

**CENTRO AGRONOMICO TROPICAL DE INVESTIGACION Y
ENSEÑANZA**

SUBDIRECCION ADJUNTA DE ENSEÑANZA

PROGRAMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**CARACTERIZACION DE LA SUSCEPTIBILIDAD AL PROPANIL DE
POBLACIONES DE *Echinochloa colona* (L.) Link.**

Tesis sometida a la consideración del Comité Técnico Académico del Programa de Estudios de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, para optar al grado de

MAGISTER SCIENTIAE

Por

Jorge Ernesto Garro Alfaro

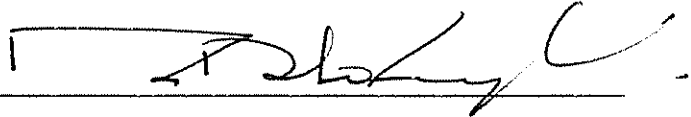
Turrialba, Costa Rica

1989

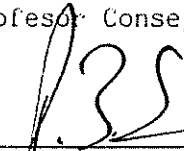
Esta tesis ha sido aceptada, en su presente forma, por la Coordinación del Programa de Estudios de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales Renovables del CATIE, y aprobada por el Comité Asesor del estudiante como requisito parcial para optar el grado de:

MAGISTER SCIENTIAE

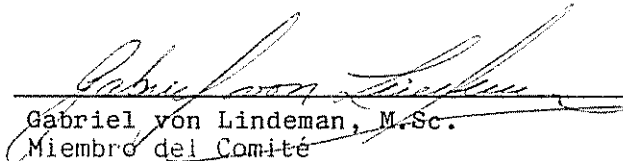
COMITE ASESOR:



Ramiro de la Cruz, Ph.D.
Profesor Consejero

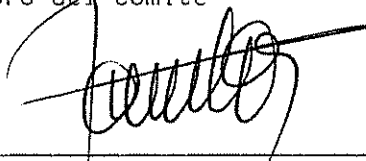


Philip Shannon, M.Sc.
Miembro del Comité



Gabriel von Lindeman, M.Sc.
Miembro del Comité

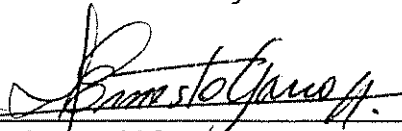
Miembro del Comité



Ramón Lastra Rodríguez, Ph.D.
Coordinador, Programa de Estudios de Posgrado



Dr. José Luis Parisi
Subdirector General Adjunto de Enseñanza



Jorge E. Garro Alfaro
Candidato

DEDICATORIA

Para Lorena

Francilena

y

Loreana.

Para mis padres Ernesto y Cecilia

Y con el deseo de que este estudio ayude a orientar la producción agrícola hacia el uso más racional de los agroquímicos, para que las generaciones futuras disfruten de una vida más sana.

AGRADECIMIENTOS

Manifiesto mi más sincero agradecimiento a las siguientes personas:

Al Dr. Ramiro de la Cruz, por su amistad, orientación y estímulos constantes.

Al Mg. Sc. Phil Shannon por su guía y valiosas sugerencias en la elaboración y el análisis de la información.

Al Mg. Sc. Gabriel Von Lindeman, por la revisión de este trabajo y sus acertadas sugerencias.

A Arnoldo Merayo, German Zúñiga y Rigoberto Solano por su colaboración en la ejecución del estudio.

Al Ing. Agr. José Joaquín Pacheco, por su colaboración para la obtención del financiamiento de los estudios.

Al programa de incremento a la productividad agrícola, por haberme dado la oportunidad de realizar los estudios de maestría.

Al Dr. Ramón Lastra, por su valiosa ayuda en la obtención de la financiación para concluir mis estudios de posgrado.

A mis amigos Elias de Melo Virgínio Filho, José y Susana Andino, Vicente y Alba López, Alejandro y Delmi Gallardo, Rolando y Helena Rodríguez, Emiliano y Doris Aguilar, José Banegas y René Ochoa.

A todos los compañeros de la promoción 87-89, por su amistad.

BIOGRAFIA

El autor nació en San José Costa Rica, el 19 de junio de 1952. Realizó sus estudios primarios en la Escuela Carlos Sanabria Mora de Pavas, y la secundaria en el Liceo Justo A. Facio.

A partir de 1973, realizó estudios en la Universidad de Costa Rica. Egreso en 1978 y graduado en la Escuela de Fitotecnia como ingeniero agrónomo en 1980 con el grado académico de licenciado.

En 1987 ingresó al sistema de estudios de posgrado del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica, y obtuvo el grado de Magister Scientiae en 1989.

TABLA CONTENIDO

	Pagina
RESUMEN	VIII
SUMMARY	X
LISTA DE CUADROS	XII
LISTA DE FIGURAS	XIV
1. INTRODUCCION	1
2. REVISION DE LITERATURA	3
2.1. Malezas en el cultivo del arroz.....	3
2.2. Propanil.....	4
2.2.1. Modo de acción y selectividad.....	6
2.3. Origen de la resistencia.....	7
2.4. Factores que afectan la tasa de aparición de resistencia	9
2.4.1. Genética.....	9
2.4.2. Presión de selección.....	11
2.4.3. La persistencia y uso continuado de herbicidas.....	12
2.4.4. Adaptabilidad de los biotipos resistentes.....	14
2.4.5. Banco de semillas.....	15
2.5. Resistencia cruzada.....	16
2.6. Mecanismos de resistencia.....	17
2.7. La resistencia y su uso en el desarrollo de nuevas estrategias en el manejo de malezas	20
2.8. Manejo de la resistencia.....	22
2.9. Manejo de herbicidas y prevención de la resistencia.....	22
3. MATERIALES Y METODOS.....	25
3.1. Colección de semilla.....	25
3.2. Pruebas de susceptibilidad.....	29
3.3. Procesamiento de datos.....	33

4.	RESULTADOS Y DISCUSION	34
4.1.	Respuesta de mortalidad según la concentración de propanil.....	34
4.2.	Respuesta de peso seco según la concentración del propanil	42
4.3.	Comparación de la CL_{50} y la CE_{50} con el historial de uso de propanil.....	47
4.4.	Porcentaje de resistencia en función de la CL_{99} de la población más susceptible.....	51
4.5.	Comparación entre las medias de mortalidad observadas y la línea de próbitos	53
5.	CONCLUSIONES	60
6.	RECOMENDACIONES.....	63
7.	LITERATURA CITADA	65
8.	APENDICE.....	74

Garro, Alfaro J. E. 1989. Caracterización de la susceptibilidad al propanil de poblaciones de *Echinochloa colona* (L.) Link. Tesis Mg. Sc. Turrialba, Costa Rica. 93 p..

Palabras claves: Malezas, *Echinochloa colona*, propanil, