAC_3	-	-	-	-	-	-	1,00	0,84	-0,33	0,69	0,70
MAC_T	-	-	-	-	-	-	-	1,00	-0,45	0,64	0,70
P100	-	-	-	-	-	-	-	-	1,00	-0,48	-0,40
NSE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,00	0,98
PSE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,00
Media	-	92,9	50,7	31,99	15	14	2	31	0,89	5452	3,35
Desvío	-	38,6	62,3	44,92	18	28	7	48	0,32	10238	4,99
CV	-	0,42	1,23	1,40	1,17	1,99	3,38	1,53	0,36	1,88	1,49

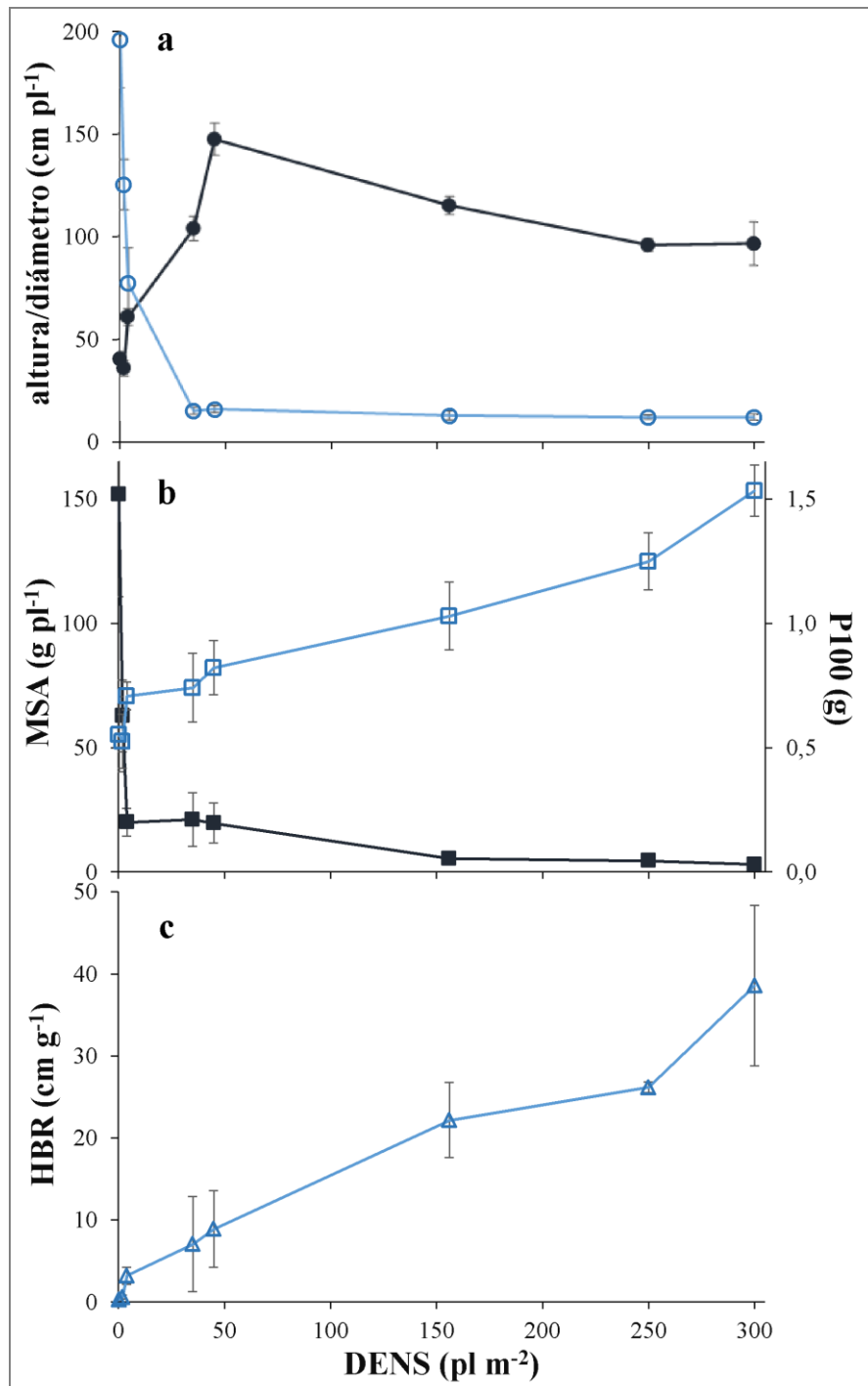


Figura 4.4. Comparación del tamaño (cm) y peso (g) de los individuos de *Echinochloa colona* en relación intraespecífica en función de la densidad: tamaño (a), a través de la altura (círculos llenos) y diámetro (círculos vacíos) de las plantas, el peso (b), mediante la materia seca aérea (MSA, cuadrados llenos) y el peso de cien semillas (P100, cuadrados vacíos), y (c) el índice de la proporción entre altura y biomasa aérea (HBR (cm g⁻¹), triángulos). Valores promedio con sus respectivas desviaciones estándar.

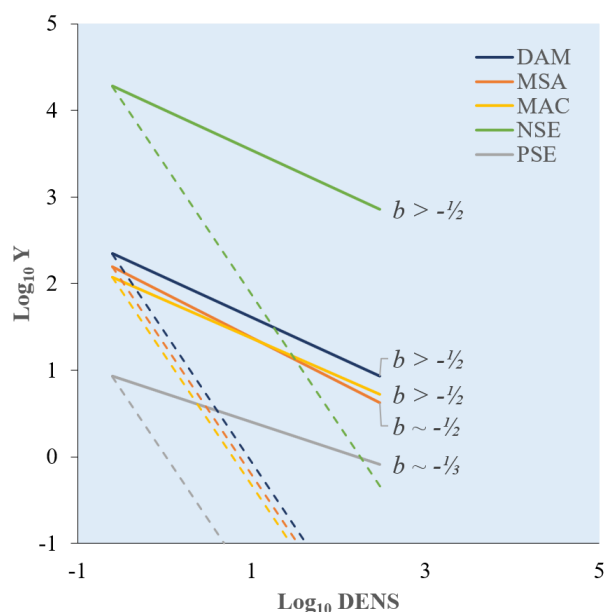


Figura 4.5. Relación recíproca doble logarítmica entre diámetro (DAM), materia seca aérea (MSA), número de macollos (MAC), número de semillas (NSE) y peso de semillas (PSE) en función de la densidad de plantas de *E. colona*. Las líneas enteras representan las funciones ajustadas para cada variable ($p < 0,001$) con sus respectivas pendientes (b) y las líneas punteadas representan la ley recíproca log/log con pendiente $b = -\frac{3}{2}$ (Yoda et al., 1963).

Ajuste poblacional con relación densodependiente

Las estimaciones de MSA ($p = 0,0003$), MAC_T ($p < 0,0001$), NSE ($p = 0,0005$) y PSE ($p = 0,0002$) por superficie (m^{-2}) presentaron cambios significativos en función de la DENS, con un comportamiento diferencial. El mejor ajuste de la MSA m^{-2} se obtuvo con el modelo monomolecular, con una asíntota estimada de $999,2 \pm 94,6 \text{ g } m^{-2}$ ($p < 0,0001$), en donde a una DENS igual o mayor a $35 \text{ pl } m^{-2}$ no se observaron diferencias significativas en MSA (Figura 4.6). A partir de esa densidad la respuesta densodependiente de la MSA fue constante hasta los valores de densidad máximos evaluados.

Se observó además que las variables MAC, NSE y PSE por superficie (m^{-2}) presentaron un mejor ajuste con la función polinómica, debido a que en el gradiente de DENS evaluado no se alcanzó una asíntota como se describe en un rendimiento final constante, sino que luego de

alcanzar un valor máximo comienza a decrecer (Figura 4.6). Para estas variables las estimaciones de las funciones polinómicas mostraron valores de densidad que registraron la producción máxima, definidas por 243.419 semillas m^{-2} , 1571 tallos totales m^{-2} y 268 g semillas m^{-2} a una densidad poblacional de 193, 222 y 259 pl m^{-2} , respectivamente.

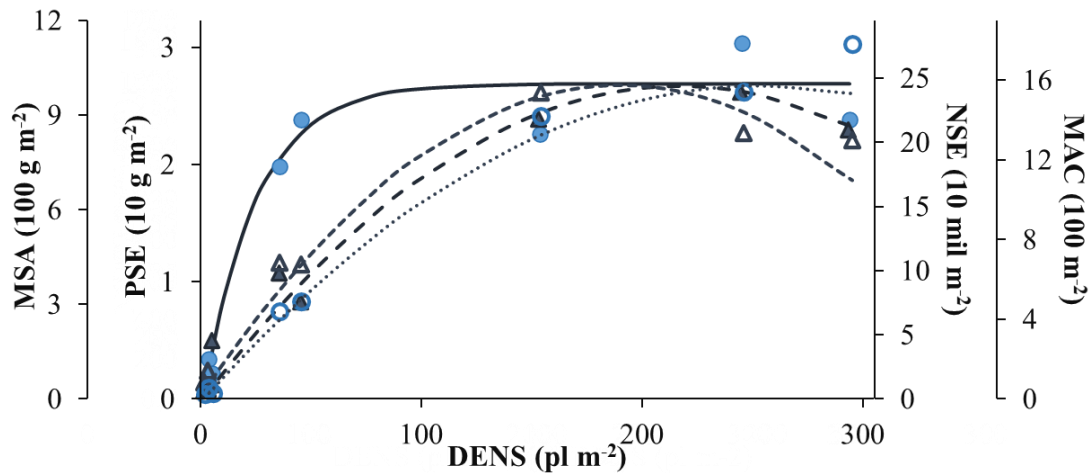


Figura 4.6. Materia seca aérea (MSA (g m^{-2}), círculos llenos), peso de semillas (PSE (g m^{-2}), círculos vacíos), número de macollos totales (MAC (m^{-2}), triángulos llenos) y número de semillas (NSE (m^{-2}), triángulos vacíos) en función de la densidad (DENS). Funciones no lineales de ajuste de MSA (g m^{-2}) = $999,2 \cdot (1 - 0,991 \cdot e^{(-0,041 \cdot \text{DENS})})$ (línea entera), PSE (g m^{-2}) = $-0,004 \cdot \text{DENS}^2 + 2,07 \cdot \text{DENS}$ (línea punteada), MAC (g m^{-2}) = $-0,032 \cdot \text{DENS}^2 + 14,18 \cdot \text{DENS}$ (línea guiones grandes) y NSE ($\text{N}^\circ \text{ m}^{-2}$) = $-6,552 \cdot \text{DENS}^2 + 2525,77 \cdot \text{DENS}$ (línea guiones pequeños).

DISCUSIÓN

Plasticidad en el hábito de crecimiento

Tal como se observó en los resultados obtenidos, los individuos de *E. colona* mostraron una variación en el hábito de crecimiento (postrado, semipostrado o erecto) según la densidad poblacional en la cual crecieron. Por lo tanto, el tipo de hábito de crecimiento y las variables que medidas que definieron la morfología aérea podrían ser considerados atributos desde un punto de vista competitivo intraespecífico como estrategia para lograr una mejor captura del recurso aéreo (Bannett et al., 2016; Thiel et al., 2018), lo cual no concuerda con lo propuesto

por Liu et al. (2022) quienes asociaron a esta especie a un hábito de crecimiento definido y poco plástico cuando creció a una distancia de 1 m de otras plantas.

Si bien se ha considerado que los individuos de *E. colona* tienen una baja plasticidad fenotípica (Awan et al., 2014) y que dentro del género *Echinochloa*, esta especie es la que menos variación morfológica presenta (Tahir, 2016), los resultados aquí observados muestran que todas las variables evaluadas presentaron una amplia variabilidad (CV entre 0,36-3,38) (Tabla 4.1). Es decir, se puede confirmar la gran variabilidad morfológica pero, bajo las condiciones del experimento, no sería posible asegurar si está dada por la plasticidad fenotípica o por la variación interpoblacional (Mortimer, 1997).

Plasticidad y densodependencia individual

A partir del comportamiento del P100 en función de la DENS se pudo observar que la estrategia que adopta la planta es producir semillas más pesadas conforme al incremento de la densidad poblacional, lo cual le permitiría (ante una reducción de semillas producidas por planta) priorizar la traslocación de fotoasimilados para el llenado del grano y de esta manera obtener semillas más pesadas y potencialmente con mayor viabilidad germinativa (Massimi, 2018).

El comportamiento de la ALT en los individuos evaluados en este experimento se expresó a través de un aumento seguido de una disminución, en función del gradiente de densidad, es decir, no tuvo un crecimiento constante. Esta observación concuerda parcialmente con las postulaciones de Awan et al. (2014), quienes observaron que a mayores densidades se registran plantas más bajas, pero no detallaron el aumento de la ALT a densidades bajas. Es decir, el aumento de la densidad provoca un sombreo en las plantas vecinas que implica una reducción de la proporción de rojo:rojo lejano captada por el fitocromo y esto contribuye a la elongación de entrenudos (mayor altura). Si el aumento de la densidad continúa, habrá una menor disponibilidad de recursos para cada planta y una menor asignación para los tallos (Ballaré et al., 1992), comparable con la observación de la reducción de la altura a partir de la densidad de 45 pl m⁻².

Si bien MSA, MAC_T, NSE y PSE fueron afectadas negativamente por el aumento de la DENS, las teorías del ajuste de la productividad individual en la transformación logarítmica no concordaron con los valores de pendiente similar a -3/2 o -4/3, según lo planteado por la ley

recíproca log/log (Radosevich et al., 2007), sino que las pendientes de estas relaciones resultaron ser mayores o iguales a $-1/2$ (Figura 4.5).

Dado que no se determinó la biomasa radical, el hecho de que el índice HBR tenga una relación positiva con DENS, esto pudo significar un incremento de fotoasimilados destinados a las raíces, tal como otros autores señalan este comportamiento en base a un equilibrio funcional (Acciaresi y Guamet, 2010; Foxx and Fort, 2019). No obstante, el aumento del índice HBR en función de la DENS indica una respuesta al posible incremento del sombreado producido por plantas vecinas (Perthame et al., 2022).

El aumento en la densidad poblacional condujo a una reducción en el número de MAC, también asociado a una respuesta tanto del fitocromo (sombreado) como a la limitación de recursos disponibles (Ballaré et al., 1992), observándose una mayor altura como respuesta fotomorfogénica para favorecer mayor intercepción de la RFA frente a un cambio de densidad (Lecarpentier et al., 2019). Sin embargo, Mutti et al. (2019) observaron que cuando una planta de *E. colona* crece con 4 plantas de frijol mungo (*Vigna radiata*) en un contenedor de $1/16 \text{ m}^2$, esta no puede modificar la altura. Además, se relaciona con lo descrito por varios autores acerca del comportamiento de *E. colona* que, frente al aumento de la densidad de plantas vecinas, la altura de la planta se ve reducida y el agregado de N en el suelo revierte esta situación incrementando significativamente la altura (Awan et al., 2014, Mutti et al., 2019).

Plasticidad y densodependencia poblacional

La MSA m^{-2} en función de la DENS se ajustó a la “ley del rendimiento final constante” (Harper y Gajic, 1961). Es decir, a pesar de que se observó una reducción del peso individual de cada planta (ante un aumento de la densidad), la acumulación de materia seca aérea poblacional crece hasta alcanzar una asíntota máxima como lo establece esta ley. En vista de que la biomasa aérea de las malezas resulta un estimador preciso para la competencia con los cultivos, pero a su vez demanda tiempo la cuantificación (Gerhards et al., 2017), sería importante considerar que a valores iguales o superiores a 35 pl m^{-2} , en las condiciones experimentales evaluadas, la acumulación de MSA pl^{-1} es menor, la acumulación de MSA m^{-2} tiende a ser constante y, de esta manera, esta respuesta es similar a las observaciones de Abdullah Al Mamun (2014), quien explicó este ajuste poblacional en *E. crus-galli* debido a un aumento en la competencia intraespecífica entre plantas.

A diferencia de MSA, las variables MAC, NSE y PSE no se ajustaron a la función hiperbólica, sino a funciones cuadráticas polinómicas. Si bien estas funciones no son recomendadas para el estudio de modelos aditivos (Oliveira et al., 2018), los resultados de este experimento coinciden con Weiner et al. (2001) en donde el número total de tallos, así como también la producción de semillas, decrecen debido al aumento progresivo en el número de individuos y consecuentemente, el posible aumento de la competencia intraespecífica provoca la reducción de la productividad. Asimismo, coincidió con la descripción de relaciones densodependientes definidas por una curva en forma de parábola (Begon et al., 2006).

La producción máxima de NSE, MAC y PSE por superficie se logra entre 5,5 a 7,5 veces más que la densidad para alcanzar la producción máxima de MSA m^{-2} . Además, se observó que el NSE m^{-2} fue la primera variable que se afectó negativamente (más sensible) conforme aumentó la densidad y no así el PSE m^{-2} . Esto podría estar asociado con el índice de cosecha (IC) y el P100, dado que el P100 fue mayor conforme el incremento de la DENS e incidió en una menor cantidad de semillas más pesadas, logrando así que el PSE m^{-2} siga aumentando. Con relación al IC, se obtuvo una mayor tasa PSE/MSA conforme al incremento del número de individuos por superficie ($r^2=0,55$). En esta relación se observó que, incluso a 45 pl m^{-2} , el IC no superó el 12%, mientras que a la densidad de 300 pl m^{-2} alcanzó un valor de 38%.

La plasticidad morfológica de las estructuras aéreas vegetativas y reproductivas que fueron medidas en los individuos de *E. colona* le brindaría a la maleza la capacidad de adaptarse frente a un amplio gradiente de densidades. De esta manera, un individuo aislado (densidad= 0,25 pl m^{-2}) tiene el potencial de maximizar la productividad y alcanzar valores de MSA y NSE equivalentes a lo que produjeron 50 plantas a la máxima densidad evaluada (300 pl m^{-2}). No obstante, el máximo NSE m^{-2} se produciría a una densidad poblacional raramente alcanzada en campos de producción, por lo cual también el NSE m^{-2} observado en este trabajo resultó un valor superior a lo reportado en campos cultivados (De Marco et al., 2018).

Se presentó una respuesta fotomorfogénica característica de las gramíneas, que es la reducción del número de macollos y el alargamiento de los tallos en función del aumento de la densidad (Ballaré et al., 1992). Aunque no se han medido en este trabajo, esta reconfiguración suele estar asociada a un menor grosor de hojas de manera tal que la planta eficientiza el uso de recursos ante una situación de competencia (Griffith et al., 2016). Dado que cada individuo de *E. colona* puede modificar las estructuras aéreas vegetativas y reproductivas, este

comportamiento podría ser el indicio de una ventaja competitiva. Así, ante eventuales escapes en el control de la maleza dentro de un cultivo, una población puede mantener constante la materia seca aérea y optimizar la producción de propágulos, debido al ajuste entre el número y el peso de las semillas, para asegurar su descendencia.

CONCLUSIÓN

Los resultados de este trabajo permiten concluir que *E. colona* posee una marcada plasticidad morfológica densodependiente. Si bien la producción de materia seca aérea se ajustó a la ley del rendimiento final constante, el número de tallos y el número y peso de semillas por superficie registraron una relación no lineal con forma de parábola. Mediante el ajuste de estas funciones no lineales fue posible hallar los valores de densidad críticos para maximizar significativamente la productividad. De acuerdo con esto, la relación de densodependencia tendría una interacción intraespecífica entre las estructuras vegetativas y reproductivas en un gradiente de densidad poblacional. Este conocimiento generado permite aceptar la hipótesis planteada en este capítulo.

En base a la naturaleza plástica que presentaron los individuos, es importante realizar un seguimiento de esta maleza en el campo debido a que, si luego de la aplicación de un método de control no se ve afectada mayormente la materia seca aérea, el número de semillas por superficie es una de las variables más sensibles al cambio de densidad y de esta forma se podría reducir notablemente el reingreso de propágulos al banco de semillas del suelo.

Capítulo V.

**VARIABILIDAD DE LA SUSCEPTIBILIDAD A GLIFOSATO
EN CAPÍN (*Echinochloa colona*) Y SU RELACIÓN CON LOS
SISTEMAS DE CULTIVO**

RESUMEN

La evolución de biotipos de malezas resistentes en Argentina crece a un ritmo sostenido, principalmente por la baja frecuencia de rotación de cultivos y el elevado uso y poca rotación de herbicidas. Dentro de las malezas resistentes a glifosato de la región Pampeana, *Echinochloa colona* es una de las más importantes con una notable expansión en los últimos años. Este estudio tuvo como objetivo determinar la susceptibilidad a glifosato de *E. colona* para poder comparar el estado de evolución de la resistencia con la rotación e intensificación de los cultivos. Para ello se obtuvieron muestras de semillas de plantas maduras de *E. colona* de doce campos bajo los tres sistemas más comunes de rotación de cultivos de la región. Las semillas fueron germinadas y sometidas a un estudio de dosis-respuesta en una cámara de crecimiento con condiciones controladas. Los resultados observados nos permitieron asociar que la intensificación de cultivos favorece a la susceptibilidad de *E. colona* a glifosato con GR50 < 0,59 kg e.a. ha⁻¹, mientras que la rotación simple de cultivos de verano maíz-soja o monocultura de soja favorece a la evolución de poblaciones resistentes a tal herbicida, con GR50 entre 0,63-1,07 kg e.a. ha⁻¹. Debido a que las GR50 de las muestras resistentes al herbicida fueron considerablemente bajas, el mecanismo responsable de conferir resistencia podría ser ajeno al sitio de acción. De esta manera concluimos que la intensificación de cultivos sería una estrategia eficiente para mitigar la evolución de la resistencia de las malezas y, además, se considera sumamente importante alertar a los agricultores de esa región para evitar la dispersión de biotipos resistentes a las áreas sin casos de resistencia a glifosato e implementar un sistema integrado de manejo de malezas debido a posibles casos de resistencia ajena al sitio de acción.

INTRODUCCIÓN

La resistencia de malezas a herbicidas es ciertamente uno de los principales problemas en la producción de cultivos en la actualidad (Peterson et al., 2018; Westwood et al., 2018) debido a que impactan en los programas de investigación y desarrollo tanto públicos como privados, amenazan la sostenibilidad de los sistemas productivos, incrementan los riesgos ambientales y condicionan fuertemente la rentabilidad del sistema (Pannell et al., 2016). Su evolución a nivel mundial ha sido tan exitosa que algunos biotipos de malezas seleccionados poseen un mayor grado de resistencia a herbicidas que los cultivos mejorados genéticamente (Poirier et al., 2014).

La resistencia a los herbicidas es la capacidad heredable de una planta para sobrevivir y reproducirse luego de ser expuesta a la dosis de un herbicida normalmente letal para el resto de la especie (Vencil et al., 2012). Es el resultado de un proceso evolutivo que conlleva la presión de selección junto con la variabilidad genética, expresada inicialmente en individuos con diferencias en ciertos genes (Powles y Yu, 2010). Los individuos o genotipos susceptibles y resistentes a herbicidas comparten el mismo genoma, salvo el gen o los genes que le confieren resistencia, por lo que se denominan biotipos (Vila-Aiub et al., 2015).

Uno de los puntos más importantes es detener o evitar que esta evolución continúe creciendo, dado que los biotipos resistentes pueden dispersarse y adquirir nuevos mecanismos de resistencia y de esta manera, agravar aún más la situación (Beckie et al., 2019). Además, sería importante preservar la utilidad de los herbicidas como una de las alternativas más efectivas para el manejo de malezas en cultivos extensivos (Heap y Duke, 2018). Para mitigar su incidencia se han propuesto diversas estrategias que reducirían el problema de malezas resistentes (Délye et al., 2013; Busi et al., 2019; Perotti et al., 2020; Matzrafi et al., 2021). Sin embargo, desde 2005 a 2022 en Argentina se han detectado veintinueve biotipos pertenecientes a veinte especies de malezas con distintos tipos de resistencia a glifosato, ya sea simple (un mecanismo que le confiere resistencia únicamente a glifosato) o múltiple (dos o más mecanismos que le confieren resistencia a glifosato y a otros herbicidas) (Heap, 2024; REM, 2024).

Una de las alternativas para reducir la presión de selección de resistencia a herbicidas es la rotación o alternancia de mecanismos de acción, siendo escasamente practicada en el NO bonaerense, sumado a que el uso interanual de glifosato se mantiene constante (Acciaresi y Principiano, 2020). Por otro lado, la rotación de cultivos en la región Pampeana es ciertamente dependiente de los precios internacionales de los granos, donde la soja es el cultivo con mayor predominio de superficie interanual, principalmente como monocultivo de soja o en rotación con maíz y en menor medida bajo la rotación maíz-soja-trigo/soja, lo que indica una muy baja intensificación de cultivos (de Abelleira y Veron, 2020).

La intensificación de la secuencia de cultivos es el aumento del número de cultivos por año y puede estimarse a través del índice de intensificación de la secuencia (IIS) como la cantidad de días con cultivo sobre la cantidad total de días del año (Caviglia y Andrade, 2010; Principiano y Acciaresi, 2018a). La intensificación de cultivos mejora la productividad de los

cultivos de grano (Hisse et al., 2022) y tiene un gran impacto en la estructura de comunidad vegetal. Para el manejo de malezas, el uso de herbicidas puede reemplazarse por un aumento del IIS, logrando un mismo resultado final en el control (de la Fuente et al., 2021).

Sin embargo, tanto la rotación como la intensificación de cultivos tienen efectos diferenciales sobre la comunidad de malezas (José-María et al., 2010; Storkey et al., 2010; Oreja et al., 2021). Por ejemplo, *Echinochloa colona*, que es una de las malezas más importantes del mundo, se adapta muy bien a la agricultura continua y parcialmente, a la intensificación de cultivos (Murphy y Lemerle, 2006; Satorre et al., 2020). Además, para esta especie se han seleccionado biotipos resistentes a glifosato los cuales se hallan ampliamente distribuidos en toda la región central y norte de Argentina (REM, 2024). Asimismo, en casi la totalidad de casos de resistencia a glifosato confirmados, los reportes se referenciaron a una ciudad, un partido o una provincia, soslayando así la presencia de poblaciones susceptibles o poblaciones heterogéneas con una frecuencia muy baja de individuos resistentes (REM, 2024; SENASA, 2024; Sinavimo, 2024).

Debido a que *E. colona* (i) es una maleza muy importante en cultivos extensivos en Argentina, (ii) que las rotaciones tanto de herbicidas y de cultivos son escasamente practicadas y (iii) que las alertas de casos de resistencia se generalizan a partir de la inferencia de muestras poblacionales, resulta interesante conocer cuál es el comportamiento de diferentes muestras poblacionales dentro de una región, como lo es el partido de Pergamino, y relacionarlas con el sistema de cultivo de cada unidad productiva. Esto significaría una gran contribución para conocer la dinámica de la selección de individuos potencialmente resistentes a glifosato dentro de un lote y comprender la variabilidad de la susceptibilidad entre lotes de una misma región.

HIPÓTESIS

Se planteó la hipótesis de que el grado de susceptibilidad a glifosato de *E. colona* proveniente de distintos campos del partido de Pergamino estaría relacionado con el sistema de cultivo y el nivel de intensificación de la secuencia de cultivos.

OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo fue estimar el grado de susceptibilidad a glifosato a partir de muestras de semillas de *E. colona* de doce campos de producción del partido de Pergamino con diferentes sistemas de rotación de cultivos. Los objetivos específicos planteados fueron caracterizar la supervivencia y el peso fresco aéreo de los individuos luego de ser tratados con diferentes dosis de glifosato y estimar para cada muestra la dosis necesaria para la reducción del crecimiento en un 50%. Estos atributos se utilizaron para relacionar el grado de susceptibilidad con respecto al índice de intensificación de la rotación.

MATERIALES Y MÉTODOS

El experimento se llevó a cabo en la Estación Experimental Agropecuaria (EEA) del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) en Pergamino, Argentina (33°56'44.16" S, 60°34'04.23" O). Se tomaron doce muestras de semillas de *E. colona* de campos del Noroeste de la provincia de Buenos Aires, conformadas por semillas que fácilmente se desprendían de las panojas, recolectadas entre mediados de febrero y marzo, de veinte plantas maduras al azar dentro de cada lote. Las semillas se limpiaron y se almacenaron en cámara seca, con temperatura constante de 20 °C y en oscuridad, por más de cinco meses para la superación de la dormición primaria (Bazzigalupi y Picapietra, 2015).

Cosecha de las semillas

Las semillas se obtuvieron de campos con más de diez años bajo los tres sistemas de rotación más frecuentes de la región (Tabla 5.1), seleccionados al azar. Seis muestras de semillas provenían de campos bajo la rotación de tres años trigo/soja-maíz-soja. La rotación de herbicidas en este sistema incluyó diferentes modos de acción, entre ellos, auxinas y sulfonilureas utilizadas principalmente en el cultivo de trigo, inhibidores del fotosistema II e inhibidores de ácidos grasos de cadenas muy largas en maíz, siendo alternativas las aplicaciones de glifosato o glufosinato de amonio, e inhibidores de acetil coA-carboxilasa y glifosato en soja.

Tabla 5.1. Índice de intensificación de secuencia (proporción entre el número de días con cultivos y el número total de días), número de aplicaciones de herbicidas por año y volumen anual de glifosato en los tres sistemas de rotación de cultivos más importantes de la región del Noroeste de la provincia de Buenos Aires: trigo/soja-maíz-soja (T/S-M-S), maíz-soja (M-S) y monocultura de soja (Sm). (Adaptado de Principiano y Acciaresi, 2018a)

Sistema de rotación de cultivos	Índice de intensificación de secuencia	Número de aplicaciones de herbicidas por año	Volumen anual de glifosato (l ha ⁻¹)
T/S-M-S	0,57	2,3	6,7
M-S	0,43	3,0	7,5
Sm	0,41	4,0	9,5

Tabla 5.2. Localización geográfica (latitud, longitud) de los sitios de muestreo (ID) de las semillas de *Echinochloa colona*, superficie del establecimiento y el sistema de manejo de cultivos en los últimos diez años (rotación de tres años: trigo/soja-maíz-soja (T/S-M-S), maíz-soja (M-S) y monocultura de soja (Sm)).

ID	Latitud	Longitud	Superficie	Manejo de cultivos
09-PER	33°49'56,45"S	60°36'7,15"O	29,0 ha	T/S-M-S
11-PER	33°49'59,37"S	60°35'54,08"O	32,2 ha	T/S-M-S
12-EEA	33°56'42,70"S	60°34'19,85"O	25,2 ha	T/S-M-S
15-CMB	33°56'39,61"S	60°34'10,99"O	2,4 ha	M-S
16-CMB	33°56'35,64"S	60°34'6,79"O	5,7 ha	T/S-M-S
17-MOC	33°47'57,26"S	60°39'36,78"O	21,4 ha	T/S-M-S
18-EEA	33°56'29,66"S	60°34'18,78"O	20,6 ha	T/S-M-S
19-RNC	33°59'26,54"S	60°29'24,07"O	7,5 ha	Sm
20-RNC	33°59'28,09"S	60°29'37,02"O	23,1 ha	Sm
21-TMB	33°57'28,95"S	60°34'36,62"O	6,9 ha	M-S
22-EEA	33°56'42,40"S	60°34'6,35"O	1,5 ha	Sm
23-RNC	33°59'26,39"S	60°29'31,58"O	7,5 ha	Sm

Dos muestras de semillas fueron recolectadas de campos bajo la rotación maíz-soja con un promedio de tres aplicaciones anuales de glifosato. Finalmente, se obtuvieron cuatro muestras de semillas de campos bajo monocultura de soja, con un promedio de cuatro aplicaciones de glifosato (Tabla 5.2). En estos lotes donde solo se cultivó soja, tanto el volumen

de herbicidas utilizados como la acumulación de principios activos fue superior al resto de los sistemas, con un amplio predominio en el uso de glifosato (Principiano y Acciaresi, 2018a).

Conducción del experimento

El experimento fue conducido en una cámara de crecimiento con fotoperíodo de 12 h y temperatura constante a 26 °C. De cada una de las doce muestras y considerando el poder germinativo evaluado previamente al inicio del experimento, se sembraron semillas sobre un sustrato de papel humedecido con 15 ml de agua en bandejas de plástico tapadas, con el fin de obtener 36 plántulas de cada muestra. Una vez que las plántulas desplegaron la segunda hoja, se trasplantaron en bandejas multicelulares rellenas con sustrato de suelo proveniente del campo experimental de la EEA Pergamino.

Cuando las plantas desplegaron completamente la cuarta hoja, se formaron seis grupos (dosis) de seis plantas (repeticiones) de cada una de las muestras para ser tratadas con el herbicida. Para ello se aplicó glifosato (sal de dimetilamina de N-fosfonometilglicina 48 g/100 ml) a dosis equivalentes de 0,0, 0,22, 0,43, 0,86, 1,73 y 3,46 kg e.a./ha. Estas dosis corresponden a la secuencia 0x, 1/4x, 1/2x, 1x, 2x y 4x, respectivamente, donde x es igual a la dosis registrada en el marbete del herbicida para el control de la maleza.

Obtención de datos

Veintiún días después de la aplicación se determinó la supervivencia de plantas (%S) a la dosis máxima evaluada (Ec. 5.1) y se cuantificó el peso fresco aéreo (PFA) de todos los individuos mediante una balanza digital de precisión (d=0,01g). Posteriormente se calculó el PFA relativo (%PFA) en función de las plantas de cada una de las muestras que no fueron tratadas con glifosato (Ec. 5.2).

$$(Ec. 5.1) \quad \%S_i = \frac{n_{4x}}{N} \times 100$$

donde %S_i es el porcentaje de supervivencia de la iésima muestra de semillas, n_{4x} es el número de plantas sobrevivientes al tratamiento con glifosato a la dosis máxima y N es el número de plantas evaluadas de cada muestra por tratamiento (N=6).

$$(Ec. 5.2) \quad \%PFA_{ij} = \frac{PFA_j}{PFA_{0x}} \times 100$$

Donde %PFA_{ij} es el peso fresco aéreo relativo de la iésima muestra de semillas, calculado como cociente entre los pesos de las plantas tratadas a la jtaésima dosis (PFA_j) sobre las plantas sin tratar (PFA_{ox}).

Con los datos de %PFA se ajustó una función log-logística (Ec. 5.3) en cada una de las muestras de semillas para la obtención del parámetro GR50 que estima la dosis necesaria de glifosato para la reducción del peso fresco aéreo a la mitad.

$$(Ec. 5.3) \quad \%PFA'_i = C + \frac{D-C}{1+\left(\frac{x}{GR50}\right)^b}$$

donde %PFA'_i es el peso fresco aéreo relativo estimado por la función log-logística para la iésima muestra de semillas, C y D representan las asíntotas mínima y máxima, respectivamente, GR50 es el punto de inflexión que coincide con la dosis necesaria de glifosato para reducir el 50% del %PFA, b es la pendiente en el punto de inflexión y x es la dosis de glifosato.

Debido a que son muestras de campo y que pueden incluir heterogeneidad de biotipos S y R, y que el índice de resistencia (IR) se obtiene de la fracción entre los parámetros GR50 del biotipo susceptible y del resistente de una misma población original, en este trabajo no se pudo estimar. No obstante, se consideró una relación entre los GR50 estimados para cada una de las muestras de semillas, a modo de estimación poblacional, en función de la muestra que presentó mayor susceptibilidad según lo propuso Mahajan et al. (2020) (Ecuación 5.3).

$$(Ec. 5.4) \quad RGR50 = \frac{GR50_i}{GR50_s}$$

donde *RGR50* es una adaptación del IR que estima la relación entre los parámetros GR50, *GR50_i* es la dosis que reduce la biomasa aérea en un 50% de la iésima muestra de semillas y *GR50_s* es la dosis que reduce la biomasa en un 50% de la muestra de semillas más susceptible al herbicida en este estudio.

Finalmente se calcularon los coeficientes de relación entre el índice GR50 estimado para cada muestra y el índice de la intensificación de la secuencia (IIS), el volumen anual de glifosato utilizado (VG) y el número de aplicaciones de herbicidas por año (AH), estimados para cada sistema de rotación. Los IIS, VG y AH utilizados en este trabajo fueron los calculados por Principiano y Acciaresi (2018a), como los valores promedio de un total de trescientos lotes del partido de Pergamino.

Análisis estadístico

La variable %PFA a la dosis máxima fue analizada mediante el ajuste de modelos lineales generales (MLG) de una sola vía, donde se evaluó el efecto de la muestra de semillas. La comparación de medias se realizó mediante una prueba de mínimas diferencias significativas de Fisher ($\alpha=0,05$).

El %S a la dosis máxima evaluada de glifosato se analizó en dos partes a partir de los datos de cada individuo evaluado como vivo (1) o muerto (0). En primer instancia se realizó un análisis de variancia no paramétrica para la determinación de diferencias proporcionales dentro de una población (v,m ; siendo v la proporción de individuos “vivos” y m la de individuos “muertos”). Seguidamente se realizó un análisis chi-cuadrado donde se combinaron las doce muestras de estudio y mediante el ajuste de MLG y una prueba de mínimas diferencias significativas de Fisher ($\alpha=0,05$), con ajuste de valores p de Bonferroni, se compararon las medias de %S de cada población.

A través de un análisis de componentes principales se evaluó la relación entre las variables medidas %S, %PFA a la dosis máxima y GR50 de cada una de las muestras con el IIS, el volumen anual de glifosato utilizado (VG) y el número de aplicaciones anuales de herbicida (AH). Los análisis estadísticos se realizaron en el software InfoStat ver. 2020p (Di Rienzo et al. 2020).

RESULTADOS

Supervivencia de los individuos

A la dosis máxima de glifosato se observaron diferencias significativas ($p<0,05$) en las proporciones de individuos (v,m) lo que permitió la visualización de tres grupos de respuesta, es decir, un conjunto de seis muestras provenientes de lotes bajo la rotación T/S-M-S con %S=0, un grupo de cinco muestras provenientes de lotes bajo la rotación M-S y Sm con $0<\%S<100$ y una muestra proveniente de un lote Sm con %S=100 (Tabla 5.3).

El análisis chi-cuadrado fue significativo lo cual indicó diferencias entre las muestras evaluadas ($p=0,0293$) y mediante el ajuste de MLG se resaltó la significancia del efecto de la

muestra de semillas ($p=0,0150$). El test de Fisher indicó que no fueron estadísticamente diferentes las muestras que presentaron un $\%S>0$, aunque la diferencia estadística se encontró entre la muestra #19-RNC con $\%S=100$ y las muestras con $\%S=0$ (Tabla 5.3).

Peso fresco aéreo

El ajuste log-logístico del %PFA a la dosis del herbicida fue significativo en todas las muestras evaluadas y los parámetros GR50 estimados fueron significativos para cada modelo ($p<0,0001$). La muestra 21-TMB presentó el mayor valor de GR50 ($=3,03$), el cual fue estadísticamente similar a los GR50 de todas las muestras provenientes de los sistemas de rotación M-S y Sm, mientras que la muestra con el menor valor estimado de GR50 fue 11-PER ($=2,46$), que provenía de un lote bajo la rotación T/S-M-S y fue estadísticamente diferente a todas las muestras con la excepción de 09-PER (Tabla 5.3). Mediante el análisis del %PFA a la dosis máxima de glifosato se observó que la muestra 21-TMB fue la única estadísticamente diferente del resto ($p=0,0001$).

Determinación de la resistencia

En función de los valores de supervivencia ($\%S$), de las seis muestras provenientes de lotes bajo la rotación T/S-M-S no se hallaron individuos sobrevivientes luego de la aplicación de glifosato a la dosis de $3,46 \text{ kg e.a. ha}^{-1}$ (4x), incluso a la dosis de $1,73 \text{ kg e.a. ha}^{-1}$ (2x) ya se había alcanzado la mortalidad total de los individuos. Los RGR50 estimados para estas seis muestras estuvieron entre 1 y 2 (Tabla 5.3). Estos resultados permitieron confirmar que no existían biotipos resistentes a glifosato en las muestras de semillas provenientes de los lotes evaluados bajo rotación T/S-M-S (Figura 5.1).

Por otro lado, se observaron valores de $\text{RGR50}>2$ en muestras de semillas de campos bajo rotación M-S o Sm y, además, luego de aplicar la dosis máxima de glifosato se observaron sobrevivientes ($\%S>0$). Por lo tanto, los valores de GRG50 entre 2,2 y 3,7 y los de $\%S$ entre 20 y 100 nos permitieron confirmar que existen biotipos resistentes a glifosato en las muestras provenientes de lotes bajo la rotación maíz-soja o monocultura de soja (Figura 5.1).

De las seis muestras consideradas resistentes a glifosato, cuatro muestras (15-CMB, 20-RNC, 22-EEA y 23-EEA) mostraron un $\text{RGR50}<3,0$ y $\%S<25$, mientras que las otras dos (19-RNC y 21-TMB) mostraron un $\text{RGR50}>3,0$ y $\%S\geq 40$. Además, en una muestra de semillas de

un campo bajo monocultivo de soja (19-RNC), todas las plantas sobrevivieron después de la aplicación de glifosato a la dosis máxima (%S=100).

Relación de la resistencia a glifosato con el sistema de cultivo

De acuerdo con el análisis multivariado y la correlación con los indicadores IIS, VG y AH, se observó que la variable %PFA no presentó correlaciones significativas ($p>0,195$), mientras que las correlaciones estimadas con %S y GR50 fueron estadísticamente significativas ($p<0,0001$), siendo IIS el indicador con mayor grado de relación ($r= -0,70$ y $-0,76$, respectivamente) en comparación con VG ($r= 0,60$ y $0,54$) y AH ($r= 0,64$ y $0,60$) (Figura 5.2).

Tabla 5.3. Resultados de la evaluación a los 21 días después del tratamiento con glifosato. Significancia estadística de la proporción de individuos vivos (v) y muertos (m) (>, < o =), porcentaje de supervivencia (%S) y peso fresco aéreo relativo a las plantas sin tratar (%PFA) a la dosis máxima evaluada, dosis para la reducción del 50% de la biomasa aérea (GR50, g a.e. ha⁻¹) junto con el intervalo de confianza del error estándar y la estimación de la relación entre los parámetros GR50 (RGR50) en función a la población 11-PER para cada una de las muestras de semillas de *E. colona*. Año 2019, Pergamino, Argentina.

ID	Proporciones m/v valor p	m/v	%S	%PFA	GR50 (g e.a. ha ⁻¹)	RGR50
11-PER	<0,0001	m>v	0 <i>b</i>	2,80 <i>bc</i>	288 <i>d</i>	-
09-PER	<0,0001	m>v	0 <i>b</i>	3,95 <i>bc</i>	239 <i>cd</i>	1,2
12-EEA	<0,0001	m>v	0 <i>b</i>	3,80 <i>bc</i>	525 <i>b</i>	1,8
18-EEA	<0,0001	m>v	0 <i>b</i>	7,17 <i>bc</i>	575 <i>b</i>	2,0
16-CMB	<0,0001	m>v	0 <i>b</i>	5,61 <i>bc</i>	589 <i>ab</i>	2,0
17-MOC	<0,0001	m>v	0 <i>b</i>	2,29 <i>bc</i>	589 <i>b</i>	2,0
20-RNC	0,2080	m=v	20 <i>ab</i>	9,23 <i>b</i>	631 <i>ab</i>	2,2
15-CMB	0,3910	m=v	25 <i>ab</i>	5,92 <i>bc</i>	741 <i>ab</i>	2,6
23-RNC	0,3910	m=v	25 <i>ab</i>	1,74 <i>c</i>	794 <i>abc</i>	2,8
22-EEA	0,2080	m=v	20 <i>ab</i>	2,23 <i>bc</i>	832 <i>ab</i>	2,9
19-RNC	<0,0001	m<v	100 <i>a</i>	1,86 <i>bc</i>	955 <i>a</i>	3,3
21-TMB	0,7040	m=v	40 <i>ab</i>	20,35 <i>a</i>	1072 <i>a</i>	3,7

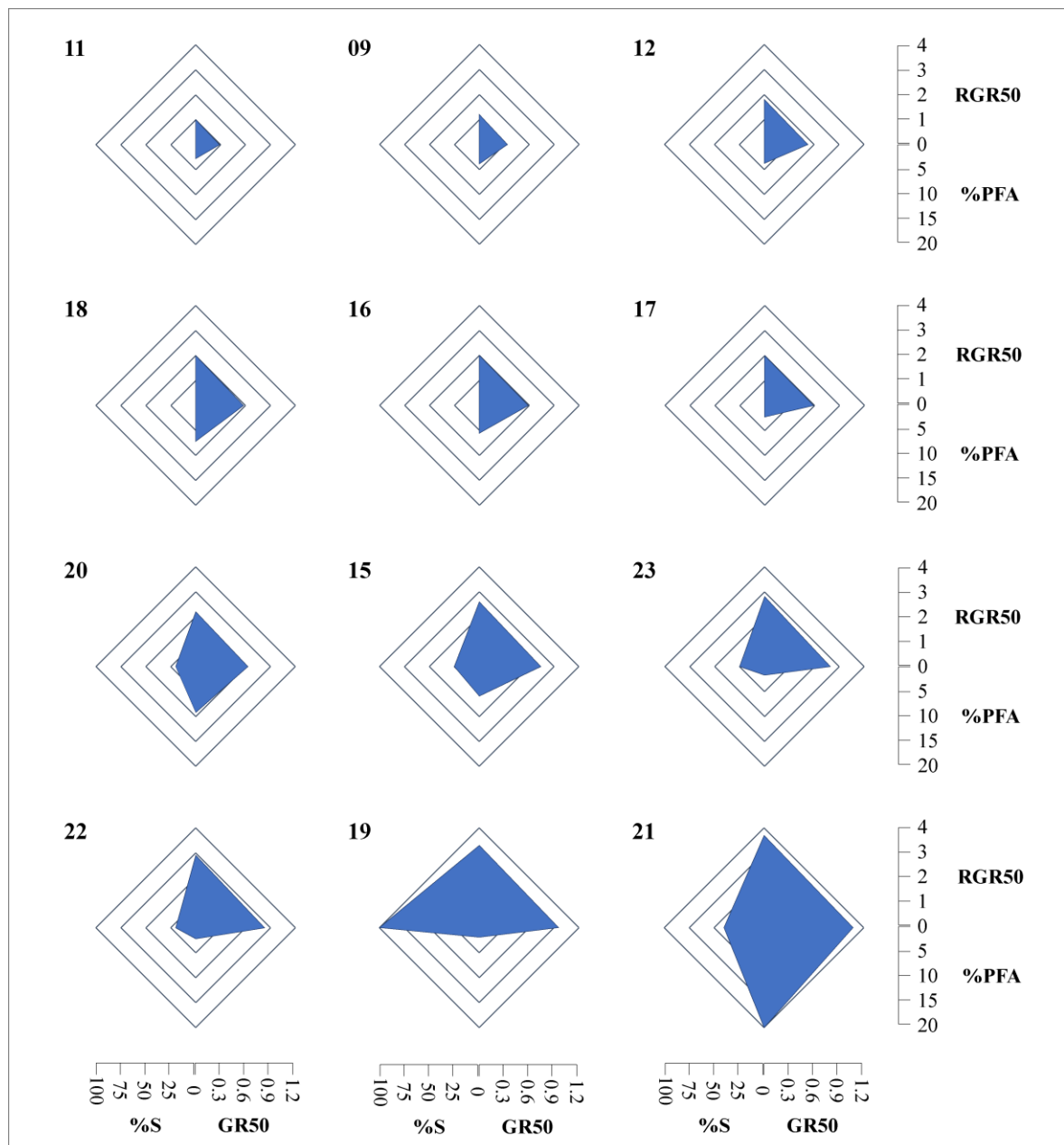


Figura 5.1. Medidas descriptivas del comportamiento de las doce muestras de semillas de *E. colona* a la aplicación de glifosato: representación de la dosis para la reducción del 50% de la biomasa aérea (GR50 g e.a. ha⁻¹; derecha) y relación entre los parámetros de GR50 con respecto a la muestra 11-PER (RGR50; arriba) como indicadores de susceptibilidad al glifosato, peso fresco aéreo relativo (%PFA; abajo) relacionado al tamaño de la planta y el porcentaje de supervivencia (%S; izquierda) como estimador de la frecuencia de biotipos resistentes (estado de evolución de la población). Los valores de %PFA y %S corresponden a las observaciones a la dosis de glifosato de 3,46 kg e.a. ha⁻¹.

DISCUSIÓN

Grado de susceptibilidad y sistema de cultivo

Todos los individuos de las muestras provenientes de los lotes bajo la rotación de tres años T/S-M-S mostraron susceptibilidad a glifosato. Sin embargo, no se observó la misma susceptibilidad en las muestras provenientes de los lotes con la rotación de cultivos de verano M-S. Dado que se desconoce el grado de susceptibilidad inicial de las poblaciones estudiadas, como así también la velocidad con la que han perdido la susceptibilidad en los campos bajo la rotación M-S, se observó que los sistemas de rotación T/S-M-S tuvieron una mayor incidencia en la prevención de la evolución de poblaciones de malezas resistentes a herbicidas, tal como señalaron varios autores (Busi et al., 2019; Perotti et al., 2020).

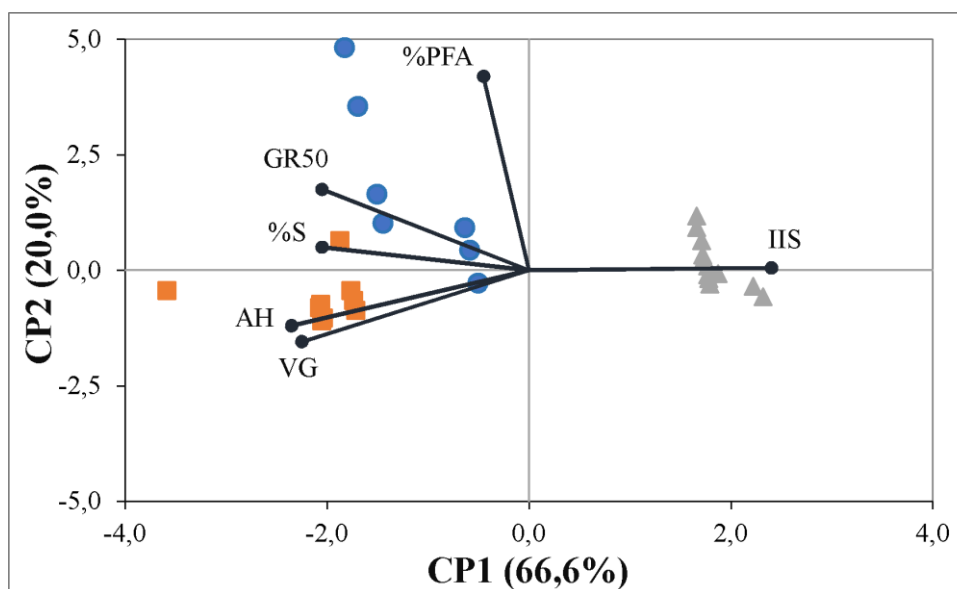


Figura 5.2. Análisis de componentes principales (CP) de las variables peso fresco aéreo relativo (%PFA), porcentaje de supervivencia (%S) y dosis necesaria para la reducción del 50% de la biomasa aérea (GR50) medidas en poblaciones provenientes de lotes bajo rotación trigo/soja-maíz-soja (triángulos), maíz-soja (círculos) y monocultura de soja (cuadrados), junto con los indicadores del índice de intensificación (IIS), volumen anual de glifosato utilizado (VG) y número de aplicaciones anuales de herbicidas (AH). Conformación de dos grupos de respuesta con poblaciones susceptibles (CP1>0) y poblaciones heterogéneas resistentes (CP1<0).

El hecho de que todos los individuos evaluados de los sistemas T/S-M-S fueran susceptibles, podría indicar que la inclusión del cultivo de trigo en la rotación podría tener dos grandes efectos. En primer lugar, al aumentarse el índice de intensificación de la secuencia se modifica la estructura florística local (de la Fuente et al., 2021) y, aunque *E. colona* no se vea afectada negativamente por dicha intensificación (Satorre et al., 2020), puede persistir en estos sistemas. Por otra parte, la inclusión de un cultivo de invierno contribuye a la reducción del uso de glifosato, tal como lo señalaron Principiano y Acciaresi (2018a), lo cual favorece a una menor presión de selección. Entonces, en un lote agrícola con *E. colona* como componente de la estructura poblacional y sumado a un menor uso de glifosato, podría estar favoreciendo a los biotipos susceptibles de *E. colona* (Vila Aiub et al., 2019; Asaduzzaman et al., 2021).

Las muestras identificadas como resistentes a glifosato mostraron valores de RGR50 relativamente más bajos y aunque no se ha identificado el mecanismo de resistencia involucrado en estas muestras, esto podría estar relacionado con un mecanismo ajeno al sitio de acción (Fisher, 2013). Entonces, no solo la rotación de cultivos y herbicidas con diferente mecanismo de acción no sería suficiente para mitigar la selección de biotipos resistentes (Jugulam y Shyam, 2019), sino que los biotipos seleccionados podrían tener un mecanismo de resistencia ajeno al sitio de acción, considerando la complejidad de este tipo de poblaciones resistentes que pueden expresar un mecanismo de resistencia cruzada (Beckie et al., 2019; Gaines et al., 2020).

No obstante, dado que la tasa de supervivencia fue menor o igual a 40% en cinco de las seis muestras consideradas potencialmente resistentes a glifosato y de acuerdo con el planteo de Jasieniuk et al. (1996), se estima que el número de individuos portadores de la resistencia es relativamente bajo, por lo que estas poblaciones aún podrían ser controladas, siendo factible la mitigación del problema de la resistencia a glifosato (Bobadilla et al., 2021). Por el contrario, la muestra del campo de monocultivo de soja 19-RNC estuvo compuesta en su totalidad por individuos resistentes, confirmando así su grado de evolución.

Variabilidad entre las muestras

La variación en la respuesta a glifosato de *E. colona* dentro del partido de Pergamino pone en manifiesto que no es posible asociar la denominación de un biotipo como único caso potencial de resistencia. Esto se relaciona con lo postulado por Asaduzzaman et al. (2021)



Figura 5.3. Ubicación geográfica a través de un mapa de calor de los puntos de muestreo de semillas de *E. colona* en función de la dosis de glifosato necesaria para la reducción del 50% del peso fresco aéreo (GR50; g ea ha⁻¹).

quienes incorporan el uso del término “poblaciones heterogéneas” para el estudio de la resistencia a herbicidas en *E. colona*, donde se consideran poblaciones naturales de campo en una mezcla de dos o más biotipos, cada uno con diferente grado de susceptibilidad a glifosato.

Estos hallazgos resaltan la importancia de considerar la característica de cada lote en particular para poder abordar de manera integral el manejo de una población de malezas resistentes. Aun así, se pudo observar que, entre las muestras de semillas de dos lotes separados por un camino, como lo fueron las muestras 15-CMB y 16-CMB, existieron diferencias significativas en la supervivencia, por lo cual se las pudo caracterizar como potencialmente resistente y susceptible, respectivamente (Figura 5.3). Si bien quedó demostrado que la variabilidad entre lotes es significativa, un mayor desafío sería conocer cuál es la variación dentro del lote, es decir, la frecuencia y dispersión de los individuos susceptibles y resistentes.

CONCLUSIÓN

Los hallazgos de este capítulo permiten concluir que en el partido de Pergamino existen poblaciones que responden de manera diferencial al tratamiento con glifosato, lo cual permitió asociar a *E. colona* susceptible a glifosato con los lotes bajo un sistema de rotación con mayor intensificación de la secuencia, que incluía al cultivo de trigo, y a las muestras potencialmente resistentes con los lotes bajo monocultura de soja o la rotación de maíz y soja. De esta manera, con estos resultados se aceptan las hipótesis planteadas.

Resulta importante destacar que las muestras consideradas potencialmente resistentes presentaron valores relativamente bajos de GR50 y esto podría ser un indicio de que la resistencia a glifosato estaría vinculada a un mecanismo ajeno al sitio de acción, lo cual requiere una mayor atención debido a su posibilidad de seleccionar resistencia cruzada. Entonces, ante esta posibilidad es muy importante observar el comportamiento de los individuos de *E. colona* a fin de poder hacer un seguimiento tanto intra como inter lotes y, de esta manera, evitar sobrealertas y percibir el mínimo cambio para poder actuar de manera temprana ante una posible selección de resistencia a glifosato.

Dado el importante papel que jugó la intensificación de cultivos en este estudio, sería importante que futuras investigaciones se centren en el análisis de diferentes cultivos

involucrados en la intensificación de la secuencia en la selección de biotipos de malezas resistentes a herbicidas.

Capítulo VI.

**PRODUCTIVIDAD DE CAPÍN (*Echinochloa colona*) EN
RELACIÓN INTRAESPECÍFICA ENTRE POBLACIONES
SUSCEPTIBLES Y RESISTENTES A GLIFOSATO E
INTERESPECÍFICA CON SOJA (*Glycine max* L.)**

RESUMEN

El problema de malezas resistentes a herbicidas requiere especial atención en la selección de una adecuada estrategia de control, de acuerdo a las características de los individuos susceptibles y resistentes. Se condujo un experimento con el objetivo de cuantificar la productividad, evaluar la incidencia del cultivo de soja y determinar el rol de la densodependencia en dos muestras de poblaciones heterogéneas susceptible y resistente a glifosato. Se realizó un experimento en condiciones controladas, en contenedores plásticos de 6,2 l (cont), en donde se relacionaron tres tratamientos por triplicado: la densidad de *Echinochloa colona* (2, 4 y 8 plantas cont^{-1}), la proporción de los individuos susceptibles (EC-S) y resistentes (EC-R) a glifosato (100% EC-S, 50% EC-S:50% EC-R, 100% EC-R) y la densidad del cultivo de soja (0 y 1 planta cont^{-1}). Se utilizaron muestras de semillas de *E. colona* provenientes de dos campos, las cuales fueron previamente evaluadas y clasificadas como susceptible y resistente. Las semillas fueron germinadas en cajas plásticas con sustrato papel humedecido y cuando desplegaron completamente la primera hoja fueron transplantadas a los contenedores, al mismo tiempo que se sembró la soja. Con riegos periódicos y en condiciones de luz y temperatura controladas, luego de 65 días del transplante se midió la altura (ALT) de la planta, se contaron los macollos totales (MAC_t), se cuantificaron (NSE) y se pesaron (PSE) las semillas por planta y se estimó el peso de cien semillas (p100). Finalmente, se determinó la materia seca aérea (MSA) de cada planta. Se observó que la densidad de *E. colona* y la soja fueron los únicos tratamientos con efecto significativo en todas las variables evaluadas. Tanto los individuos EC-S como EC-R mantuvieron una relación densodependiente en sus estructuras vegetativas y reproductivas. El cultivo de soja favoreció a un incremento significativo ($p < 0,05$) en la productividad de *E. colona* en las densidades más bajas estudiadas, mientras que 8 plantas cont^{-1} el cultivo no tiene efectos en las variables medidas. Generalmente, los individuos EC-S y EC-R crecieron en plena competencia con la misma habilidad competitiva, pero en la determinación de la fertilidad a la densidad más baja, EC-S era más competitiva y hubo complementariedad de recursos junto con EC-R, independientemente de la presencia del cultivo ($p < 0,05$).

Palabras clave: malezas, resistencia, herbicidas, fitness.

INTRODUCCIÓN

El cambio de una agricultura convencional a la conservacionista condujo a una modificación de la comunidad de malezas, probablemente de manera definitiva o mediante fluctuaciones temporales (Swanton et al., 1993). Además del cambio en el sistema de labranza, un sistema conservacionista incluye al uso de herbicidas como principal método de control de malezas, lo cual condiciona a un reducido grupo de malezas capaces de subsistir en estos ambientes (Morris et al., 2010). Entre las malezas adaptadas a estos sistemas, el género *Echinochloa* comprende un grupo de especies exitosas como malezas debido a un rápido crecimiento, una elevada producción de semillas, la dormición de las mismas y la adaptabilidad a un amplio rango de ambientes (Shabbir et al., 2019).

Dentro de este género, *E. colona* se caracteriza por una mayor tasa de crecimiento y una elevada acumulación de materia seca en las primeras etapas de crecimiento, lo que promueve la capacidad competitiva y la movilización de fotosintatos desde la porción vegetativa a la reproductiva (Peerzada et al., 2016). Debido al elevado uso de herbicidas se pueden seleccionar individuos resistentes y, de esta manera, pueden encontrarse individuos susceptibles y resistentes conformando una población heterogénea (Asaduzzaman et al., 2021). Esta proporción de individuos susceptibles y resistentes es dinámica y puede verse modificada por las capacidades de cada biotipo en la producción de propágulos y el reingreso al banco de semillas del suelo, es decir, la existencia de un mecanismo de resistencia a herbicidas puede resultar en una menor aptitud biológica (*fitness*) de la planta (Scott et al., 2006).

La determinación del *fitness* permite, entre otras cosas, comprender y estimar la evolución de la resistencia en una población (Neve et al., 2014). En tal sentido, conocer el *fitness* asociado a la resistencia en un ambiente sin el herbicida que seleccionó esta característica, permite conocer el costo biológico potencial de la resistencia (Neve et al., 2014; Vila-Aiub et al., 2019). Así, se ha determinado que para ciertas poblaciones de *E. colona*, los biotipos susceptibles tienen un mayor *fitness*, o bien, no hay diferencias entre los biotipos susceptibles y resistentes, por ejemplo, en la producción de semillas (Mutti et al., 2019; Mollaei et al., 2020). Sin embargo, se ha identificado una población en donde los biotipos de *E. colona* resistentes a glifosato tienen una mayor aptitud que los individuos susceptibles, tanto en condiciones no restrictivas como bajo estrés salino (Shrestha et al., 2018).

Tal como se mencionó que el *fitness* es determinado por la aptitud de cada individuo susceptible y resistente por separado, la interacción entre los individuos permite describir el comportamiento competitivo de la relación planta-planta (Radosevich et al., 2007). Conociendo que las interacciones entre plantas son de carácter negativo y, generalmente, una de ellas puede verse más afectada, estos estudios contribuyen a la comprensión de los patrones de cambio en la composición y dominancia de un agroecosistema (Radosevich y Roush, 1990). De esta manera, mediante estudios de competencia se puede determinar la habilidad competitiva, a través del índice de agresividad (AGR), y la complementariedad de recursos, a través del índice de rendimiento relativo total (RRT), lo que le permite el éxito a una especie en una comunidad (Roush y Radosevich, 1985), o bien, a un biotipo dentro de una población según el objeto de estudio (Swanton et al., 2015).

Debido a la importancia que adquirió *E. colona* en la región Pampeana, más aún con la selección de poblaciones resistentes a glifosato, es importante conocer el comportamiento de los biotipos susceptibles y resistentes al herbicida para determinar las diferencias entre ellos asignadas al costo biológico de la resistencia, por un lado, y la competitividad, por el otro, para poder ajustar los programas de manejo y adecuar las estrategias específicas (Mutti et al., 2019). Es interesante, además, conducir estos estudios en donde interactúen tanto maleza-maleza como maleza-cultivo en un gradiente densodependiente de la maleza (Vila-Aiub et al., 2015).

HIPÓTESIS

Conociendo que la plasticidad morfológica de las estructuras vegetativas y reproductivas es de carácter densodependiente (esta tesis), considerando la proporción de los individuos susceptibles y resistentes, aislados o en consociación, y sumado a la relación interespecífica con el cultivo de soja, se hipotetizó: (i) los individuos susceptibles a glifosato tienen una mayor aptitud biológica que los resistentes, determinada a través de la productividad de materia seca aérea, número de semillas y peso de semillas, posiblemente debido a que (ii) los individuos susceptibles presentan una mayor habilidad competitiva ($AGR > 0$), en tanto que al pertenecer a la misma especie (iii) existe entre ellos una relación de plena competencia ($RRT = 1$) y (iv) el cultivo de soja provoca una disminución en la productividad tanto en individuos susceptibles como resistentes.

OBJETIVOS

Los objetivos fueron: i) cuantificar la productividad individual y areal de dos poblaciones de *Echinochloa colona* susceptibles y resistentes a glifosato, ii) estimar si existe un *fitness* asociado a la resistencia de glifosato, iii) analizar la habilidad competitiva y complementariedad de recursos de las poblaciones de *E. colona* susceptibles y resistentes a glifosato, iv) evaluar si el cultivo de soja modifica la competitividad entre ambas poblaciones y v) determinar si la respuesta densodependiente varía entre poblaciones.

MATERIALES Y MÉTODOS

El experimento se realizó entre 2018 y 2019 en el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) (Pergamino, provincia de Buenos Aires, Argentina, 33,95° S, 60,57° O, 56 msnm), en una cámara de crecimiento con fotoperíodo de 12 h y temperatura constante a 26 °C. Como unidad experimental se utilizaron contenedores plásticos (cont) de 6,2 l, con sustrato de tierra, de textura franco-limosa, 22,7% arcilla, 64,8% limo y 12,5% arena y un contenido de nitrógeno (N-NO₃) de 11,8 mg kg⁻¹. Los contenedores se regaron dos veces por semana con 100 ml de agua en cada riego. Cabe aclarar que el experimento se condujo en condiciones hídricas no restrictivas. El suministro de luz fue artificial, mediante paneles de leds de 1000 Watts de espectro completo.

Recolección de muestras y obtención de plántulas.

Se utilizaron dos muestras de semillas de *E. colona* según el procedimiento realizado por Sherstha et al. (2018), conformadas por semillas de plantas madre sin considerar clones. Las muestras 19-RNC y 11-PER se identificaron previamente como resistentes (EC-R) y susceptibles (EC-S) a glifosato, respectivamente (capítulo IV). De acuerdo a lo señalado por Goh et al. (2015), se corroboró la susceptibilidad y resistencia mediante la siembra de las semillas recolectadas y posterior aplicación de glifosato a la dosis de marbete (0,86 kg e.a. ha⁻¹), donde EC-S presentó 100% de mortalidad y EC-R una sobrevivencia del 93,3%, siendo el límite 85%.

Aunque las especies del género *Echinochloa* presentan un alto grado de autogamia, entre las muestras de semillas obtenidas y las plantas madre pueden existir diferencias genotípicas

(Maun y Barret, 1986; Liu et al., 2021), por lo tanto, es correcto considerarlas poblaciones heterogéneas susceptibles y resistentes a glifosato en lugar de biotipos (Asaduzzaman et al., 2021). La obtención de semillas fue en marzo de 2018, de aquellas panojas que desprendían fácilmente sus propágulos, los cuales se colocaron en sobres de papel y fueron almacenadas en cámara seca a 21 °C.

En agosto del mismo año, luego de cinco meses de almacenamiento para superar la dormición (esta tesis), las semillas se colocaron en cajas plásticas con sustrato de papel humedecido en agua, en la misma cámara de crecimiento. Una vez que las plántulas desplegaron completamente la primera hoja, se realizó el trasplante a los contenedores. Con las mismas semillas almacenadas en 2018 se repitió el procedimiento de germinación y trasplante en agosto de 2019, para el segundo ciclo experimental.

Diseño del experimento.

El experimento se condujo bajo un diseño completamente aleatorizado con arreglo factorial con tres factores (α , β , γ). El factor α fue la densidad de *E. colona* y tuvo tres niveles ($i=3$) definidos por el número de plantas por contenedor (2, 4 y 6 plantas cont^{-1}). El factor β fue la proporción de los individuos EC-S y EC-R y tuvo cuatro niveles ($j=4$) definidos por la unidad pura de individuos susceptibles (100% EC-S), la unidad pura de individuos resistentes (100% EC-R) y la combinación de individuos de la población susceptible creciendo con la resistente (50% EC-S:50% EC-R) y viceversa (50% EC-R:50% EC-S). El factor γ fue la inclusión de una planta de soja y tuvo dos niveles ($k=2$) definidos como “con” y “sin” soja (0 y 1 planta cont^{-1}).

Para el trasplante, los individuos de *E. colona* se ubicaron de forma equidistante entre el centro y el margen de cada contenedor, tanto para individuos susceptibles como resistentes (Figura 6.1a/c). Una vez finalizado el trasplante, se sembraron dos semillas de soja de la variedad DM 4612, curadas e inoculadas, en el centro de los contenedores correspondientes (Figura 6.1b), para luego ralea y dejar una única planta en el centro. Cada contenedor con la combinación de tratamientos a-b-c tuvo tres repeticiones y fue debidamente rotulado para identificar la combinación de tratamientos y repetición en la disposición aleatorizada dentro de la cámara.

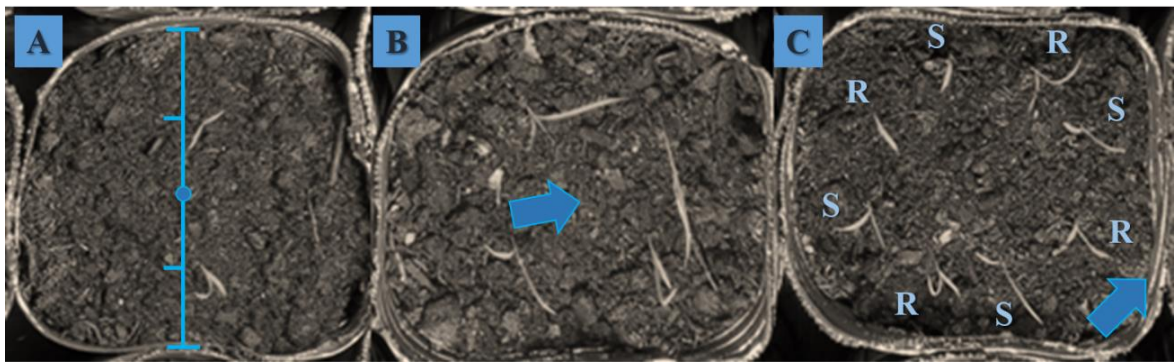


Figura 6.1. Fotografía tomada luego del trasplante de *E. colona*, a las densidades de (izquierda a derecha) 2, 4 y 8 plantas cont^{-1} y las especificaciones consideradas. A: Las plántulas dispuestas de manera equidistante entre el margen y el centro del contenedor; B: la siembra de soja, luego del trasplante, en el centro del contenedor; C: Cuando la combinación de individuos EC-S y EC-R era 50:50, las plántulas se intercalaron y se rotuló sobre el margen del contenedor para identificar al individuo EC-R.

Mediciones de plantas y cálculos de índices.

A los 65 días después del trasplante, aproximadamente, tanto la soja como la maleza alcanzaron la madurez. En ese momento para cada planta (pl^{-1}) se midió la altura desde la base de la planta hasta la panoja más distante (ALT, cm) con una cinta métrica y se contaron los macollos primarios (MAC_1, $\text{N}^{\circ} \text{pl}^{-1}$; tallos principales), secundarios (MAC_2, $\text{N}^{\circ} \text{pl}^{-1}$; provenientes de los tallos principales) y terciarios (MAC_3, $\text{N}^{\circ} \text{pl}^{-1}$; provenientes de los secundarios), además de obtener el número total de macollos (MAC_t, $\text{N}^{\circ} \text{pl}^{-1}$). Luego se desgranaron las panojas en frascos de vidrio, se limpiaron y se cuantificó el número de semillas (NSE, $\text{N}^{\circ} \text{pl}^{-1}$), el peso de semillas (PSE, g pl^{-1}) y el peso de cien semillas (p100, g) se obtuvo con una balanza digital ($d=0,01\text{g}$). Finalmente, toda la parte aérea de la planta fue colocada en sobres de papel y llevadas a estufa a 52°C por 72h para pesar en la balanza y determinar la materia seca aérea (MSA, g pl^{-1}).

Con los datos de productividad individual (pl^{-1}) de cada conjunto EC-S y EC-R dentro de cada unidad experimental se calculó el promedio de ALT y P100 y la suma de MAC, MSA, NSE, PSE por contenedor (cont^{-1}). Con estos valores se estimaron los rendimientos relativos

(RR), los rendimientos relativos totales (RRT) y la agresividad (AGR) a través de las siguientes expresiones (Wit, 1960; McGilchrist y Trenbath, 1971; Harper, 1977):

$$(Ec. 6.1) \quad RR_a = \frac{R_{ab}}{R_{aa}} \quad \text{o} \quad RR_b = \frac{R_{ba}}{R_{bb}}$$

$$(Ec. 6.2) \quad RRT = RR_a + RR_b$$

$$(Ec. 6.3) \quad AGR = RR_a - RR_b$$

donde R_{ab} (o R_{ba}) es la productividad por contenedor de los individuos susceptibles (o resistentes) que crecieron en mezcla con los resistentes (o susceptibles) y R_{aa} (o R_{bb}) es la productividad por contenedor de los individuos susceptibles (o resistentes) que crecieron en monocultura.

Análisis estadístico.

Los datos de productividad individual fueron sometidos a un análisis de modelos lineales mixtos, a través de la expresión siguiente (Ec. 6.4):

$$(Ec. 6.4) \quad Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \gamma_k + \alpha\beta_{ij} + \alpha\gamma_{ik} + \beta\gamma_{jk} + \alpha\beta\gamma_{ijk} + \varepsilon_{ijk}$$

donde Y es la variable respuesta (productividad), μ es la media general, α_i es el efecto del iésimo tratamiento de densidad de *E. colona* (tres niveles), β_j es el efecto de la j-ésima combinación de individuos (cuatro niveles), γ_k es el efecto del k-ésimo nivel de soja (dos niveles), con sus respectivas interacciones dobles y triple, y ε_{ijk} es el error experimental. Dada la naturaleza del experimento, todos los tratamientos fueron considerados como efectos fijos. Debido a que no hubo diferencias entre los dos años experimentales, ambos grupos de datos fueron analizados en conjunto.

Para el análisis del rendimiento relativo total, si el $RRT=1$ hay plena competencia entre los individuos resistentes y susceptibles, mientras que si el RRT es significativamente mayor a 1,0 hay complementariedad de recursos y si RRT es significativamente menor que 1,0 sería un caso de amensalismo o mutuo antagonismo. Además, para el análisis de la agresividad, si $AGR>0$ la habilidad competitiva de los individuos susceptibles es mayor a la de los resistentes, mientras que si es igual a cero ambos individuos tendrán igual habilidad competitiva.

Para el estudio de la productividad total de los individuos (cont^{-1}) el análisis se hizo en función de la naturaleza de los individuos de *E. colona* de cada contenedor, es decir, los que contenían individuos EC-S, los que contenían individuos EC-R y la mezcla EC-S:EC-R, un total de tres niveles dentro del tratamiento denominado ‘combinación’. Para este análisis se particionaron los datos por los niveles de densidad y por la inclusión de soja, para comparar la naturaleza de los individuos y no las variaciones competitivas inter e intraespecíficas.

RESULTADOS

Productividad individual de *E. colona*.

La densidad de *E. colona* (α_i) y la soja (γ_k) fueron los únicos tratamientos que tuvieron un efecto significativo en todas las variables analizadas ($p < 0,05$) (tabla 6.1). Por una parte, el efecto de la densidad intraespecífica confirma los resultados alcanzados en el capítulo IV, en donde se determinó que la especie tiene un comportamiento densodependiente y debido a esto, los individuos manifiestan una amplia plasticidad en sus estructuras vegetativas (número de tallos, biomasa aérea), así como en las variables reproductivas (peso y número de semillas). Por otra parte, cuando se sembró soja se incrementó la productividad de la MSA, NSE y PSE ($p < 0,05$) de *E. colona* ($p < 0,05$), principalmente a las densidades de 2 y 4 pl cont^{-1} de *E. colona*, mientras que a 8 pl cont^{-1} no se hallaron diferencias significativas entre las variables estudiadas ($p > 0,05$).

Se observó que el tratamiento combinación de individuos EC-S o EC-R (β_j) no tuvo efectos significativos en las variables ALT, MSA y MAC. El ajuste de la biomasa aérea y el número de tallos, así como la altura de la planta, se presentaron fuertemente condicionados por la densidad poblacional. Sin embargo, la variación en el NSE, PSE y p100 fue significativamente favorable para los individuos EC-R (tabla 6.2).

Tabla 6.1. Efecto de tres niveles de densidad (DENS): 2, 4 y 8 plantas por contenedor (pl cont⁻¹), sin (O) y con (C) cultivo (CULT) en la altura (ALT), materia seca aérea (MSA), número de semillas (NSE), peso de semillas (PSE) y peso de cien semillas (p100) por planta (pl⁻¹) en función de la interacción significativa entre la densidad de plantas de *E. colona* y del cultivo de soja ($\alpha_i \times \gamma_k$). Debido a la interacción no significativa del número de macollos (MAC), se expresan los valores promedio para cada densidad de *E. colona*.

DENS	2 pl cont ⁻¹		4 pl cont ⁻¹		8 pl cont ⁻¹	
CULT	O	C	O	C	O	C
ALT (cm)	42,7 ^c	49,2 ^a	46,3 ^{ab}	48,0 ^a	42,4 ^c	44,5 ^{bc}
MSA (cg pl ⁻¹)	76 ^c	95 ^a	86 ^b	97 ^a	52 ^d	54 ^d
NSE (N° pl ⁻¹)	431 ^{bc}	476 ^a	391 ^c	454 ^{ab}	228 ^d	248 ^d
PSE (cg pl ⁻¹)	29 ^b	43 ^a	32 ^b	41 ^a	22 ^c	24 ^c
P100 (cg pl ⁻¹)	6,7 ^c	9,1 ^{ab}	8,5 ^b	9,3 ^{ab}	9,8 ^a	9,8 ^a
MAC (N° pl ⁻¹)	13 ^a		11 ^b		8 ^c	

La interacción entre la densidad de plantas de *E. colona* y la combinación de individuos S y R ($\alpha_i \times \beta_j$) fue significativa para las variables NSE y PSE, mientras que para P100 solo el efecto β_j fue significativo ($p < 0,05$). En primer lugar, el menor NSE producidas por individuo se observó a la densidad de 8 pl cont⁻¹, sin diferencias significativas entre los individuos EC-S y EC-R, tanto en individuos aislados como en consociación, entre valores de 225 y 250 semillas pl⁻¹ ($p > 0,05$). Los individuos que produjeron la mayor cantidad de semillas fueron los individuos EC-R a la densidad de 2 pl cont⁻¹, con un promedio entre 505 y 519 semillas pl⁻¹.

De la misma forma que el NSE, el menor PSE por individuo se observó a la densidad de 8 pl cont⁻¹, independientemente del origen de los individuos de *E. colona*. Sin embargo, en densidades de 2 y 4 plantas cont⁻¹ el mayor PSE se observó en los individuos EC-R que crecieron con otros individuos EC-R (R) o EC-S (R:S) (tabla 6.2). De acuerdo con lo anterior, los valores de P100 fueron mayores, también, para las semillas provenientes de las plantas R y R:S ($p < 0,05$).

Tabla 6.2. Efecto de tres niveles de densidad de *E. colona* (DENS): 2, 4 y 8 plantas por contenedor (pl cont⁻¹) y cuatro niveles de combinación entre individuos susceptibles (EC-S) y resistentes (EC-R) a glifosato: individuos EC-S que crecieron con otros individuos EC-S (S), EC-S que crecieron con EC-R (S:R), EC-R que crecieron con EC-S (R:S) y EC-R que crecieron con otros EC-R (R) en el número de semillas (NSE, Nro pl⁻¹) y el peso de semillas (PSE, cg pl⁻¹) por planta, en función de la interacción entre la densidad de plantas de *E. colona* y la combinación de EC-S y EC-R ($\alpha_i \times \beta_j$) y del peso de cien semillas (P100, cg 100⁻¹ semillas⁻¹) en función de β_j . Letras distintas indican diferencias significativas (LSD Fisher, $\alpha=0,05$).

	S				S:R				R:S				R			
	2	4	8		2	4	8		2	4	8		2	4	8	
NSE	347 ^d	408 ^{cd}	233 ^e		442 ^c	408 ^{cd}	251 ^e		519 ^a	420 ^c	225 ^e		505 ^{ab}	454 ^{bc}	425 ^e	
PSE	23,9 ^c	30,0 ^b	22,1 ^c		33,5 ^b	31,9 ^b	21,5 ^c		41,7 ^a	40,3 ^a	23,4 ^c		45,2 ^a	44,4 ^a	24,4 ^c	
P100		8,1 ^b				8,0 ^b				9,4 ^a					10,0 ^a	

Costo biológico asociado a la resistencia a glifosato en *E. colona*

Los resultados observados demostraron que no existe un costo biológico asociado a la resistencia a glifosato. Por el contrario, tal como se describió anteriormente la productividad de semillas (NSE y PSE) de los individuos EC-R fue superior a los EC-S (Figura 6.2). En tal sentido se observó que, a la densidad de 2 pl cont⁻¹ la soja provocó un aumento en el NSE de

46±14 semillas pl⁻¹ y en el PSE de 0,14±0,02 g pl⁻¹, mientras que a la densidad de 8 pl cont⁻¹ no se observaron diferencias entre los individuos que crecieron con (C) y sin (O) soja. Por otra parte, la diferencia entre 2 y 8 pl cont⁻¹ en el NSE fue de 28±14 y 202±17 semillas pl⁻¹ y en el PSE de 0,19±0,01 y 0,10±0,02 g pl⁻¹, cuando los individuos crecieron C y O, respectivamente.

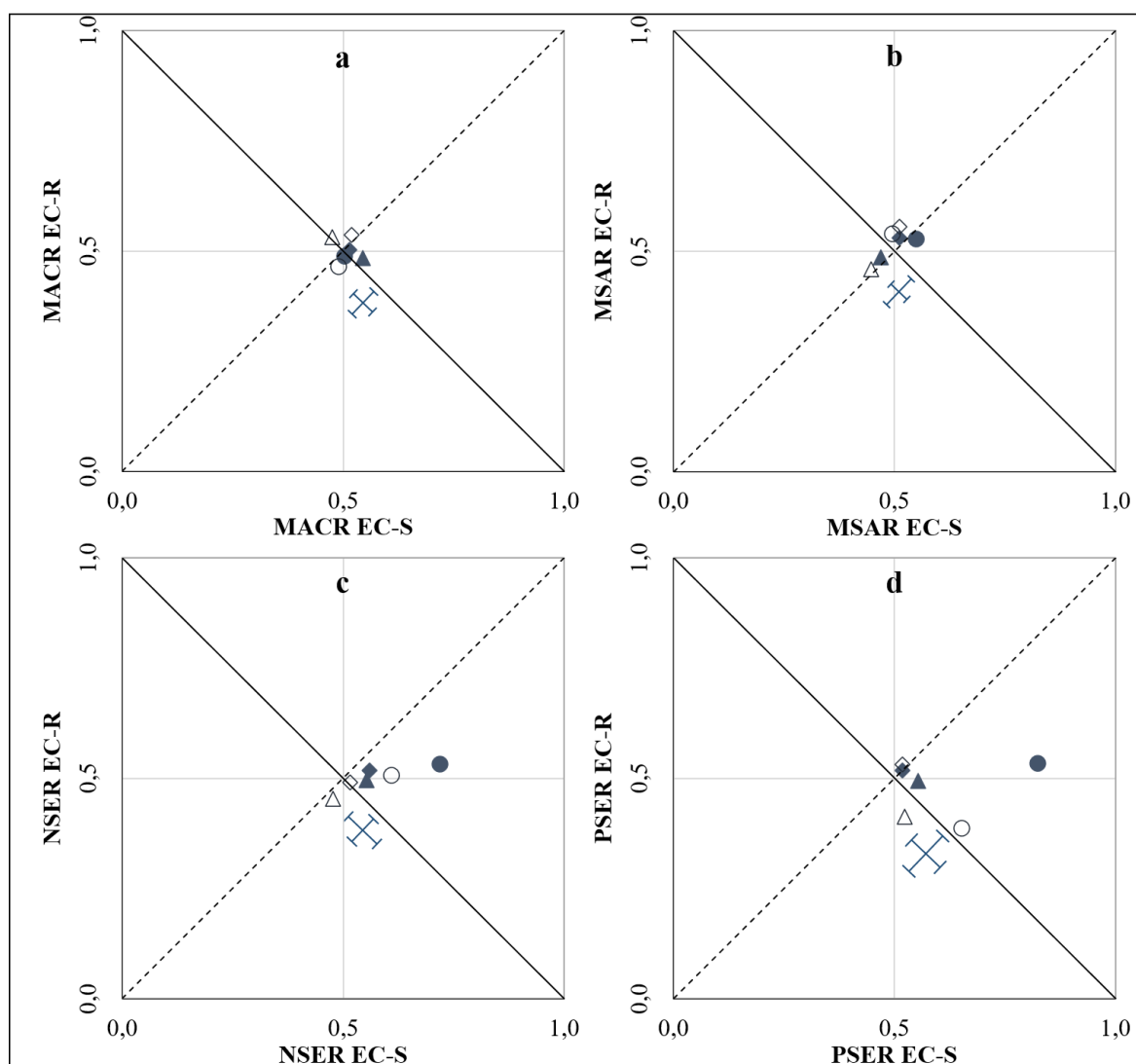


Figura 6.2. Análisis bivariado del rendimiento relativo propuesto por Snaydon y Satorre (1989) adaptado a las variables: a) número de macollos totales (MACR), b) materia seca aérea (MSAR), c) número de semillas (NSER) y d) peso de semillas (PSER) de *E. colona* susceptible (EC-S, eje de x) y resistente (EC-R, eje y) a glifosato a las densidades de 2 pl cont⁻¹ (círculos), 4 pl cont⁻¹ (triángulos) y 8 pl cont⁻¹ (rombos) que crecieron sin (símbolos vacíos) y con (símbolos llenos) el cultivo de soja. Nota: la recta diagonal entera representa a RRT=1,0 y la línea diagonal partida representa a AGR=0 para la proporción 50:50.

Rendimiento relativo y agresividad de *E. colona*

El análisis del índice de RRT adaptado a las variables MAC_T y MSA no mostró diferencias significativas ($p>0,05$), es decir, que el índice fue estadísticamente similar a 1,0 en los tres niveles de densidad (2, 4 y 8 pl cont⁻¹), tanto sin o con soja (O y C), lo cual indica que los individuos EC-S y EC-R crecieron en plena competencia (Figura 6.2). Las variables NSE y PSE presentaron diferencias significativas ($p<0,05$) solo para la densidad de 2 pl cont⁻¹ en presencia de la soja, donde los índices de RRT fueron 1,25 y 1,36, respectivamente, indicando que en estas condiciones existió una complementariedad de recursos, mientras que el resto de los tratamientos no fueron diferentes estadísticamente de 1,0.

Al igual que el RRT, en el análisis del índice de AGR se observó que tanto para el número de macollos totales como para la biomasa aérea de *E. colona* no existió una diferencia significativa en la habilidad competitiva entre los individuos EC-S y EC-R ($AGR\sim 0$). Sin embargo, la diferencia se observó en las variables NSE, donde a la densidad de 2 pl cont⁻¹ la $AGR=0,19$, y PSE, donde a la densidad de 2 pl cont⁻¹ el índice AGR fue de 0,29 y 0,26 cuando las plantas de *E. colona* crecieron con (C) y sin (O) soja (Figura 6.2). Los resultados indican que para estas condiciones los individuos EC-S tienen mayor habilidad competitiva que los EC-R ($p<0,05$).

Además del cálculo de los índices de RRT y AGR, estos se pudieron interpretar en la representación bivariada de la productividad de los individuos de EC-S y EC-R por contenedor a través de los rendimientos expresados en escala logarítmica (Figura 6.3). De las cuatro variables analizadas, no se observaron diferencias en MSA y NSE entre los individuos EC-S y EC-R según las proyecciones bivariadas (Figura 6.3b y 6.3c). En cambio, las diferencias se observaron en MAC_T sin soja a 4 pl cont⁻¹ (Figura 6.3a) y PSE a 2 y 4 pl cont⁻¹ con soja y a 8 pl cont⁻¹ sin soja (Figura 6.3d). En estos cuatro casos en donde se observaron diferencias, la productividad de los individuos EC-R fue superior a los EC-S, explicada por las diferencias de las áreas de confianza ($\alpha=0,05$).

Productividad poblacional de *E. colona* susceptible y resistente a glifosato

La densidad de *E. colona* tuvo un efecto estadísticamente significativo en todas las variables estudiadas ($p<0,05$), igual a lo que se observó en la productividad individual y relativa descrita anteriormente. Sin embargo, la soja tuvo incidencia significativa en MSA, NSE y PSE

($p < 0,05$) y no así en el MAC_T ($p > 0,05$). Dado que se evaluó la productividad por contenedor, el número de MAC_T se relacionó únicamente con la densidad poblacional, sin diferencias entre los individuos EC-S y SC-R.

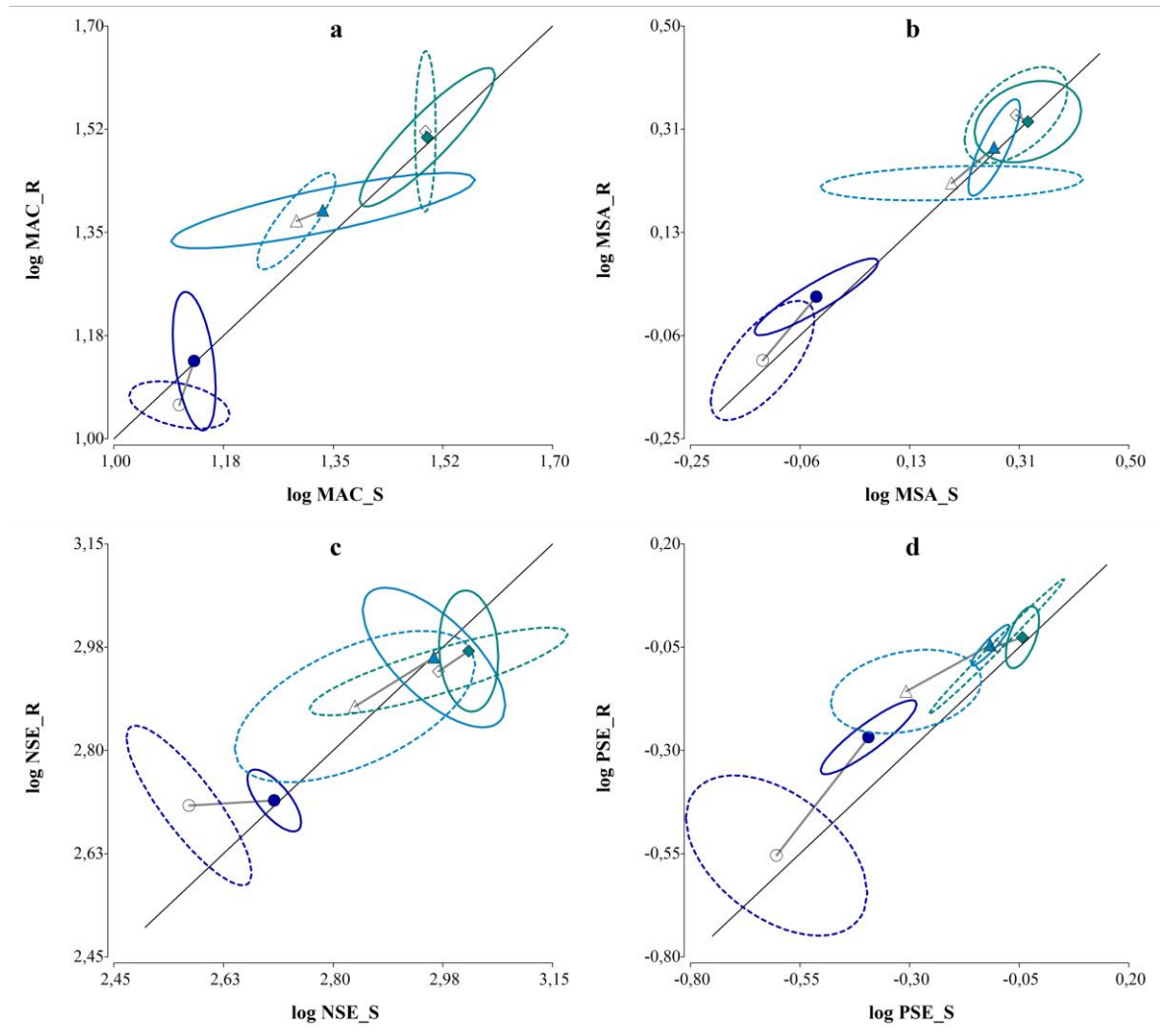


Figura 6.3. Análisis bivariado basado del rendimiento por superficie en escala logarítmica propuesto por Snaydon y Satorre (1989), adaptado a las variables: a) número de macollos totales (MAC cont⁻¹), b) materia seca aérea (MSA cont⁻¹), c) número de semillas (NSE cont⁻¹) y d) peso de semillas (PSE cont⁻¹) de *E. colona* susceptible (_S, eje x) y resistente (_R, eje y) a glifosato a las densidades de 2 pl cont⁻¹ (círculos), 4 pl cont⁻¹ (triángulos) y 8 pl cont⁻¹ (rombos) que crecieron sin (símbolos vacíos) y con (símbolos llenos) una planta de soja. Nota: la recta diagonal entera representa la igualdad de la variable entre los individuos S y R y las elipses representan el área de confianza de la comparación bivariada del 95%.

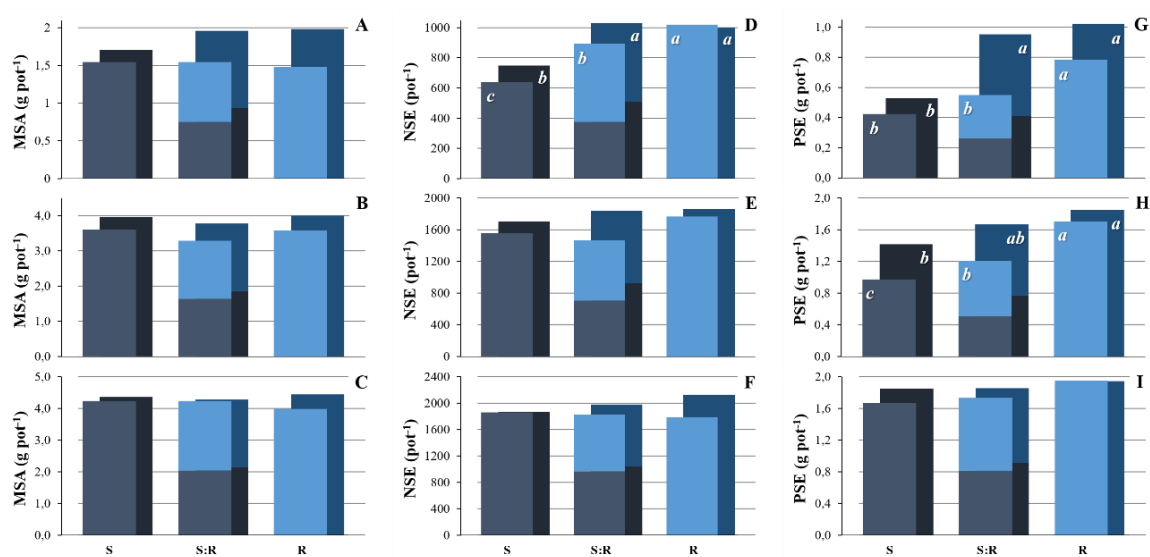


Figura 6.4. Productividad promedio de materia seca aérea (MSA) (A, B y C), número de semillas (D, E y F) y peso de semillas (G, H e I) de *E. colona* a la densidad de (arriba hacia abajo) 2, 4 y 8 plantas cont^{-1} , para los individuos susceptibles (S, color azul), resistentes (R, color celeste) y la mezcla (S:R), cuando crecieron solos (barras frontales) o con el cultivo de soja (barras traseras). Letras distintas indican diferencias significativas para la combinación entre individuos S y R (LSD Fisher, $\alpha=0,05$).

La variación de la $\text{MSA } \text{cont}^{-1}$ fue explicada por la densidad y la soja, independientemente de la naturaleza respecto a la respuesta a glifosato (β_j) (Figura 6.4). La diferencia que se observó en la comparación de EC-S y EC-R fue en el NSE y el PSE a 2 pl cont^{-1} y en el PSE a 4 pl cont^{-1} ($p < 0,05$). La tendencia de estas variables es que, al incrementarse la densidad poblacional hasta 8 pl cont^{-1} , se alcanza un valor máximo de productividad, ya sea MSA, NSE y PSE, en donde no se detectan diferencias entre EC-S y EC-R (β_j) ni la presencia de soja (γ_k) ($p > 0,05$).

DISCUSIÓN

Diferencia en la productividad individual de *E. colona*

Al analizar las variables y sus interacciones en la determinación de las estructuras aéreas vegetativas se observó que la densidad de plantas de *E. colona* es taxativamente el factor principal en el ajuste de la productividad individual, ya sea para determinar la altura de plantas,

como así también la materia seca aérea y el número de macollos. Entonces, estos rasgos al no ser estáticos y mostrar variaciones frente a la presencia de un vecino concuerda con lo descripto por varios autores (Berg y Ellers, 2010; Bennett et al., 2016) y, además, no se ven afectados por el grado de susceptibilidad a glifosato.

Debido a que no se observó una interacción negativa entre la soja y *E. colona* sino que, por el contrario, la soja produjo mayormente un incremento de todas variables medidas a la densidad de 2 pl cont⁻¹, los resultados de este trabajo no coinciden con las observaciones de estudios recientes, donde se evidenció que en la competencia entre *E. colona* con los cultivos de poroto (Mutti et al., 2019), soja (Matloob y Chauhan, 2021) o arroz (Aminpanah et al. 2012) existe una reducción considerable en la productividad de la maleza. Considerando que el agua y la luz no fueron factores restrictivos en este experimento, que las semillas de soja estaban inoculadas y la disponibilidad de nitrógeno inicial (11,8 ppm N-NO₃), esta diferencia podría estar relacionada a que *E. colona* estaría obteniendo el recurso en mayor medida mientras que la soja estaría supliendo esa deficiencia en base a la fijación biológica.

Si bien se observó que la densidad fue el factor determinante para el ajuste de la productividad individual de todas las variables analizadas y que una planta de soja mejora o mantiene esta productividad, la diferencia entre EC-S y EC-R se observó en el número y peso de las semillas, significativamente a 2 pl cont⁻¹, y en el p100, en todos los casos favoreciendo a los individuos resistentes. En cuanto a la producción de semillas por planta, los resultados coinciden con lo observado por Shrestha et al. (2018) quienes describieron que los individuos resistentes producen mayor cantidad de semillas y que, al aumentar el grado de restricción al acceso de recursos, la producción de los individuos susceptibles y resistentes no difiere significativamente.

La penalidad biológica de la resistencia a glifosato

Las diferencias entre las muestras de poblaciones heterogéneas caracterizadas como EC-S y EC-R demostraron que no existe un costo biológico asociado a la resistencia a glifosato en *E. colona* bajo los términos aquí experimentados, con lo cual estos hallazgos no concuerdan con lo propuesto por Scott et al. (2006). No obstante, Vila-Aiub et al. (2019) iniciaron el cuestionamiento de que el costo biológico de la resistencia a glifosato puede ser variable puesto

que, dependiendo del mecanismo de resistencia involucrado y su grado de especificidad, podría implicarle a la planta un mayor o menor gasto energético.

Dado que la presencia de soja incrementó el número y peso de semillas en las plantas EC-R, estos resultados no concuerdan con lo propuesto por Barroso et al. (2022) quienes identificaron que, además de una reducción de la actividad catalítica en la enzima EPSPS (sitio de acción del glifosato), este costo se puede exacerbar ante la presencia de soja y se puede alcanzar una disminución del beneficio de la resistencia (*fitness* relativo) hasta un 99%, lo cual limitaría de manera sustancial la evolución de biotipos resistentes.

Estos resultados, entonces, corroboran lo planteado por Vila-Aiub et al. (2009) quienes sostuvieron que los costos biológicos de la resistencia a herbicidas no son universales. En tal sentido, Mollaei et al. (2020) observaron que los biotipos S produjeron mayor biomasa aérea que los R en condiciones no limitantes, mientras que Mutti et al. (2019) no hallaron diferencias entre los individuos S y R, Shrestha et al. (2018) observaron que los individuos del biotipo R fueron más competitivos y produjeron más semillas y biomasa que los biotipos S, bajo condiciones de estrés ambiental (salino e hídrico) y bajo competencia intraespecífica.

Competitividad de los individuos de *E. colona* susceptibles y resistentes a glifosato

Se observaron mayormente situaciones de plena competencia ($RRT=1,0$), es decir, que los individuos EC-S y EC-R solos o en mezcla, con o sin soja, podrían hacer uso de los recursos con la misma intensidad. Esto es factible debido a que se tratan de individuos de la misma especie y en situaciones de competencia intraespecífica con plantas de igual tamaño, se podría describir una relación de competencia simétrica (Weiner, 1990; Schwinning y Fox, 1995).

Sin embargo, las variables NSE y PSE a la densidad de 2 pl cont^{-1} mostraron diferencias significativas para los individuos susceptibles y resistentes a glifosato ($p<0,05$), donde en el RRT fue estadísticamente superior a 1,0. Esta situación, caracterizada por una complementariedad de recursos, puede deberse a que 2 plantas por contenedor creciendo consociadas con la soja, los recursos no resultaron ser una limitante en la formación y llenado de semillas para los individuos de *E. colona*.

Por su parte la mayor habilidad competitiva de los EC-S en la determinación del NSE y PSE, a la densidad de 2 pl cont^{-1} con una planta de soja, radica en que la reducción del

rendimiento relativo cuando crecen en la mezcla es significativamente superior al 50% ($p < 0,05$), mientras que en los EC-R la reducción es significativamente proporcional ($\sim 50\%$). Estos resultados fueron posibles de visualizar en el diagrama bivariado, tal como describieron Snaydon y Satorre (1989).

Determinación de la productividad poblacional

El ajuste que realizan los individuos de *E. colona* conduce a que la productividad final por área sea fuertemente dependiente de la densidad, tal como se discute en esta tesis. Por esta razón es que a la densidad de 8 pl cont^{-1} no se observan diferencias significativas entre los individuos EC-S y EC-R, solos o en mezcla, con o sin soja. De las variables analizadas, el número de macollos totales por contenedor es la que menos variación presentó en términos relativos. Esto coincide con las observaciones de Fisher et al. (1997) quienes señalaron que, incluso cuando *E. colona* crece con cultivares de arroz de mayor competitividad, el número de macollos se puede establecer a partir de los 60 días de la emergencia de la maleza y mantenerse constante durante el ciclo de vida.

Al considerar poblaciones heterogéneas -conformadas por EC-S, EC-R o mezclas de ellos- autores como Mahajan et al. (2020) señalan que el comportamiento del crecimiento y la producción de semillas en *E. colona* es independiente del grado de resistencia a glifosato. Sin embargo, esta afirmación coincide parcialmente con los hallazgos en este capítulo puesto que a la máxima densidad evaluada (8 plantas cont^{-1}) no se registraron diferencias entre los individuos EC-S y EC-R, solos o en mezcla, mientras que a las menores densidades evaluadas los individuos EC-R presentaron una mayor producción de semillas, tanto del número como del peso.

Dado que tanto MAC_T como MSA por contenedor no presentaron diferencias entre los individuos EC-S y EC-R creciendo solos o en mezcla, sumado a que el NSE fue superior en individuos EC-R a la densidad de 2 pl cont^{-1} mientras que en las otras densidades evaluadas no presentaron diferencias y que el PSE, también, fue estadísticamente superior para los individuos EC-R a 2 y 4 pl cont^{-1} mientras que a 8 pl cont^{-1} no presentaron diferencias, estos resultados no concuerdan con las observaciones de Mollaei et al. (2020) quienes describieron que la altura y el número de hojas, macollos y panojas de un EC-S fue superior a todas las poblaciones de EC-R evaluadas.

CONCLUSIÓN

De acuerdo con las condiciones experimentadas la resistencia al herbicida glifosato no implicó un costo biológico en la producción de tallos, materia seca aérea, número y peso de semillas, razón por la cual se rechaza la primera hipótesis planteada. Esta característica de resistencia no implicó una penalidad en la productividad, sino por el contrario, los individuos resistentes al herbicida produjeron un mayor número y peso de semillas que los susceptibles, principalmente a bajas densidades.

Aunque la producción de semillas fue mayor en individuos resistentes, tanto en la monocultura como en la mezcla, la pérdida relativa que se dio por la competencia indicó que los individuos susceptibles tuvieron una mayor habilidad competitiva, por lo cual se acepta la segunda hipótesis. Esta característica se relacionó con que a 2 plantas por contenedor y ante una planta de soja, existió una complementariedad de recursos, mientras que en el resto de las situaciones evaluadas se trató de plena competencia, con lo cual se acepta parcialmente la tercera hipótesis.

Dado que la soja logró mejorar significativamente la productividad de *E. colona* principalmente a la densidad más baja evaluada, o bien logró un incremento no significativo o al menos a mantuvo la productividad de los individuos de *E. colona* en el resto de las densidades evaluadas, se rechaza completamente la cuarta hipótesis planteada. Esto permite inducir que la consideración del cultivo de soja para un manejo cultural debería ser cuidadosamente analizada en virtud de la ventaja que podría resultar para la maleza.

Capítulo VII.

**MODELO DE EMERGENCIA DE PLÁNTULAS BASADO EN
EL TIEMPO TÉRMICO PARA OPTIMIZAR EL USO DE
HERBICIDAS PREEMERGENTES EN EL CONTROL DE
Echinochloa colona EN MAÍZ Y SOJA**

Los resultados de esta etapa experimental han sido publicados en la revista *Italian Journal of Agronomy*, en un manuscrito titulado: '*Junglerice (Echinochloa colona L.) seedling emergence model as a tool to optimize pre-emergent herbicide application*' [Modelo de emergencia de capín (*Echinochloa colona* L.) como herramienta para optimizar la aplicación de herbicidas preemergentes].

RESUMEN

Capín (*Echinochloa colona*) es una de las malezas más problemáticas del mundo, causante de grandes pérdidas económicas como resultado de la pérdida de rendimiento y el incremento del costo de control. Teniendo en cuenta que esta maleza puede emerger durante aproximadamente cinco meses (desde septiembre a enero), y considerando que la reducción del uso de herbicidas es clave en los actuales sistemas de producción extensivos, el presente estudio se condujo con el objetivo de determinar el momento óptimo para la aplicación de un herbicida preemergente que alcance la máxima eficiencia y eficacia en el control de malezas. Los experimentos se llevaron a cabo desde agosto de 2016 hasta enero de 2021 en Pergamino, provincia de Buenos Aires, Argentina, usando un modelo doble-logístico de emergencia de plántulas de *E. colona*. Se aplicó biciclopirone más s-metolaclor, clomazone y piroxasulfone más saflufenacil en diferentes momentos entre 92 y 478 grados días (°C d). Se observó que una única aplicación entre 348 y 399 °C d reduce la emergencia de *E. colona* entre un 85-99%, dependiendo del herbicida utilizado. Tal reducción en la emergencia de plántulas podría, en combinación con un cultivo competitivo y dentro de un sistema de producción sustentable, ser una estrategia conveniente para proveer una significativa supresión de malezas en el campo. Los resultados del presente estudio llevan a la conclusión de que el uso de modelos predictivos para aplicaciones de herbicidas preemergentes permite un uso eficaz de herbicidas y logra reducir las cantidades utilizadas, así como los riesgos de seleccionar poblaciones de *E. colona* resistentes a herbicidas.

INTRODUCCIÓN

La efectividad de los diferentes herbicidas ha disminuido en los últimos años a causa de la evolución de la resistencia en distintas especies de malezas, planteando la necesidad de avanzar en un abordaje integral del manejo de malezas (Chauhan, 2020). Sin embargo, el empleo de herbicidas como la principal solución a los numerosos problemas derivados del control de malezas continúa incrementándose, lo que hace que su uso sea una práctica menos rentable económicamente y con un impacto negativo en el medio ambiente (Stewart et al., 2011).

Por un lado, los impactos negativos causados por el uso indiscriminado de herbicidas son los principales factores que afectan drásticamente el medio ambiente, la seguridad agroalimentaria y la salud humana (Zhu et al., 2020) y, por otro lado, la pérdida de susceptibilidad de las malezas al control con herbicidas (Beckie, 2020). Es por esto que resulta necesario implementar cambios para racionalizar el manejo de malezas poniendo el foco de atención en el uso sostenible de herbicidas para reducir no solo su uso sino también los impactos negativos que tienen en la comunidad y el medio ambiente. El conocimiento de la biología de las malezas permitiría, por ejemplo, determinar el momento crítico para el control y contribuir con la reducción del uso de herbicidas (Nazarko et al., 2005).

En comparación con aplicaciones múltiples de herbicidas de acción foliar durante un ciclo agrícola, una única aplicación incluyendo herbicidas preemergentes no solo reducen el impacto ambiental, sino que también mejoran la rentabilidad y eficacia del control de malezas (Wiles, 2004). Los modelos de emergencia de plántulas se pueden utilizar como herramientas para optimizar el uso de herbicidas dentro de un sistema de soporte de decisión (SSD) (González-Andújar et al., 2011). A pesar de numerosas investigaciones sobre el desarrollo de modelos de emergencia de plántulas (Forcella et al., 2000; Grundy, 2003; González-Andújar et al., 2016), aún no se han adoptado para el control de malezas debido a la complejidad del ajuste y la naturaleza de los datos necesarios para su predicción (Grundy, 2003). No obstante, existen modelos de emergencia de plántulas basados en la temperatura del aire que son simples y sencillos de usar con una bondad de ajuste aceptable y precisión en la predicción (Myers et al., 2004; De Corby et al., 2007; Izquierdo et al., 2009).

Entre las malezas, capín (*Echinochloa colona* L. Link) es considerada una de las especies más importantes del mundo (Rao et al., 2007; Peerzada et al., 2016). En Argentina, se la ha mencionado como una de las más predominantes en los campos de monocultivo de soja (Principiano y Acciaresi, 2017), la cual presenta un ciclo de emergencia de aproximadamente cinco meses, de septiembre a enero. Es por esto que para el control químico se requiere de tres a cinco aplicaciones de herbicidas por ciclo de cultivo, incluidos los herbicidas glifosato e inhibidores de la enzima acetil CoA carboxilasa (ACCase) (Principiano y Acciaresi, 2017).

Una de las dificultades para el control químico de malezas con un amplio período de emergencia se encuentra en la determinación del momento de la aplicación del herbicida. De esta manera, Schwinghamer y Van Acker (2008) reportaron que para controlar *Kochia* (*Kochia scoparia*) se requieren aplicaciones de herbicidas no selectivos antes de la siembra del cultivo, dado que en el inicio de la emergencia las plántulas presentan una mayor susceptibilidad y, aun así, son necesarias aplicaciones en postemergencia. Para evitar sucesivas aplicaciones Bürger et al. (2008) plantearon la optimización del uso de herbicidas para lograr la máxima eficiencia con una “mínima cantidad necesaria”.

Considerando que la reducción del uso de herbicidas es una acción ineludible en la intensificación actual de los sistemas agrícolas, el presente estudio plantea que es posible lograr un control aceptable de la maleza mediante una única aplicación de herbicidas preemergentes. Así, la aplicación oportuna de herbicidas podría ayudar en gran medida a i) optimizar los programas de aplicación de herbicidas, ii) lograr la mayor eficiencia y eficacia de uso, y iii) reducir el número de intervenciones durante el ciclo de crecimiento del cultivo. En el presente estudio se probó un modelo de emergencia de plántulas de *E. colona* (esta tesis) para evaluar su potencial aporte para optimizar la aplicación de herbicidas preemergentes.

HIPÓTESIS

La hipótesis de trabajo fue que es posible emplear un modelo predictivo de la emergencia de plántulas de *E. colona* basado en la temperatura media del aire para determinar el momento de máxima efectividad y eficiencia para la aplicación de una mezcla de herbicidas de acción foliar y residual, obteniendo la mayor reducción del número de plántulas emergidas y con la máxima duración del período de residualidad del tratamiento herbicida.

OBJETIVOS

El presente estudio se llevó a cabo para determinar el momento de mayor éxito en el control foliar y residual para la aplicación de glifosato en mezcla con biciclopirone más s-metolaclor, en el cultivo de maíz, y clomazone y piroxasulfone más saflufenacil, en el cultivo de soja, para lograr la máxima efectividad y eficiencia herbicida en el control de *E. colona* y poder predecir la intervención mediante un modelo de emergencia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los experimentos se llevaron a cabo entre septiembre de 2016 y enero de 2021 en el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) (Pergamino, provincia de Buenos Aires, Argentina, 33,95° S, 60,57° O, 56 msnm). Debido a la rotación de cultivos, los experimentos para el cultivo de maíz se realizaron en las campañas 2016/17 y 2017/18 y para el cultivo de soja en 2018/19 y 2020/21. Por tanto, los tratamientos con herbicidas se repitieron dos veces para cada cultivo.

Diseño experimental

El experimento se llevó a cabo con un diseño de bloques completos al azar con un arreglo de parcelas divididas, con dos factores (parcela mayor y subparcela) y tres repeticiones. El factor “momento de la aplicación” correspondió a la parcela mayor, determinado por cuatro ($i=4$) y cinco ($i=5$) niveles para maíz y soja, respectivamente. El factor “tratamiento” correspondió a la subparcela, determinado por dos ($j=2$) y tres ($j=3$) niveles para maíz y soja, respectivamente. Los dos niveles del efecto “tratamiento” en maíz estuvieron determinados por una mezcla de herbicidas y un control sin herbicidas, mientras que para soja fueron tres niveles, determinados por dos mezclas de herbicidas y un control sin herbicida.

Inicialmente, se programaron cuatro momentos de aplicación ($i=4$) para las dos primeras campañas en 2016/17 y 2017/18 (maíz). Sin embargo, el cuarto momento de aplicación de la campaña 2017/18 no fue considerado debido a que se realizó después de 510 °C d y no se controló ninguna de las malezas emergidas correspondientes. En vista de esto, se programaron cinco momentos de aplicación ($i=5$) antes de 500 °C d para las últimas dos campañas (soja). La

primera aplicación de saflufenacil más piroxasulfone en 2018 no se consideró porque se perdieron repeticiones por razones ajenas al experimento (daño por animales).

Aplicación de herbicidas

Los herbicidas (tabla 7.1) se aplicaron con un aspersor experimental de aire comprimido (1,7 bar) en las subparcelas de 15 m de largo por 2 m de ancho. Se utilizó un volumen de pulverización de 115 l ha⁻¹ y seis boquillas de abanico plano 8001 espaciadas a 33,3 cm. Con el fin de controlar a las malezas emergidas al momento de la aplicación, se añadió a la mezcla del pulverizador una sal de glifosato potásico a 860 g e.a. ha⁻¹.

Tabla 7.1. Herbicidas utilizados, ingrediente activo (Herbicida) y dosis aplicada (Dosis, i.a. ha⁻¹) en cada campaña de maíz (2016/17 y 2017/18) y soja (2018/19 y 2020/21). Pergamino, Argentina.

Cultivo	Herbicida	Dosis (ia ha ⁻¹)
Maíz	bicyclopyrone	200 g
	+ s-metolaclo	+ 960 g
	+ glifosato	+ 860 g
Soja	clomazone	720 g
	+ glifosato	+ 860 g
	piroxasulfone	170 g
	+ saflufenacil	+ 31,5 g
	+ glifosato	+ 860 g

Los herbicidas fueron aplicados en diferentes momentos del período de emergencia estimados con el modelo predictivo (Ec. 7.1) ajustado en el área de estudio (esta tesis). El primer tratamiento para cada temporada se aplicó el 21/9/16, 25/9/17, 30/9/18 y 28/9/20. La última aplicación se definió con la estimación del modelo para el 90% de la emergencia de plántulas (430 °C d). Con la fecha de la primera y última aplicación definida, las restantes aplicaciones se distribuyeron de manera homogénea dentro del período (Figura 7.1).

$$(Ec. 7.1) \quad EM = 47,42 + \frac{52,04}{1+1,39*e^{(-0,04*(GDD-123,3))}} - \frac{52,04}{1+7,8*e^{(0,0099*(GDD-486,0))}}$$

En este modelo no lineal, el inicio de la suma del tiempo térmico fue entre fines de agosto y

principio de septiembre, cuando se registró la temperatura media del aire más baja, por debajo de la temperatura base (10 °C).

Las aplicaciones de los herbicidas se programaron de acuerdo con el tiempo térmico, calculado como grados día de crecimiento (°C d), utilizando pronósticos de temperatura (SMN, 2021). Posteriormente, los °C d se calcularon con los datos de temperatura real del aire proporcionados por la estación de Agrometeorología de la EEA INTA Pergamino. La suma de tiempo térmico comenzó el 21 de agosto en 2016, 20 de agosto en 2017, 31 de agosto en 2018 y 2 de septiembre en 2020.

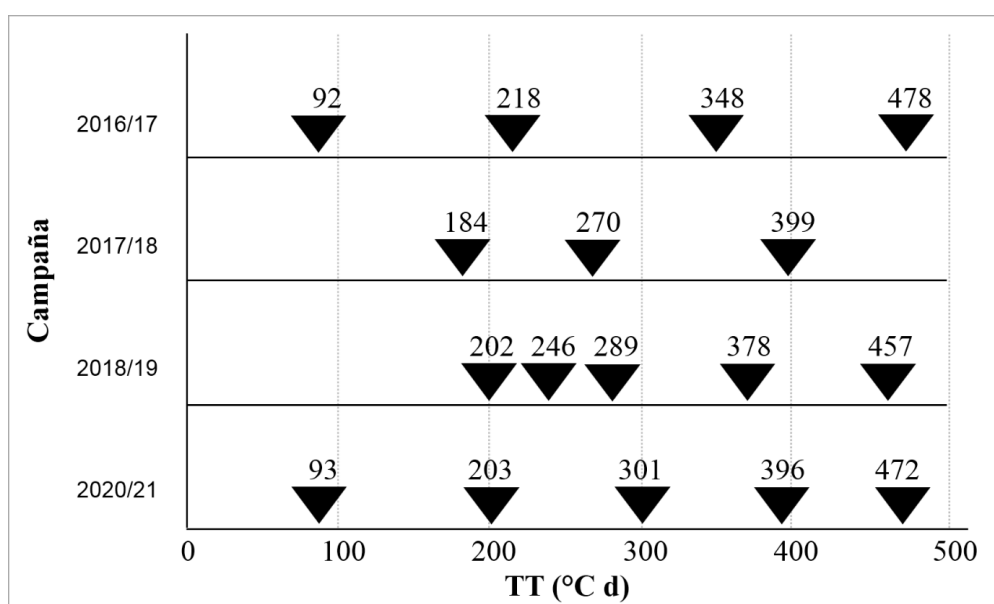


Figura 7.1. Aplicación de los herbicidas (triángulos) en diferentes momentos de tiempo térmico (TT, °C d) de acuerdo con el modelo doble logístico basado en la temperatura del aire de emergencia de plántulas de *E. colona* (esta tesis). Biciclopirone más s-metolaclor para cada campaña de maíz (2016/17 y 2017/18) y clomazone y piroxasulfone más saflufenacil para cada campaña de soja (2018/19 y 2020/2021).

Siembra de los cultivos

Durante los experimentos se cultivaron maíz y soja resistentes a glifosato bajo un sistema de labranza cero. El manejo del cultivo fue similar todos los años, es decir, se aplicó un herbicida foliar en agosto, posteriormente se aplicaron los herbicidas mencionados en los diferentes momentos, sembrándose los cultivos a principios de diciembre. La siembra de cultivos se realizó en la mitad trasera de las subparcelas para evitar la alteración directa de la

sembradora en el recuento de plántulas. El maíz y la soja se sembraron a densidades de 8,5 plantas m⁻² y 32 plantas m⁻², respectivamente, y con un espaciamiento de hileras de 0,70 m y 0,52 m, respectivamente.

Recuentos de plántulas

Las plántulas emergidas de *E. colona* se contaron cada 15 días por triplicado, en tres sectores permanentes de 0,5 m x 0,35 m ubicadas al azar dentro de la mitad delantera de las parcelas. Después de cada recuento, las plantas se eliminaron cuidadosamente con una alteración mínima del suelo. En las parcelas no tratadas, el recuento comenzó a principios de septiembre, al comienzo del período de emergencia (esta tesis), mientras que, en las parcelas tratadas con los herbicidas, el recuento comenzó después de cada aplicación.

Emergencia relativa acumulada y período de control efectivo

La emergencia relativa acumulada (EM) se obtuvo mediante la siguiente ecuación (Ec. 7.2):

$$(Ec. 7.2) \quad EM_i = \frac{\sum(E_0..E_i)}{E_n} \cdot 100$$

donde EM_i es la emergencia relativa acumulada (%) al momento i , E es el número de plántulas desde el inicio (E_0) hasta el momento i (E_i), y E_n es el número total de plántulas emergidas en el sector correspondiente de la subparcela sin la aplicación de los herbicidas.

El período de control efectivo (CE), que es la cantidad de tiempo en el que la maleza se controla mediante la aplicación de herbicidas de acción foliar y residual, se calculó como la suma del tiempo térmico desde el inicio del ciclo de emergencia hasta la emergencia de nuevas plántulas después de la aplicación del herbicida (Figura 7.2), es decir, cuando finaliza el período de residualidad.

Análisis estadístico

Se analizaron los datos correspondientes a los diferentes momentos de aplicación de cada herbicida. Esto se debió al hecho de que el objetivo no se centró en determinar qué herbicida realizaba el control más efectivo, sino en determinar qué momento era el mejor para la aplicación de cada herbicida en el control de plántulas de *E. colona*. Por lo tanto, como en el presente estudio se incluyeron diferentes herbicidas y cultivos, y teniendo en cuenta una

interacción significativa entre el momento de aplicación y el año, los datos recopilados se analizaron por herbicida y por año en forma separada.

Para evaluar el efecto del momento de aplicación en la EM, se ajustó un Modelo Lineal Generalizado (MLG) mediante un diseño de medidas repetidas. El factor momento de aplicación, el factor tiempo como °C d y la interacción entre ellos se incluyeron como efectos fijos, mientras que la repetición y el momento de aplicación se consideraron efectos cruzados aleatorios (Di Rienzo et al. 2017).

Los valores de CE se analizaron mediante ANOVA de una vía, ya que solo se consideró el momento de la aplicación. Las medias se diferenciaron mediante la prueba de LSD ($p < 0,05$). Se comprobaron los supuestos de homogeneidad y normalidad de la varianza. Los análisis se realizaron utilizando el software estadístico InfoStat ver. 2020p (Di Rienzo et al., 2020).

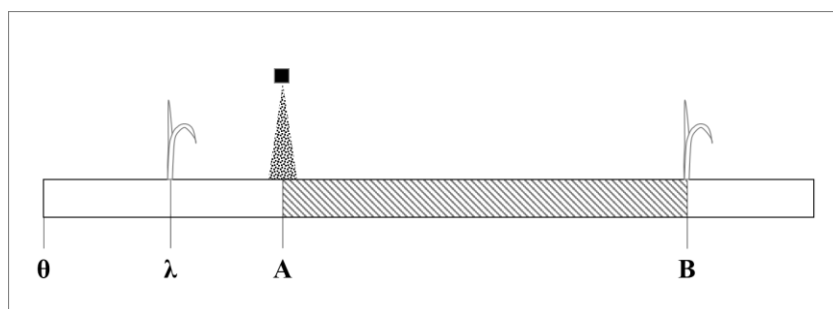


Figura 7.2. Diagrama del período de control efectivo (CE) calculado desde el comienzo de la suma del tiempo térmico (θ) hasta la emergencia de nuevas plántulas (B), incluyendo el inicio de la emergencia de plántulas (λ) y el momento de la aplicación del herbicida (A).

RESULTADOS

Durante el período experimental, en septiembre de 2016 (33 mm) y de 2018 (32 mm) se registraron los menores valores de precipitación ($\alpha=0,05$) con respecto al promedio de los últimos diez años (63 mm), mientras que diciembre fue el mes con mayor registro pluviométrico que el promedio de los últimos diez años (115 mm), siendo significativo ($\alpha=0,05$) en 2016 (277 mm) y 2018 (236 mm), excepto el último ciclo experimental (2020) en el que la precipitación mensual fue de 38 mm. En cuanto a las diferencias en la temperatura media mensual con

respecto al promedio de los últimos diez años ($\alpha=0,05$), agosto fue superior en 3,0 °C, tanto en 2017 como en 2020, mientras que noviembre de 2017 fue 3,3 °C más frío (Figura 7.3).

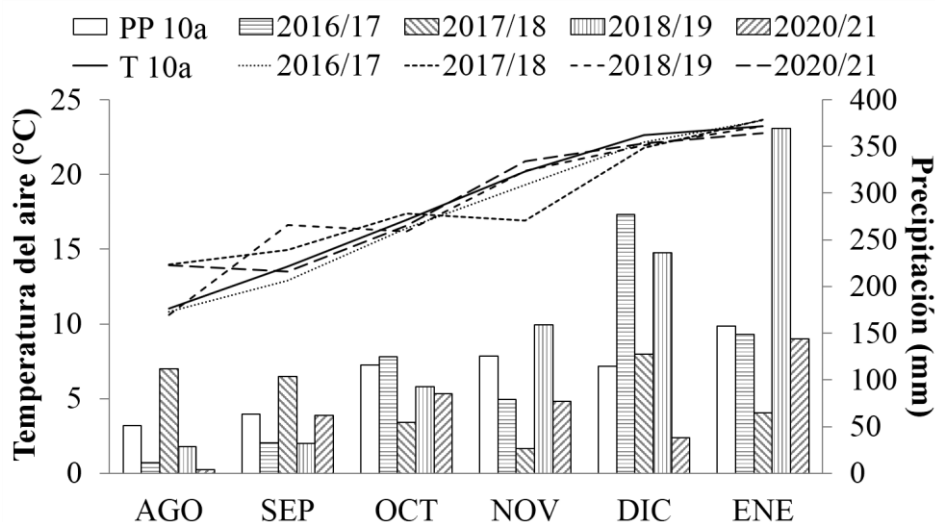


Figura 7.3. Valores de la temperatura media mensual del aire (líneas, °C) y precipitaciones mensuales (barras, mm) desde agosto a enero para las cuatro campañas de estudio (2016/17, 2017/18, 2018/19 y 2020/21) y el promedio de los últimos diez años (PP/T 10a, 2006/07-2015/16). Pergamino, Argentina.

Emergencia relativa acumulada (EM) y período de control efectivo (CE)

Biciclopirona y s-metolaclor

La máxima eficiencia de biciclopirona más s-metolaclor más glifosato se logró a los 348 °C d en 2016/17, debido a la menor EM observada (2%) (Figura 7.4). Se encontró que este momento de aplicación fue diferente al resto de los momentos evaluados ($p<0,05$). En 2017/18 con la aplicación de esta mezcla a los 399 °C d solo se registró un 3% de la emergencia de plántulas. Además, en ambos momentos de aplicación (348°C d y 399°C d) se alcanzaron los valores máximos de CE (1282 °C d en 2016/17 y 993 °C d en 2017/18) (Figura 7.5).

Piroxasulfona y saflufenacil

En 2018/19 no se observaron diferencias entre los momentos de aplicación de ambos herbicidas con glifosato a los 378 o 457 °C d, puesto a que las parcelas mostraron un promedio de entre 4 y 5% de emergencia acumulada de plántulas (Figura 7.6). Estos momentos de aplicación también mostraron la CE más alta para la campaña en cuestión (998 y 913 °C d,

respectivamente) (Figura 7.7). En otros momentos de aplicación, la EM fue superior al 35% y el CE fue de 678 °C d. En la campaña 2020/21, el mayor control de plántulas se observó en las parcelas aplicadas a los 396 °C d, donde la emergencia de plántulas fue en promedio de 4% y el CE fue de 1092 °C d. También se observó una EM superior al 18% y un CE inferior a 405 °C d, lo que indica que la aplicación de estos dos herbicidas no fue eficaz antes de 396 °C d (Figura 7.6-7).

Clomazone

El mayor control de *E. colona* se observó cuando se aplicó clomazone más glifosato a los 457 y 472 °C d en las campañas 2018/19 y 2020/21, respectivamente. Asimismo, la emergencia acumulada de las plántulas en estas parcelas fue del 15% (Figura 7.8) y el CE fue de 913 y 770 °C d en ambas campañas, respectivamente (Figura 7.9). Se observó que los momentos de aplicación restantes evaluados no fueron eficaces para el control de *E. colona*. La EM en las parcelas tratadas con clomazone antes de 457 y 472 °C d en las campañas 2018/19 y 2020/21 fue superior al 22% y 24%, respectivamente.

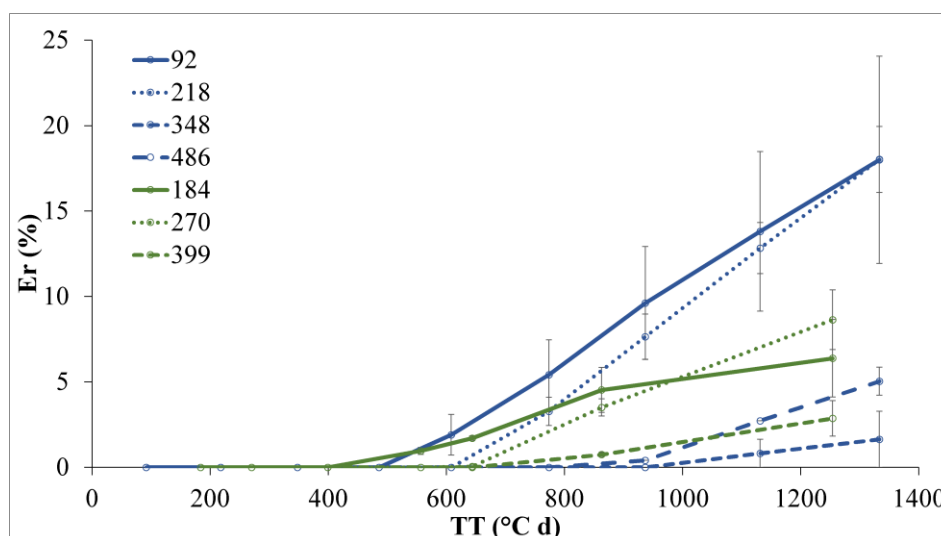


Figura 7.4. Emergencia relativa acumulada de plántulas de *E. colona* (EM, %) en función del tiempo térmico (TT, °C d) analizadas independientemente en las campañas 2016/17 (azul) y 2017/18 (verde). Comparación entre los diferentes momentos de aplicación de biciclopirone más s-metolaclor más glifosato (líneas referenciadas en la figura).

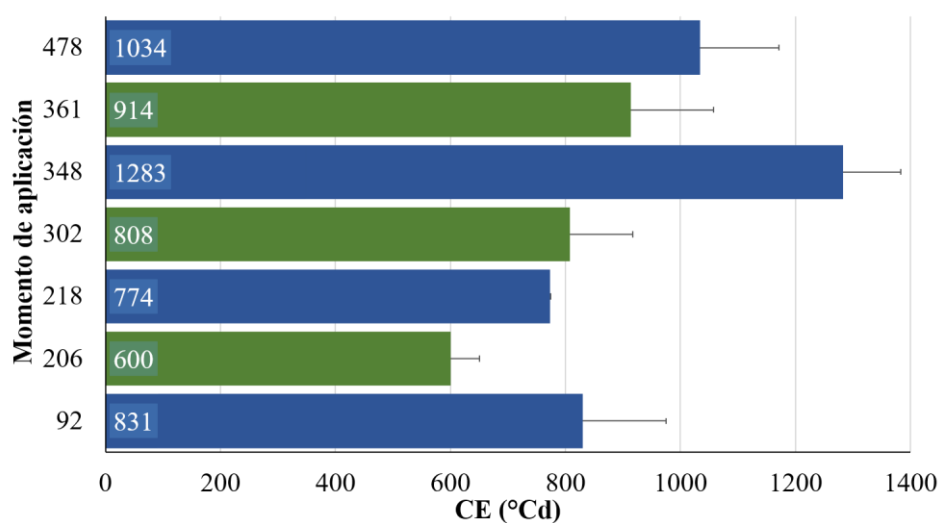


Figura 7.5. Período de control efectivo (CE, °C d) en función del momento de aplicación de biciclopirona más s-metolachlor más glifosato durante el período de emergencia de *E. colona* analizado independientemente en las campañas 2016/17 (azul) y 2017/18

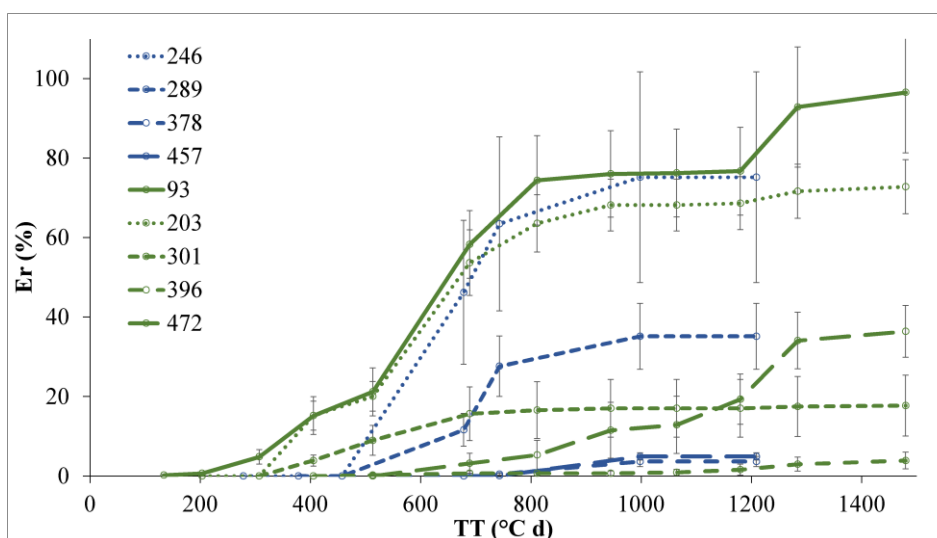


Figura 7.6. Emergencia relativa acumulada de plántulas de *E. colona* (EM, %) en función del tiempo térmico (TT, °C d) analizadas independientemente en las campañas 2018/19 (azul) y 2020/21 (verde). Comparación entre los diferentes momentos de aplicación de piroxasulfone más saflufenacil más glifosato (líneas referenciadas en la figura).

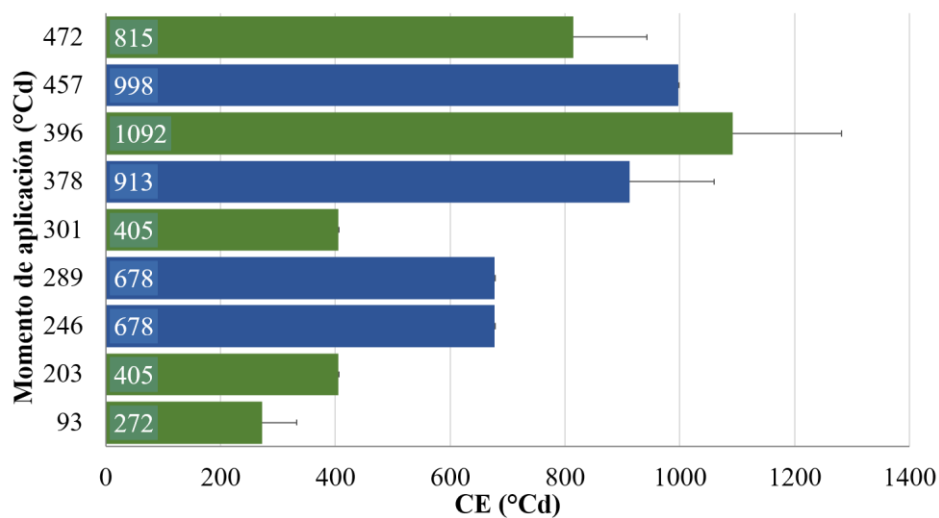


Figura 7.7. Período de control efectivo (CE, °C d) en función del momento de aplicación de piroxasulfone más saflufenacil más glifosato durante el período de emergencia de *E. colona* analizado independientemente en las campañas 2018/19 (azul) y 2020/21 (verde).

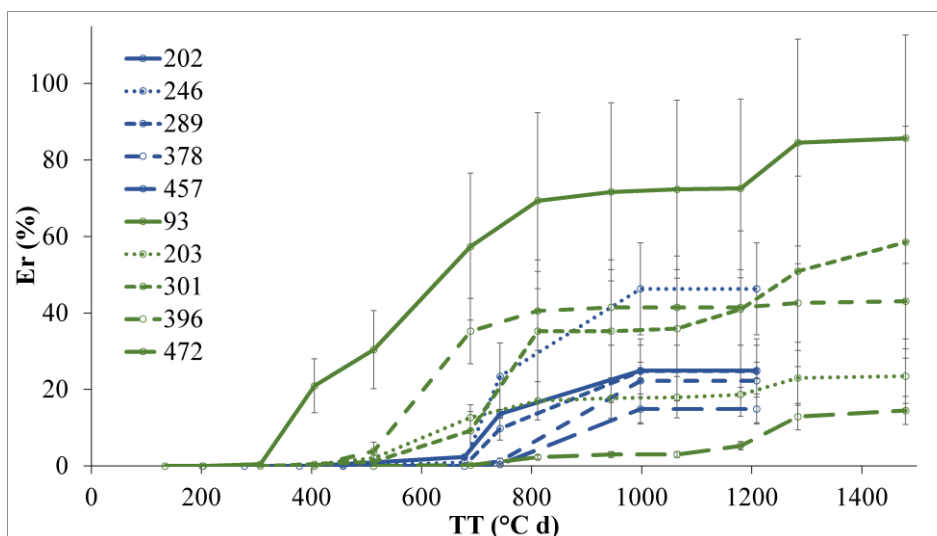


Figura 7.8. Emergencia relativa acumulada de plántulas de *E. colona* (EM, %) en función del tiempo térmico (TT, °C d) analizadas independientemente en las campañas 2018/19 (azul) y 2020/21 (verde). Comparación entre los diferentes momentos de aplicación de clomazone más glifosato (líneas referenciadas en la figura).

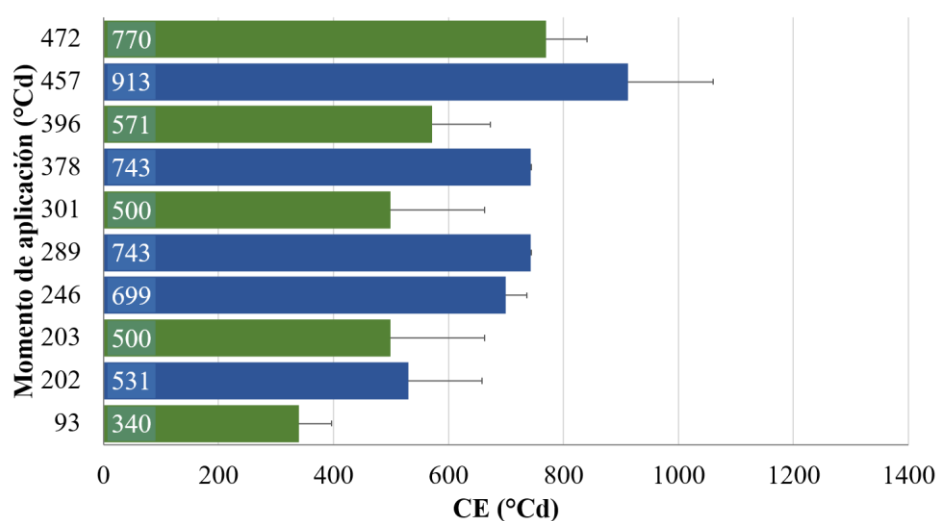


Figura 7.9. Período de control efectivo (CE, °C d) en función del momento de aplicación de clomazone más glifosato durante el período de emergencia de *E. colona* analizado independientemente en las campañas 2018/19 (azul) y 2020/21 (verde).

DISCUSIÓN

Control foliar y residual de los herbicidas evaluados

Como los herbicidas biciclopirone y s-metolaclor no tienen acción foliar (Lewis et al., 2016), glifosato fue el único herbicida que ejerció el control de las plantas emergidas. En este sentido, la aplicación a los 478 °C d en la primera campaña experimental no fue efectiva debido al deficiente control foliar en las plantas de mayor desarrollo, correspondientes a las plántulas emergidas (6,6% de la emergencia potencial) durante la primera fase (0-79 °C d) que describió el modelo (esta tesis).

El uso combinado de piroxasulfone con saflufenacil y glifosato fue eficaz hasta 378 y 396 °C d en los dos años evaluados. La aplicación de estos dos herbicidas a los 472 °C d en 2020/21, a pesar de ser en un momento tardío, logró un control adecuado de *E. colona* probablemente como resultado del efecto foliar conjunto del glifosato y saflufenacil. Sin embargo, se observó un control residual más bajo probablemente debido a la retención del herbicida por plantas más grandes (Congreve y Cameron 2019).

En cuanto al herbicida clomazone, investigaciones previas han recomendado una dosis alrededor de 960 y 1200 g i.a. ha⁻¹ para aumentar el porcentaje de control de malezas (Esqueda

1999). Si bien los herbicidas evaluados en el presente estudio produjeron un CE similar, se observó un elevado número de plántulas en las parcelas tratadas con clomazone más glifosato al final del estudio. Esto podría indicar que la persistencia del herbicida en el suelo es limitada, de acuerdo con Lewis et al. (2016) quienes observaron que el tiempo mínimo para la pérdida del 90% del herbicida inicial (dt90) fue de 65 días. En este sentido, cabe señalar que el dt90 también se ve afectado por la degradación microbiana en suelos cálidos y húmedos (Santos et al., 2008).

Aunque se observó que la aplicación de clomazone más glifosato antes o inmediatamente después de la emergencia de *E. colona* no producía un control eficaz, las aplicaciones más eficaces fueron las últimas. Esto coincide con observaciones previas de Esqueda (2000) quien reportó un efecto de control levemente menor en parcelas tratadas con clomazone en la etapa de preemergencia que entre la segunda y cuarta hoja desplegada.

Modelo predictivo de la emergencia de *E. colona* como soporte en la toma de decisiones

El modelo doble logístico de emergencia de *E. colona* puede predecir los ciclos de emergencia a lo largo de los años (esta tesis) utilizando valores de temperatura del aire que se pueden estimar a partir de datos de pronóstico del tiempo. Esta herramienta no solo mejora la eficiencia del control químico de malezas, sino que también reduce el número de aplicaciones de herbicidas en una secuencia de cultivo. Así, se puede lograr un control adecuado con una sola aplicación de herbicida si la misma se implementó en el momento preciso (Principiano y Acciaresi, 2017).

Este modelo doble logístico proporciona información sobre el inicio y las distintas fases determinadas por los cambios de pendiente de la emergencia de *E. colona* y, por lo tanto, hace posible reducir el número de aplicaciones de herbicidas durante los ciclos de crecimiento de los cultivos. Por lo tanto, se puede considerar una estrategia eficaz y sostenible en el manejo de malezas (Chauhan, 2020). A pesar de la elevada eficiencia de una sola aplicación oportuna, esta es solo una estrategia para mejorar el uso de herbicidas y debe integrarse en un programa de manejo de malezas. Es importante considerar que el uso de herbicidas preemergentes con acción prolongada pueden seleccionar poblaciones de malezas resistentes (Somerville et al., 2017), lo que podría conducir a la presión de selección de resistencia a herbicidas, favorecidas por el período extendido de control.

CONCLUSIÓN

Los resultados aquí obtenidos indican que el modelo de emergencia basado en el tiempo térmico permite ajustar las aplicaciones de glifosato en mezcla con biciclopirone más s-metolaclor, clomazone y piroxasulfone más saflufenacil, mejorando su eficiencia y efectividad según el momento de aplicación. Mediante estos resultados se acepta la primera parte de la hipótesis planteada.

Se encontró que la eficiencia de la aplicación de herbicidas era más alta poco antes de alcanzar los 400 °C d desde el comienzo del ciclo de emergencia de *E. colona*. Por lo tanto, la aplicación conjunta de herbicidas residuales y herbicidas foliares, podría establecerse que 400 °C d es el momento crítico para el control de *E. colona*. Estos hallazgos permiten aceptar la segunda parte de la hipótesis planteada.

El ajuste del momento de aplicación de herbicidas con distinto mecanismo de acción que los aquí experimentados en función del modelo desarrollado permitirá optimizar el momento de uso de herbicidas residuales durante el proceso de emergencia de la maleza y de este modo contribuirá a reducir el riesgo de seleccionar poblaciones de *E. colona* resistentes a herbicidas.

Capítulo VIII.
CONSIDERACIONES FINALES

CONTRIBUCIONES DE ESTA TESIS

Con la base experimental fundamentada en los diferentes estudios llevados a cabo, tanto en experimentos de campo como en condiciones controladas, *Echinochloa colona* denota que es una de las malezas más importantes en los sistemas agrícolas por la adaptación, la persistencia y la competitividad que puede alcanzar frente a uno de los cultivos predominantes en el país y en el NO bonaerense, como lo es la soja.

La dormición que poseen las semillas de *E. colona*, característica general de las malezas para beneficiar la dispersión en el tiempo, le permite lograr el éxito como maleza en varios aspectos. En primer lugar, la etapa de sobremaduración que se observó en diferentes muestras de semillas se extiende hasta cinco meses después del inicio de la dispersión, aproximadamente hasta fines de agosto. De esta manera, las semillas despiertas están en condiciones de recibir el estímulo ambiental en los días previos al inicio de la primavera, el cual coincide con los requerimientos óptimos de la especie. Así, la contribución de esta etapa experimental fundamenta por qué *E. colona* es una de las primeras malezas gramíneas de verano en emerger en condiciones de campo en el NO bonaerense.

Para promover la germinación de las semillas el NO_3^- fue significativamente igual o superior a otros tratamientos pregerminativos asociados a la persistencia de las glumas, como así también al lavado o la imbibición previa en agua. Este hallazgo, además de contribuir con la descripción de las características de las semillas de *E. colona* para germinar, concluye que la dormición no se encuentra sujeta a las cubiertas de las semillas, como un impedimento físico. Debido a que el NO_3^- es un compuesto que se encuentra disponible en la superficie del suelo, y aunque pueda variar por causas edafoclimáticas, no sería una limitante para que las semillas germinen en condiciones naturales en campos agrícolas.

Una vez que las semillas germinan, las plántulas pueden emerger durante un amplio período que se extiende desde antes del inicio de la primavera hasta el comienzo del verano (septiembre a enero). Esta capacidad, así como le posibilita a la especie poder imponerse a diferentes adversidades climáticas y ambientales, como lo son las heladas tardías, el control de malezas previo a la siembra o la competencia con los cultivos de verano, imparte dificultades para el control en los sistemas agrícolas. Aun así, esta maleza tiene un comportamiento de la

emergencia estrictamente asociado a la temperatura del aire, lo cual facilita la predicción del patrón de emergencia, tal como fuera planteado en este trabajo.

La principal contribución del ajuste del modelo de emergencia se encuentra en la posibilidad de conocer en qué momento del ciclo de emergencia se puede lograr la mayor eficacia y eficiencia en el control con herbicidas de acción foliar y residual. Otra contribución del modelo seleccionado es que brinda la posibilidad de implementarlo a través de los años debido a estar ajustado a la temperatura media del aire, independientemente de actividades antrópicas como la labranza o la siembra, con la que varios modelos de emergencia han sido ajustados. Se destacó la importancia del uso de modelos predictivos para la planificación de la aplicación de herbicidas. En este marco experimental, mediante una única aplicación de herbicidas se logró reducir la emergencia potencial hasta un 98%. Este beneficio podría contribuir a la reducción del número de intervenciones y del volumen de herbicidas utilizados en un ciclo agrícola.

Tal como se demostró que una intervención en el momento óptimo del ciclo de emergencia logra una fuerte reducción del número de plantas emergidas, esto no necesariamente se traduce en la disminución proporcional de la productividad de los individuos que no fueron alcanzados por el control químico. En relación con esto, se redefinió que *E. colona* presenta una amplia plasticidad morfológica que le permite maximizar su producción por unidad de superficie, tanto de biomasa aérea y de tallos, como estructura vegetativa, como el número y el peso de sus semillas, como parte de la estructura reproductiva.

Aun cuando el control de malezas fuera casi total, una planta sobreviviente en una superficie de 4 m² tiene la capacidad de diferenciar un mayor número de tallos, a través de un hábito de crecimiento postrado, y el potencial de producir más de 32.000 semillas, lo cual tendría un gran impacto en el ingreso de nuevas semillas al banco de semillas del suelo. Estos hallazgos ponen en manifiesto que la especie no responde a un hábito de crecimiento determinado como se han descrito otros investigadores, lo cual sugiere la reconsideración de estas características que la convierten, aún más, en una maleza problemática.

La plasticidad de *E. colona* es de carácter densodependiente y fue posible determinar valores de densidad críticos en donde se logra maximizar la productividad de la maleza. De todas las variables medidas, resalta la producción de semillas como estrategia de éxito y

dispersión en el tiempo de una maleza anual. Así, se determinó que 193 plantas por m^{-2} pueden producir hasta 243.419 semillas, donde se alcanza el punto máximo absoluto de la fecundidad. No obstante, este valor de densidad es raramente logrado en condiciones de cultivo, por lo que la especie tendrá siempre una tendencia a maximizar su producción y, difícilmente, se verá perjudicada por un ajuste intraespecífico. Es decir, aunque no se logre establecer a la densidad para optimizar la producción de propágulos, como es discutida en este caso, los individuos modificarán sus estructuras aéreas para maximizarla.

La respuesta densodependiente resultó taxativa al momento de analizar la diferencia entre la productividad de las poblaciones susceptibles y resistentes a glifosato. En este sentido, en ambientes sin el mencionado herbicida todos los individuos tienen la tendencia de ajustar las estructuras aéreas vegetativas y reproductivas a la densidad en la que se encuentran, principalmente identificado a la mayor densidad evaluada donde no se observaron diferencias entre los individuos resistentes y susceptibles, así como no fue significativo el efecto de la soja. Sin embargo, a las densidades más bajas evaluadas en este trabajo, la población resistente a glifosato tiene una igual o mayor aptitud biológica que la susceptible, lo que significó una mayor productividad relacionada al peso y al número de semillas.

Desde un punto de vista competitivo y considerando que los individuos resistentes muestran una mayor productividad, cuando se encontraron creciendo a bajas densidades en mezcla en iguales proporciones con los individuos susceptibles, se destacaron dos aspectos. El primero se refiere a que mayormente se observaron relaciones de plena competencia, debido a que se tratan de individuos de la misma especie. Sin embargo, para la determinación del peso y número de semillas existió una complementariedad de recursos, lo que en términos absolutos significó una mayor productividad por parte de los individuos resistentes. Aunque en condiciones de complementariedad de recursos los individuos resistentes sostenían una mayor productividad absoluta, en términos relativos la pérdida en la fecundidad ocasionada por convivir en la mezcla con individuos susceptibles fue mayor que su contraparte. En otras palabras, los individuos susceptibles presentaron una mayor habilidad competitiva.

Es importante destacar que, si la elevada productividad de los individuos provenientes de la muestra heterogénea resistente a glifosato se debe a un atributo propio de ese ecotipo, entonces la segregación de individuos susceptibles al herbicida tendría posiblemente las mismas aptitudes competitivas y productivas, con lo cual debería reenfocarse este estudio. Pese a este

hipotético razonamiento, en la muestra de semillas #19-RNC caracterizada como resistente a glifosato, cuando fue sometida de manera preliminar a la dosis de marbete para corroborar su estado, presentó apenas un 6.7% de individuos susceptibles lo cual refleja el elevado grado de evolución de la resistencia, posiblemente debido a la reiterada presión de selección a través de los años.

Otro aspecto para destacar es que, además de las diferencias presentadas en la respuesta a glifosato, entre dos lotes distanciados por 500 m se encontraron dos poblaciones caracterizadas como susceptibles y resistentes a glifosato, lo cual resalta la importancia de considerar la característica de cada lote en particular para poder abordar de manera integral el manejo de una población de malezas resistentes. Esta contribución pone en manifiesto que, dentro del partido de Pergamino, específicamente en doce lotes de producción agrícola, existe una amplia variación en el grado de susceptibilidad a glifosato. Y en base a esto, sería oportuno reconsiderar las alertas que se emiten ante la detección de casos de resistencia al vincular a toda una localidad o partido a un único biotipo resistente.

EL PLANTEO PROACTIVO DEL MANEJO DE *E. colona* EN CAMPO

En cuestiones prácticas, el manejo de *E. colona* debe estar enfocado en los diferentes aspectos que pueden contribuir a su establecimiento y persistencia. En primera medida, se debe reducir el número de semillas que ingresen al banco de semillas del suelo para contar, de esta manera, con un menor número potencial de plántulas. Al mismo tiempo se deben enfocar las prácticas de control para lograr la mayor supresión de plántulas emergidas como, por ejemplo, el uso adecuado de herbicidas pre y postemergentes en el momento crítico del período de emergencia (≈ 400 °C d). Otro aspecto para considerar sería la disposición de residuos sobre la superficie, los cuales reducen la emergencia de plántulas al redimensionar la profundidad de las semillas.

Una vez que las plántulas se establecieron, se definirá la estrategia de distribución de fotoasimilados según la naturaleza de la posible competencia, con una fuerte relación densodependiente. Aquí, resulta clave la identificación de la población presente en el campo dado que, puede tratarse de individuos resistentes y no necesariamente tener una menor fecundidad. Esto también conduciría al replanteo de los herbicidas a emplear para el control

foliar y de acuerdo con la alternativa seleccionada, evaluar la compatibilidad con herbicidas de acción residual.

En el carácter competitivo interespecífico, una planta de soja puede favorecer la productividad de *E. colona*, tanto de los individuos susceptibles como resistentes a glifosato, efecto que fue más marcado a bajas densidades de la maleza. Este hecho resalta la importancia de, por una parte, evitar los posibles escapes de la maleza en el cultivo, enfocándose en lograr la mayor eficiencia de los métodos de control empleados. Por otra parte, sería crucial evitar la monocultura de soja dado que la repetición de este cultivo a través del tiempo podría contribuir proporcionalmente al incremento poblacional de esta maleza y en base al uso creciente de herbicidas y la baja rotación de mecanismos de acción, la consecuente selección de resistencia.

Es importante resaltar que la rotación e intensificación de cultivos permiten mitigar o, al menos, retrasar la evolución de poblaciones de *E. colona* resistentes a glifosato, entre otras cosas, por la rotación y alternancia de herbicidas utilizados y, además, por el aumento de residuos de cultivos sobre la superficie, lo cual ha sido mencionado como otro factor de manejo para la reducción de la emergencia de malezas. En estos aspectos se trabajaría de forma simultánea en reducir la presión de selección (al alternar el herbicida) y la variabilidad genética (al reducir el número de plantas), quienes serían los factores principales en la selección de malezas resistentes.

LÍNEAS DE FUTURAS INVESTIGACIONES

Las líneas de futuras investigaciones deberían enfocarse en estudiar aspectos de la ecología de la resistencia a glifosato en *E. colona* a partir de la dinámica de las poblaciones susceptibles y resistentes para conocer, en ausencia del herbicida, la evolución de una población heterogénea. En este sentido sería importante determinar la respuesta a glifosato de diferentes individuos dentro de un lote para caracterizar la variación ‘intra lote’ en la segregación de sus descendientes. Si bien la determinación del parámetro DL50 podría resultar un tanto difícil cuando se trabajan con muchas muestras, una alternativa factible sería el ajuste de la dosis discriminante para determinar a una única dosis la proporción de individuos susceptibles (1-r) y potencialmente resistentes (1-s) a glifosato.

Para comprender la dinámica de la población de manera real, resultaría interesante diseñar las mezclas de individuos en base a las proporciones determinadas, es decir, ya no 0,5:0,5 sino

$(1-s):(1-r)$ y así poder determinar la fecundidad cuando crecen en esa mezcla. Con los valores de la fecundidad se determinarán las nuevas proporciones de individuos para el nuevo ciclo experimental y así, luego de varios ciclos experimentales, se podría determinar cuál es la proporción final de cada uno de los individuos y si existió alguna en el nivel de resistencia.

Sería importante, también, conocer el efecto de los cultivos de cobertura en la dinámica poblacional de *E. colona*. En primer lugar, habría que investigar la relación entre los cultivos vivos y su carácter competitivo con la maleza, para determinar si se podría modificar la estructura poblacional dado que la etapa final del ciclo de un cultivo de cobertura de invierno coincide con el inicio de la emergencia y el establecimiento de plántulas de *E. colona*. Por otra parte, sería importante poder determinar si los residuos de los cultivos una vez finalizados modifican el comportamiento de la emergencia, tanto los pulsos de emergencia como el número de plántulas totales. Un desafío aun mayor sería evaluar el planteo antes descripto con diferentes especies de cultivos de cobertura, ya sea en mezclas mono y poliespecíficas.

BIBLIOGRAFÍA

- Abdullah Al Mamun, M. 2014. Modelling rice-weed competition in direct-seeded rice cultivation. *Agric. Res.* 3:346-352.
- Acciaresi HA, Guiamet JJ. 2010. Below- and above-ground growth and biomass allocation in maize and *Sorghum halepense* in response to soil water competition. *Weed Res.* 50(5): 481-492.
- Acciaresi HA, Principiano MA, 2020. Estado de situación del uso de herbicidas en cultivos extensivos agrícolas de la región norte de la provincia de Buenos Aires. Segundo informe. 13p.
- Alarcón-Reverte R, García A, Urzúa J, Fischer AJ. 2013. Resistance to glyphosate in junglerice (*Echinochloa colona*) from california. *Weed Sci.* 61: 48-54.
- Alarcón-Reverte R, García A, Watson SB, Abdallah I, Sabaté S, Hernández MJ, Dayan FE, Fischer A. 2015. Concerted action of target-site mutations and high EPSPS activity in glyphosate-resistant junglerice (*Echinochloa colona*) from California. *Pest. Manag. Sci.* 71: 996-1007.
- Allen PS, Meyer SE, Khan MA. 2000. Hydrothermal time as a tool in comparative germination studies, en: Black M, Bradford KJ, Vazquez-Ramos J (Eds) *Seed Biology: Advances and Applications*. CAB International. Wallingford, UK, pp. 401-410.
- Aminpanah H, Sharifi P, Firouzi S. 2012. Interference interactions of two species of *Echinochloa* genus with rice. *Chil. J. Agric. Res.* 72(3): 364-370.
- Andrade S, Laurentin H. 2015. Efecto del nitrato de potasio sobre la germinación de semillas de tres cultivares de ají dulce (*Capsicum chinense* Jacq.) *Revista Unellez de Ciencia y Tecnología* 33:25-29.
- Asaduzzaman M, Koetz E, Wu H, Hopwood M, Shephard A. 2021. Fate and adaptive plasticity of heterogeneous resistant population of *Echinochloa colona* in response to glyphosate. *Sci. Rep.* 11:14858.

- Awan T, Chauhan BS, Sta. Cruz P. 2014. Growth plasticity of junglerice (*Echinochloa colona*) for resource use when grown with different rice (*Oryza sativa*) planting densities and nitrogen rates in dry-seeded conditions. *Weed Sci.* 62(4): 571-587.
- Bagavathiannan MV, Norsworthy JK, Smith KL, Burgos N. 2011. Seedbank size and emergence pattern of barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) in Arkansas. *Weed Sci.* 59:359-365.
- Ballaré CL, Scopel AL, Sánchez RA, Radosevich SR. 1992. Photomorphogenic processes in the agricultural environment. *Photochem. Photobiol.* 56:777-788.
- Bannett JA, Riibak K, Tamme R, Lewis RJ, Pärtel M. 2016. The reciprocal relationship between competition and intraspecific trait variation. *J. Ecol.* 104(5): 1410-1420.
- Bárberi P. 2004. Métodos preventivos y culturales para el manejo de malezas, pp 197-213. Capítulo III: Opciones de manejo y perspectivas. En: Labrada R. (Ed.). *Manejo de malezas para países en desarrollo*. Organización de las Naciones Unidas para la agricultura y la alimentación, Roma, Italia. 316p.
- Barroso AAM, Michelon TB, da Costa Aguiar Alves PL, Han H, Yu Q, Powles SB, Vila-Aiub MM. 2022. Challenging glyphosate resistance EPSPS P106S and TIPS mutations with soybean competition and glyphosate: implications for management. *Pest Manag. Sci.* 78:4764-4773.
- Baskin CC, Baskin JM. 2014. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*, 2nd edn. San Diego, CA, USA: Academic/Elsevier.
- Bazzigalupi O, Picapietra G. 2015. Germinación de semillas de *Echinochloa colona* en respuesta a tratamientos para superar la dormición. P. 37-40. *Malezas 2015 - XXII Congreso Latinoamericano de Malezas y I Congreso Argentino de Malezas “Ciencia y producción: hacia un manejo racional”*, Buenos Aires. 9-10 septiembre. Asociación Latinoamericana de Malezas (ALAM) y la Asociación Argentina de Ciencia de las Malezas (ASACIM), Buenos Aires, Argentina.
- Beckie HJ, 2020. Herbicide resistance in plants. *Plants* 9(4):435.

- Beckie HJ, Ashworth MB, Flower KC. 2019. Herbicide resistance management: recent developments and trends. *Plants* 8(6):161.
- Bedmar F, Eyherabide JJ, Satorre EH. 2002. Bases para el manejo de malezas, en: Andrade FH, Sadras VO (Eds). Bases para el manejo del maíz, el girasol y la soja. 2da ed. Balcarce, Argentina. Producciones gráficas Sirio, pp. 273-312.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL. 2006. Ecology. From individuals to ecosystems. Fourth edition. Blackwell Publishing. 746p.
- Benech-Arnold R, Battla D, Guglielmini AC, Kruk BC. 2014. Ecología de malezas II: La reanudación del crecimiento y el aumento del área. Cap. VII, pp 139-170. En: Fernández OA, Leguizamón ES, Acciaresi HA (Eds). Malezas e invasoras de la Argentina, Tomo I: Ecología y manejo. Bahía Blanca, Argentina: Ed UNS, 964 p.
- Benech-Arnold R, Sánchez RA, Forcella F, Kruk BC, Ghersa CM. 2000. Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Res.* 67:105-122.
- Bennett JA, Riibak K, Tamme R, Lewis RJ, Pärtel M. 2016. The reciprocal relationship between competition and intraspecific trait variation. *J. Ecol.* 104:1410-1420.
- Berg M, Ellers J. 2010. Trait plasticity in species interactions: a driving force of community dynamics. *Evol. Ecol.* 24:617-629.
- Bobadilla L, Hulting A, Berry P, Moretti M, Mallory-Smith C. 2021. Frequency, distribution, and ploidy diversity of herbicide-resistant Italian ryegrass (*Lolium perenne* spp. multiflorum) populations of western Oregon. *Weed Sci.* 69(2):177-185.
- Bradshaw AD. 2006. Unravelling phenotypic plasticity - why should we bother? *New Phytol.* 170(4): 644-648.
- Burnham KP, Anderson DR, Huyvaert KP. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behav Ecol Sociobiol.* 65:23-35.
- Burnham KP, Anderson DR. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information theoretic approach. New York: Springer-Verlag. 488p.

- Busi R, Powles SB, Beckie HJ, Renton M. 2019. Rotations and mixtures of soil-applied herbicides delay resistance. *Pest Manag. Sci.* 76:487-496.
- Bürger J, de Mol F, Gerowitt B. 2008. The “necessary extent” of pesticide use-Thoughts about a key term in German pesticide policy. *Crop Prot.* 27(3-5):343-351.
- Cabrera AL, Cámara Hernández J, Caro JA, Covas G, Fabris HA, Hunziker JH, Nicora EG, Rugolo Z, Sanchez E, Torres MA. 1970. Flora de la provincia de Buenos Aires. Colección Científica Tomo IV. Parte II: Gramíneas. INTA, Buenos Aires. Pp. 510-512.
- Cabrera Walsh G, Briano J, Enrique de Briano A, Anderson FE. 2014. Control biológico de las malezas. Capítulo XXIX, pp. 801-822. En: Fernández OA, Leguizamón ES y Acciaresi HA (Eds.), *Malezas e invasoras de la Argentina. Tomo I: Ecología y manejo*. Edi UNS, Bahía Blanca, Argentina. 964 p.
- Callaway RM, Pennings SC, Richards CL. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecol.* 84:1115-1128.
- Carretero JL. 1981. El género *Echinochloa* Beauv. en el suroeste de Europa. *Anales Jardín Botánico de Madrid* 38 (1), Pp. 91 – 108.
- Catindig JLA, Lubigan RT, Johnson D. 2019. Rice knowledge bank: *Echinochloa colona*. International Rice Research Institute. <http://www.knowledgebank.irri.org/training/factsheets/item/echinochloa-colona#selected>
- Caviglia OP, Andrade FH. 2010. Sustainable intensification of agriculture in the Argentinean Pampas: capture and use efficiency of environmental resources. *Am. J. Plant Sci. Biotechnol*, 3(1):1-8.
- Chai T, Draxler RR. 2014. Root mean square error (RMSE) or mean absolute error (MAE)? - Arguments against avoiding RMSE in the literature. *Geosci. Model Dev.* 7:1247-1250.
- Chantre GR, Vigna MR, Renzi JP, Blanco AM. 2018. A flexible and practical approach for real-time weed emergence prediction based on Artificial Neural Networks. *Biosyst. Eng.* 170:51-60.
- Chauhan BS, 2020. Grand Challenges in Weed Management. *Front. Agron.* 1:3.

- Chauhan BS, Johnson DE. 2009. Influence of tillage systems on weed seedling emergence pattern in rainfed rice. *Soil Till Res.* 106:15-21.
- Chauhan BS, Johnson DE. 2010a. Relative importance of shoot and root competition in dry-seeded rice growing with junglerice (*Echinochloa colona*) and ludwigia (*Ludwigia hyssopifolia*). *Weed Sci.* 58(3): 295-299.
- Chauhan BS, Johnson DE. 2010b. The role of seed ecology in improving weed management strategies in the tropics. Cap. VI, pp. 221-262. En: Sparks DL (Ed). *Advances in Agronomy, Series de libros*, Vol. 105, 267p.
- Chhokar RS, Balyan RS. 1999. Competition and control of weeds in soybean. *Weed Sci.* 47: 107-111.
- Chun JC, Moody K. 1986. Growth, development, and morphological characteristics of *Echinochloa colona*. *Korean J. Weed Sci.* 6(1):1-6.
- Congreve M, Cameron J, 2019. Soil behavior of pre-emergent herbicides in Australian farming systems - A national reference manual for agronomic advisers. 2nd ed. Grains Research and Development Corporation publication, Australia.
- Crawley MJ. 1997. *Plant Ecology*. 2da ed. Editorial Blackwell Ltd. 736 p.
- Damalas CA, Dhima KV, Eleftherohorinos IG. 2008. Morphological and physiological variation among species of the genus *Echinochloa* in northern Greece. *Weed Sci* 56(3): 416-423.
- de Abelleira D, Verón S. 2020. Crop rotations in the Rolling Pampas: Characterization, spatial pattern and its potential controls. *Remote Sensing Applications: Society and Environment*, 18:100320.
- De Corby KA, Van Acker RC, Brule-Babel AL, Friesen LF, 2007. Emergence timing and recruitment of volunteer spring wheat. *Weed Sci.* 55(1):60-69.
- de la Fuente EB, Oreja FH, Lenardis AE, Torcat Fuentes M, Agosti MB, Barrio A, Barberis S, Robredo J, Gil A, Marzetti M, Niccia E. 2021. Intensification of crop rotation affecting weed communities and the use of herbicides in the rolling Pampa. *Heliyon* 7:e06089.

- De Long JR, Semchenko M, Pritchard WJ, Cordero I, Fry EL, Jackson BG, Kurnosova K, Ostle NJ, Johnson D, Baggs EM, Bardgett RD. 2019. Drought soil legacy overrides maternal effects on plant growth. *Funct. Ecol.* 33:1400-1410.
- De Marco N, Sabattini RA, Sione SMJ, Ledesma SG, Anglada MM, Olea IL, Sabaté S, Vinciguerra HF, Lobato Echeverría RA. 2018. *Echinochloa colona* (L.) Link. *Echinochloa crusgalli* (L.) P. Beauv. *Echinochloa crusgalli* (L.) P. Beauv. *Echinochloa crusgalli* (L.) P. Beauv. En: Fernández OA, Leguizamón ES y Acciaresi HA (Eds.), Malezas e invasoras de la Argentina. Tomo III: Historia y biología. Edi UNS, Bahía Blanca, Argentina. 813 p.
- Délye C, Jasieniuk M, Le Corre V. 2013. Deciphering the evolution of herbicide resistance in weeds. *Trends Genet.* 29(11): 649-658.
- Devani MR, Pérez D, Ledesma F, Paredes V, Sánchez JR. 2012. Análisis económico de la campaña de soja 2011/2012 en Tucumán y zonas de influencia. *EEAOC, Tucumán. Avance agroindustrial* 33(3): 23-28.
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW, 2020. InfoStat. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Di Rienzo JA, Guzman AW, Casanoves F. 2002. A multiple-comparisons method based on the distribution of the root node distance of a binary tree. *J. Agric. Biol. Environ. Stat.* 7: 129-142.
- Di Rienzo JA, Macchiavelli RE, Casanoves F, 2017. Modelos lineales generalizados mixtos: aplicaciones en InfoStat. 1ra edición. Libro digital, Córdoba, Argentina. 101 p.
- Dorado J, Sousa E, Calha IM, González-Andújar JL, Fernández-Quintanilla C. 2009. Predicting weed emergence in maize crops under two contrasting climatic conditions. *Weed Res.* 49: 251-260.
- Elahifard E, Mijani S. 2014. Effect of temperature and light on germination behavior of PSII inhibiting herbicide resistant and susceptible junglerice (*Echinochloa colona*) populations. *Aust J Crop Sci.* 8:1304-1310.

- Esqueda VA, 1999. Control de malezas en caña de azúcar con clomazone y ametrina. Agron. Mesoam. 10(2):23-30.
- Esqueda VA, 2000. Control de malezas en arroz de temporal con clomazone, solo y en mezcla con propanil y 2,4-D. Agron. Mesoam. 11(1):51-56.
- Fahad S, Hussain S, Saud S, Hassan S, Muhammad H, Shan D, Chen C, Wu C, Xiong D, Khan SB, Jan A, Cui K, Huang J. 2014. Consequences of narrow crop row spacing and delayed *Echinochloa colona* and *Trianthema portulacastrum* emergence for weed growth and crop yield loss in maize. Weed Res. 54(5):475-483.
- Fernández OA. 1982. Manejo integrado de malezas. Planta Daninha 5(2):69-79.
- Fisher AJ. 2013. Resistencia a herbicidas: mecanismos y mitigación. Revista Especial de Malezas 29:13-19.
- Flores Córdova MA, Sánchez Chávez E, Balandrán Valladares MI, Márquez Quiroz C. 2016. Efectividad de tratamientos pre-germinativos en la ruptura de la dormancia en las semillas forrajeras y de malezas. Ecosistemas y Recursos Agropecuarios 3(9):427-432.
- Flores Romaina MA, Ortega Chávez W, Ortega Mallqui A. 2020. Evaluation of pregerminative treatments on seeds of *Euterpe precatoria* Mart. (Huasaí) in the city of Pucallpa-Peru. Revista Cubana de Ciencias Forestales 8(1):88-103.
- Forcella F, Benech-Arnold RL, Sanchez R, Ghersa CM. 2000. Modeling seedling emergence. Field Crop. Res. 67(2):123–139.
- Forcella F, King R, Swinton S, Buhler D, Gunsolus J. 1996. Multi-year validation of a decision aid for integrated weed management in row crops. Weed Sci. 44(3): 650-661.
- Forcella F. 1998. Real-time assessment of seed dormancy and seedling growth for weed management. Seed Sci. Res. 8:201-209.
- Foxx AJ, Fort F. 2019. Root and shoot competition lead to contrasting competitive outcomes under water stress: A systematic review and meta-analysis. PLoS One 14(12): e0220674.
- Gaines TA, Duke SO, Morran S, Rigon CAG, Tranel PJ, Küpper A, Dayan FE. 2020. Mechanisms of evolved herbicide resistance. J. Biol. Chem. 295(30):10307-10330.

- Gerhards R, Bezhin K, Santel H. 2017. Sugar beet yield loss predicted by relative weed cover, weed biomass and weed density. *Plant Protect. Sci.* 53:118-125.
- Goh SS, Yu Q, Han H, Vila-Aiub MM, Busi R, Powles SB. 2018. Non-target-site glyphosate resistance in *Echinochloa colona* from Western Australia. *Crop Prot.* 112: 257–263.
- González-Andújar JL, Chantre G, Morvillo C, Blanco AM, Forcella F. 2016. Predicting field weed emergence with empirical models and soft computing techniques. *Weed Res.* 56:415-423.
- González-Andújar JL, Fernandez-Quintanilla C, Bastida F, Calvo R, Izquierdo J, Lezaun JA. 2011. Assessment of a decision support system for chemical control of annual ryegrass (*Lolium rigidum*) in winter cereals. *Weed Res.* 51:304–309.
- González-Andújar JL, Fernandez-Quintanilla C, Bastida F, Calvo R, Gonzalez-Diaz L, Izquierdo J, Lezaun JA, Perea F, Sanchez Del Arco MJ, Urbano JM. 2010. Field evaluation of a decision support system for herbicidal control of *Avena sterilis* ssp. *ludoviciana* in winter wheat. *Weed Res.* 50: 83-88.
- Grenón DA, Mansilla CM. 2014. Las características y los tipos de modelos aplicados en la producción agropecuaria. Cátedra de Agromática I. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional del Litoral.
- Griffith DM, Quigley KM, Anderson TM. 2016. Leaf thickness controls variation in leaf mass per area (LMA) among grazing-adapted grasses in Serengeti. *Oecologia* 181, 1035-1040.
- Grundy A, 2003. Predicting weed emergence: a review of approaches and future challenges. *Weed Res.* 43(1):1-11.
- Grundy AC, Mead A. 2000. Modelling weed emergence as a function of meteorological records. *Weed Sci.* 48:594-603.
- Gupta R, Chakrabarty SK. 2013. Gibberellic acid in plant: still a mystery unresolved. *Plant signaling & behavior*, 8(9): e25504.

- Hai Seyed Hadi MR, González Andújar JL. 2009. Comparison of fitting weed seedling emergence models with nonlinear regression and genetic algorithm. *Comp Electron Agric.* 65:19-25.
- Harper JL, Gajic D. 1961. Experimental studies of the mortality and plasticity of a weed. *Weed Res.* 1: 91-104.
- Harper JL. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, New York, NY. 892 p.
- Hassell MP. 1975. Density-dependence in single-species populations. *J. Anim. Ecol.* 44(1): 283-295.
- Heap I, Duke SO. 2018. Overview of glyphosate-resistant weeds worldwide. *Pest Manag. Sci.* 74:1040-1049.
- Heap I. 2024. The International Survey of Herbicide Resistant Weeds. Online. Internet. Último acceso 5/5/2024.
- Hisse IR, Biganzoli F, Peper AM, Poggio SL. 2022. Annual productivity of cropping sequences: Responses to increased intensification levels. *Eur. J. Agron.* 137:126506.
- Hock S, Knezevic S, Johnson W, Sprague C, Martin A. 2007. WeedSOFT: effects of corn-row spacing for predicting herbicide efficacy on selected weed species. *Weed Tech.* 21(1): 219-224.
- ISTA. 2015. Chapter 5. The germination test. International Seed Testing Association (ISTA). Bassersdorf, Switzerland.
- Izquierdo J, González-Andújar JL, Bastida F, Lezaún JA, Sánchez del Arco MJ, 2009. A thermal time model to predict corn poppy (*Papaver rhoeas*) emergence in cereal fields. *Weed Sci.* 57(6):660-664.
- Jasieniuk M, Brûlé-Babel A, Morrison I. 1996. The evolution and genetics of herbicide resistance in weeds. *Weed Sci.* 44(1):176-193.
- José-María L, Armengot L, Blanco-Moreno JM, Bassa M, Sans FX. 2010. Effects of agricultural intensification on plant diversity in Mediterranean dryland cereal fields: agriculture intensity & plant diversity. *J. Appl. Ecol.* 47:832-840.

- Jugulam M, Shyam C. 2019. Non-target-site resistance to herbicides: Recent developments. *Plants* 8(10), 417.
- Kannien BJ, Khawaja MS. 1995. Measuring goodness of fit for the double-bounded logit model. *Amer. J. Agr. Econ.* 77:885-890.
- Kim JH, Lee AK, Suh JK. 2016. Effect of warm and cold stratification and ethanol treatment on germination of *Corylopsis* seeds. *Hortic. Sci.* 43(2):84-91.
- Kovach DA, Widrlechner MP, Brenner DM. 2010. Variation in seed dormancy in *Echinochloa* and the development of a standard protocol for germination testing. *Seed Sci Technol.* 38:559-571.
- Kremer E, Lotz LAP. 1998. Germination and emergence characteristics of triazine-susceptible and triazine-resistant biotypes of *Solanum nigrum*. *J. App. Ecology* 35:302–310.
- Lambers H, Oliveira RS. 2019. *Plant physiological ecology*. Springer, Cham. 736p.
- Lecarpentier C, Barillot R, Blanc E, Abichou M, Goldringer I, Barbillon P, Enjalbert J, Andrieu B. 2019. WALTER: a three-dimensional wheat model to study competition for light through the prediction of tillering dynamics. *Ann. Bot.* 123(6): 961-975.
- Leguizamón ES, Echeverría RL. 2014. *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. y otras gramíneas anuales. Bases para su manejo y control en sistemas de producción. Red de conocimiento en malezas resistentes (REM), Aapresid, 4:6-13.
- Leguizamón ES, Rodríguez N, Rainero H, Perez M, Perez L, Zorza E, Fernández-Quintanilla C. 2009. Modelling the emergence pattern of six summer annual weed grasses under no tillage systems in Argentina. *Weed Res.* 49:98-106.
- Leiva D. 2013. Formulación de plaguicidas y mezclas de tanque. INTA EEA Pergamino, Buenos Aires. <http://inta.gob.ar/documentos/formulacion-de-plaguicidas-y-mezclas-de-tanque/>
- Leon RG, Izquierdo J, González-Andújar JL. 2015. Characterization and modelling of itchgrass (*Rottboellia cochinchinensis*) biphasic seedling emergence patterns in the tropics. *Weed Sci.* 63:623-630.

- Lewis KA, Tzilivakis J, Warner D, Green A, 2016. An international database for pesticide risk assessments and management. *Hum. Ecol. Risk Assess.* 22(4):1050-1064.
- Li Y, Chen J, Ding Q, Ding W. 2017. Effects of axial flow and tangential flow mechanical threshing on rice damage and milling quality. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 33(15):41-48.
- Lipovetsky S. 2010. Double logistic curve in regression modeling. *J. App. Statistics* 37:1785-1793.
- Liu R, Singh V, Abugho S, Lin H, Zhou X, Bagavathiannan M. 2022. Morphophysiological diversity and its association with herbicide resistance in *Echinochloa* ecotypes. *Weed Sci.* 70(1): 26-35.
- Long RL, Gorecki MJ, Renton M, Scott JK, Colville L, Goggin DE, Commander LE, Westcott DA, Cherry H, Finch-Savage WE. 2015. The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise. *Biol. Rev.* 90(1):31-59.
- McDonough WT, Chadwick DL. 1970. Pregerminative leaching losses from seeds. *Plant Soil*, 32:327-334.
- McGilchrist CA, Trenbath BR. 1971. A revised analysis of plant competition experiments. *Biometrics* 27: 659-671.
- Mahajan G, Kaur V, Thompson M, Chauhan BS. 2020. Growth behavior and glyphosate resistance level in 10 populations of *Echinochloa colona* in Australia. *PLoS One.* 15(1): e0221382.
- Marzocca A. 1993. *Manual de Malezas*. 4ta edición. Ed. Hemisferio Sur S.A., 684 p.
- Massimi M. 2018. Impact of seed size on seeds viability, vigor and storability of *Hordeum vulgare* (L.). *Agricultural Science Digest-A Research Journal*, 38(1): 62-64.
- Matilla AJ, Carrillo-Barral N, Rodríguez-Gacio MC. 2015. An update on the role of NCED and CYP707A ABA metabolism genes in seed dormancy induction and the response to after-ripening and nitrate. *J. Plant Growth Regul.* 34:274-293.

- Matloob A, Chauhan BS. 2021. Utilization of the neighborhood design to evaluate suitable cover crops and their density for *Echinochloa colona* management. PLoS One 16(7): e0254584.
- Matzrafi M, Peleg Z, Lati R. 2021. Herbicide Resistance in weed management. Agronomy 11(2):280.
- Maun MA, Barrett SCH. 2011. The biology of Canadian weeds.: 77. *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv. Can. J. Plant Sci. 66(3):739-759.
- Méndez-Natera JR, Ysavit-Marcano L, Merazo-Pinto JF. 2007. Efecto de la inmersión de semillas de maíz (*Zea mays* L.) en agua a 100 °C sobre la germinación y crecimiento de plántulas bajo condiciones de laboratorio. Tip, Revista especializada en ciencias químico-biológicas, 10(2):56-64.
- Mercado BL, Talatala RL. 1977. Competitive ability of *Echinochloa colonum* L. against direct-seeded lowland rice. pp. 161-165. In: Proc. 6th Asian-Pacific Weed Sci. Soc. Conf. Jakarta, Indonesia.
- Mollaee M, Mobli A, Chauhan BS. 2020. The response of glyphosate-resistant and glyphosate-susceptible biotypes of *Echinochloa colona* to carbon dioxide, soil moisture and glyphosate. Sci. Rep. 10(1):329.
- Morris NL, Miller PCH, Orson JH, Froud-Williams RJ. 2010. The adoption of non-inversion tillage systems in the United Kingdom and the agronomic impact on soil, crops and the environment-a review. Soil Tillage Res. 108:1-15.
- Mortimer AM. 1997. Phenological adaptation in weeds-an evolutionary response to the use of herbicides? Pestic. Sci. 51:299-304.
- Mousavi SR, Rezaei M, Mousavi A. 2011. A general overview on seed dormancy and methods of breaking it. Advances in Environmental Biol. 5(10):3333-3337.
- Munier-Jolain NM, Collard A, Busset H, Guyot SH, Colbach N. 2014. Investigating and modelling the morphological plasticity of weeds. Field Crop. Res. 155: 90-98.

- Murphy CE, Lemerle D. 2006. Continuous cropping systems and weed selection. *Euphytica* 148:61-73.
- Mutti NK, Mahajan G, Chauhan BS. 2019. Seed-germination ecology of glyphosate-resistant and glyphosate-susceptible biotypes of *Echinochloa colona* in Australia. *Crop Pasture Sci.* 70:367-372.
- Myers MW, Curran WS, Van Gessel MJ, Calvin DD, Mortensen DA, Majek BA, Karsten HD, Roth GW, 2004. Predicting weed emergence for eight annual species in the northeastern United States. *Weed Sci.* 52(6):913-919.
- Nadjafi F, Bannayan M, Tabrizi L, Rastgoo M. 2005. Seed germination and dormancy breaking techniques for *Ferula gummosa* and *Teucrium polium*. *J. Arid. Environ.* 64(3):542-547.
- Nazarko OM, Van Acker RC, Entz MH, 2005. Strategies and tactics for herbicide use reduction in field crops in Canada: a review. *Can. J. Plant Sci.* 85(2):457-479.
- Neve P, Busi R, Renton M, Vila-Aiub MM. 2014. Expanding the eco-evolutionary context of herbicide resistance research. *Pest. Manag. Sci.* 70: 1385-1393.
- Nguyen TH, Malone JM, Boutsalis P, Shirley N, Preston C. 2015. Temperature influences the level of glyphosate resistance in barnyardgrass (*Echinochloa colona*). *Pest. Manag. Sci.* 72: 1031–1039.
- Núñez MN, Ciapessoni HH, Rolla A, Kalnay E, Cai Ming. 2008. Impact of land use and precipitation changes on surface temperature trends in Argentina. *J. Geoph. Res.* 113, D06111, 11p.
- Olea I. 2013. Malezas resistentes a glifosato en el Noroeste argentino: situación actual y manejo. Pp 51-58. En: Ríos A (Ed.). Viabilidad del glifosato en sistemas productivos sustentables. Serie técnica N° 204. INIA. Editorial Hemisferio Sur, Montevideo, Uruguay, 168p.
- Oliveira MC, Pereira GAM, Ferreira EA, Santos JB, Knezevic SZ, Werle R. 2018. Additive design: the concept and data analysis. *Weed Res.* 58(5): 338-347.

- Oreja FH, Lenardis AE, de la Fuente EB. 2021. Crop and stubble effects on seedling emergence of sourgrass, palmer amaranth, wild radish and fleabane. *Crop and Pasture Science* 72:458-466.
- Ormeño J. 1992. Efecto del hualcacho (*Echinochloa* spp.) sobre el rendimiento de arroz (*Oryza sativa* L.) en Chile. *Agricultura técnica* 50 (2): 208-213.
- Pan L, Yu Q, Wang J, Han H, Mao L, Nyporko A, Maguza A, Fan L, Bai L, Powles S. 2021. ABCC-type transporter endowing glyphosate resistance in plants. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 118, e2100136118.
- Pannell DJ, Tillie P, Rodríguez-Cerezo E, Ervin D, Frisvold GB. 2016. Herbicide Resistance: Economic and Environmental Challenges. *AgBioForum*, 19(2): 136-155.
- Papa JC, Tuesca D. 2013. Los problemas actuales de malezas em La región sojera núcleo argentina: Origen y Alternativas de manejo. INTA EEA Oliveros, Sta Fe. <http://inta.gob.ar/documentos/los-problemas-actuales-de-malezas-en-la-region-sojera-nucleo-argentina-origen-y-alternativas-de-manejo/>
- Parodi LR. 1964. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Vol. II, Cap. X, pp 214.
- Peerzada AM, Bajwa AA, Ali HH, Chauhan BS, 2016. Biology, impact, and management of *Echinochloa colona* (L.) Link. *Crop Prot.* 83:56-66.
- Pereira TS, Jeromini TS, Neves BR, Barros RT, Martins CC. 2021. Potassium nitrate to overcome dormancy of *Urochloa humidicola* Comum seeds. *Semin.-Cienc. Agrar.* 42:963-978.
- Perotti VE, Larran AS, Palmieri VE, Martinatto AK, Permingeat HR. 2020. Herbicide resistant weeds: A call to integrate conventional agricultural practices, molecular biology knowledge and new technologies. *Plant Sci.* 290, 110255.
- Perthame L, Colbach N, Busset H, Matejicek A, Moreau D. 2022. Morphological response of weed and crop species to nitrogen stress in interaction with shading. *Weed Res.* 62(2): 160-171.

- Peterson MA, Collavo A, Ovejero R, Shivrain V, Walsh MJ. 2018. The challenge of herbicide resistance around the world: a current summary. *Pest Manag. Sci.* 74(10):2246-2259.
- Picapietra G, Acciaresi HA. 2018. Emergencia anual de malezas en distintos sistemas de cultivos en labranza cero. EEA Pergamino. Reporte técnico INTA.
- Picapietra G, Ponsa JC. 2015. Competencia y manejo de capín arroz (*Echinochloa colona* L. Link) en el cultivo de soja (*Glycinemax* L. Merr.). INTA EEA Pergamino <https://inta.gob.ar/documentos/competencia-y-manejo-de-capin-de-arroz-en-el-cultivo-de-soja/>
- Pigliucci M, Murren CJ, Schlichting CD. 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *J. Exp. Biol.* 209(12): 2362-2367.
- Poirier AH, York AC, Jordan DL, Chandi A, Everman WJ, Whitaker JR. 2014. Distribution of glyphosate- and thifensulfuron-resistant Palmer Amaranth (*Amaranthus palmeri*) in North Carolina. *Int. J. Agron.* 2014:747810.
- Powles SB, Yu Q. 2010. Evolution in action: plants resistant to herbicides. *Annual Review Plant Biol.* 61: 317-347.
- Primack RB, Hyesoon K. 1989. Measuring fitness and natural selection in wild plant populations. *Annual Review of Ecol. and Systematics* 20: 367–396.
- Principiano MA, Acciaresi HA, 2017. Costo financiero e impacto ambiental del control de malezas en diferentes secuencias de cultivos en el NO de la provincia de Buenos Aires. *Revista de Tecnología Agropecuaria* 10(34):37-41.
- Principiano MA, Acciaresi HA. 2018a. Diversidad e intensidad de secuencias de cultivos: efecto ambiental y económico del control químico de malezas. *Actas XXVI Jornadas de jóvenes investigadores AUGM*, Oct 17-19th, Univesidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina. 8p.
- Principiano MA, Acciaresi HA. 2018b. Estado de situación del uso de herbicidas en cultivos extensivos agrícolas de la región Noroeste de la provincia de Buenos Aires y el impacto ambiental asociado. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Pergamino, Argentina. Informe técnico, 11p. <http://hdl.handle.net/20.500.12123/4124>

- Principiano MA, Acciaresi HA. 2020. Estado de situación del uso de herbicidas en cultivos extensivos agrícolas de la región Norte de la provincia de Buenos Aires. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Pergamino, Argentina. Informe técnico, 13p. <http://hdl.handle.net/20.500.12123/7146>
- Puricelli E, Tuesca D, Faccini D, Nisensohn L, Vitta J. 2005. Análisis en los cambios de la densidad y diversidad de malezas en las rotaciones con cultivos resistentes a glifosato en Argentina. Seminario: Resistencia a herbicidas y Cultivos transgénicos, Colonia del Sacramento, Uruguay, p. 92-104.
- Radosevich SR, Holt JS, Ghera CM. 2007. Ecology of weed and invasive plants, 3era ed. Wiley, New York, 454 p.
- Radosevich SR, Roush ML. 1990. The role of competition in agriculture. pp 341-363. En: Grace JB, Tilman D (Eds.). Perspectives on plant competition. Academic Press Inc.
- Ramakrishnan PS. 1960. Ecology of *Echinochloa colonum* Link. Proceedings of the Indian Academy of Sciences, 11:73-92.
- Rao AN. 2021. *Echinochloa colona* and *Echinochloa crus-galli*. En: Biology and Management of Problematic Crop Weed Species. Academic Press. pp. 197-239.
- Rao AN, Johnson DE, Sivaprasad B, Ladha JK, Mortimer AM, 2007. Weed management in direct-seeded rice. Adv. Agron. 93:153-255.
- Rem. 2024. Red de manejo de plagas. Online. URL: www.aapresid.org.ar/rem/mapas-rem.
Último acceso 5/5/2024
- Rodriguez S, Kruk BC, Satorre EH. 2019. Percepción de los agricultores de la Región Pampeana sobre las adversidades bióticas de los cultivos de grano. Rev. Facultad de Agronomía UBA, 39(1): 16-25.
- Rojas-Sandoval J, Acevedo-Rodríguez P. 2014. *Echinochloa colona* (junglerice). En: Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International. www.cabi.org/isc.

- Rouse CE, Roma-Burgos N, Barbosa Martins BA. 2019. Physiological assessment of non-target site resistance in multiple-resistant junglerice (*Echinochloa colona*). Weed Sci. 67(6): 622-632.
- Roush ML, Radosevich SR. 1985. Relationships between growth and competitiveness of four annual weeds. J. Appl. Ecol. 22: 895-905.
- Royo-Esnal A, Gesch RW, Forcella F, Torra J, Recasens J, Necajeva J. 2015. The role of light in the emergence of weeds: Using *Camelina microcarpa* as an example. Plos One 10: e0146079.
- Santos FM, Marchesan E, Machado SLO, Avila LA, Zanella R, Gonçalves FF, 2008. Persistência dos herbicidas imazethapyr e clomazone em lâmina de água do arroz irrigado. Planta Daninha 26(4):875-881.
- Satorre EH, de la Fuente EB. 2016. Las Malezas y la agricultura. En: Bases y herramientas para el manejo de malezas. En: Satorre EH, Kruk B, de la Fuente EB (eds.), Capítulo 1. Editorial Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. pp. 9-34.
- Satorre EH, de la Fuente EB, Mas MT, Suárez SA, Kruk BC, Guglielmini AC, Verdú AMC. 2020. Crop rotation effects on weed communities of soybean (*Glycine max* L. Merr.) agricultural fields of the Flat Inland Pampa. Crop Prot. 130:105068.
- Schwinghamer T, Van Acker R. 2008. Emergence timing and persistence of kochia (*Kochia scoparia*). Weed Sci. 56(1):37-41.
- Schwinning S, Fox GA. 1995. Population dynamic consequences of competitive symmetry in annual plants. Oikos 72(3):422-432.
- Schutte BJ, Regnier EE, Harrison SK, Schmoll JT, Spokas K, Forcella F. 2008. A hydrothermal seedling emergence model for giant ragweed (*Ambrosia trifida*). Weed Sci 26:555-560.
- Scott T, Rasgon J, Black W, Gould F. 2006. Fitness studies: developing a consensus methodology, pp. 171–181 en: Knols, B. G. J. y Louis, C. (eds), Bridging Laboratory and Field Research for Genetic Control of Disease Vectors. Wageningen, the Netherlands: Springer/UR Frontis Series Volume 11.

- Senasa. 2024. Servicio Nacional de Sanidad y Calidad Agroalimentaria. Online. URL: <https://www.argentina.gob.ar/senasa>.
- Shabbir A, Chauhan BS, Walsh MJ. 2019. Biology and management of *Echinochloa colona* and *Echinochloa crus-galli* in the northern grain regions of Australia. Crop Pasture Sci. 70:917-925.
- Shrestha A, De Souza L, Yang P, Sosnoskie L, Hanson B. 2018. Differential tolerance of glyphosate-susceptible and glyphosate-resistant biotypes of junglerice (*Echinochloa colona*) to environments during germination, growth, and intraspecific competition. Weed Sci. 66(3): 340-346.
- Shu K, Liu X -d, Xie Q, He Z -h. 2016. Two faces of one seed: hormonal regulation of dormancy and germination. Mol. Plant. 9:34-45.
- Sinavimo. 2024. Sistema Nacional de Vigilancia y Monitoreo de plagas. Online. URL: <https://www.sinavimo.gob.ar/>.
- SMN. 2021. Servicio Meteorológico Nacional. Disponible en: <https://www.smn.gob.ar/>.
- Snaydon RW, Satorre EH. 1989. Bivariate diagrams for plant competition data: modifications and interpretation. J. Appl. Ecol. 26(3):1043-1057.
- Soil Survey Staff. 2014. Keys to Soil Taxonomy. 12 th Edition, United States Department of Agriculture, National Resources Conservation Service (USDA-NRCS), 372 pp.
- Soltani E, Baskin CC, Baskin JM, Heshmati S, Mirfazeli MS. 2018. A meta-analysis of the effects of frugivory (endozoochory) on seed germination: role of seed size and kind of dormancy. Plant Ecol. 219:1283-1294.
- Somerville GJ, Powles SB, Walsh MJ, Renton M. 2017. Why was resistance to shorter-acting pre-emergence herbicides slower to evolve? Pest Manag Sci. 73(5):844-851.
- Springer TL. 2020. How does plant population density affect the biomass of Ravenna grass? GCB Bioenergy, 13:175-184.

- Stewart CL, Nurse RE, Van Eerd LL, Vyn RJ, Sikkema PH, 2011. Weed control, environmental impact, and economics of weed management strategies in glyphosate-resistant soybean. *Weed Tech.* 25(4):535-541.
- Storkey J, Moss S, Cussans J. 2010. Using assembly theory to explain changes in a weed flora in response to agricultural intensification. *Weed Sci.* 58(1):39-46.
- Swanton C, Clements D, Derksen D. 1993. Weed succession under conservation tillage: a hierarchical framework for research and management. *Weed Tech.* 7(2):286-297.
- Swanton CJ, Nkoa R, Blackshaw RE. 2015. Experimental methods for crop-weed competition studies. *Weed Sci.* 63(sp1): 2-11.
- Tahir H, Roma-Burgos N. 2021. Fecundity and seed dormancy variation within and among *Echinochloa* species. *Front. Agron.* 3:623425.
- Tahir H. 2016. Characterization of *Echinochloa* spp. in Arkansas. Tesis de Maestría en Ciencias de Cultivos, Suelo y Ambiente, Universidad de Arkansas. <https://scholarworks.uark.edu/etd/1733/>
- Taylorson RB, Dinola L. 1989. Increased phytochrome responsiveness and a high-temperature transition in barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) seed dormancy. *Weed Sci.* 37:335-338.
- Thiel CH, de David FA, Galon L, Deuner S, Forte CT, Perin GF, de David PR, Mossi AJ, Andres A, Concenço G. 2018. Physiology of weeds in intraspecific competition. *J. Agric. Sci.* 10(6): 334-340.
- Thompson K, Grime JP, Mason G. 1977. Seed germination in response to diurnal fluctuations of temperature. *Nature* 267:147-149.
- Valverde BE, Riches CR, Caseley JC (Eds.). 2000. Prevención y manejo de malezas resistentes a herbicidas en arroz: experiencias en América Central con *Echinochloa colona*. 1er Edición, Cámara de Insumos Agropecuarios, Costa Rica, 136p.

- Vencill WK, Nichols RL, Webster TM, Soteris JK, Mallory-Smith C, Burgos NR, Johnson WG, McClelland MR. 2012. Herbicide resistance: toward an understanding of resistance development and the impact of herbicide-resistant crops. *Weed Sci.* 60(sp1):2-30.
- Vila-Aiub MM, Gundel PE, Preston C. 2015. Experimental methods for estimation of plant fitness costs associated with herbicide-resistance genes. *Weed Sci.* 63(sp1):203-216.
- Vila-Aiub MM, Yu Q, Powles SB. 2019. Do plants pay a fitness cost to be resistant to glyphosate? *New Phytol.* 223:532-547.
- Vila-Aiub MM, Neve P, Powles SB. 2009. Fitness costs associated with evolved herbicide resistance alleles in plants. *New Phytol.* 184:751-767.
- Vinciguerra F, Olea I, Sabaté S, González Llonch C. 2010. Control de *Echinochloa colona* resistente a glifosato en Tucumán. VI Congreso Argentino de Citricultura. Libro de resúmenes, 2-4 de junio, Tucumán, Argentina.
- Visser M, Beaugendre A. 2019. Conditional dormancy of *Stipa lagascae* (Poaceae) bulk-harvested on seed increase plots in South Tunisia: a reassessment and a surprise. *Plant Ecol. Evol.* 152(3):450-459.
- Walker S, Wu H, Bell K. 2010. Emergence and seed persistence of *Echinochloa Colona*, *Urochloa panicoides* and *Hibiscus trionum* in the sub-tropical environment of North-Eastern Australia. *Plant Prot Quart.* 25:127-132.
- Weiner J. 1990. Asymmetric competition in plant populations. *Trends Ecol. Evol.* 5:360-364.
- Weiner J, Griepentrog HW, Kristensen L. 2001. Suppression of weeds by spring wheat *Triticum aestivum* increases with crop density and spatial uniformity. *J. App. Ecol.* 38: 784-790.
- Weiner J, Thomas SC. 1986. Size variability and competition in plant monoculture. *OIKOS*, 47:211-222.
- Westwood JH, Charudattan R, Duke SO, Fennimore SA, Marrone P, Slaughter DC, Swanton C, Zollinger R. 2018. Weed management in 2050: perspectives on the future of weed science. *Weed Sci.* 66(3):275-285.

- Wiles LJ, 2004. Economics of weed management: principles and practices. *Weed Tech.* 18:1403-1407.
- Wit CT de. 1960. On competition. *Versl. Landbouwk. Onderz.* 66: 1-82.
- Yoda K, Kira T, Ogawa H, Hozumi K. 1963. Self-thinning in over-crowded pure stands under cultivated and natural conditions. (Intraspecific competition among higher plants. XI.) *J Biol Osaka City Univ.* 14:107-129.
- Yousefi AR, Oveisi M, González-Andújar JL, 2014. Prediction of annual weed seed emergence in garlic (*Allium sativum* L.) using soil thermal time. *Sci Hortic. (Amsterdam)* 168:189-192.
- Yu Q, Cairns A, Powles S. 2007. Glyphosate, paraquat and ACCase multiple herbicide resistance evolved in a *Lolium rigidum* biotype. *Planta* 225: 499–513.
- Zambrano-Navea C, Bastida F, González-Andújar JL. 2013. A hydrothermal seedling emergence model for *Conyza bonariensis*. *Weed Res.* 53:213-220.
- Zhao W, Liu T, Liu Y, Wang H, Wang R, Ma Q, Dong H, Bi X. 2021. The significance of biomass allocation to population growth of the invasive species *Ambrosia artemisiifolia* and *Ambrosia trifida* with different densities. *BMC Ecol. Evol.* 21:175.
- Zhu Y, Wu J, Han L, Wang X, Li W, Guo H, Wei H, 2020. Nanozyme sensor arrays based on heteroatom-doped graphene for detecting pesticides. *Anal. Chem.* 92:7444-7452.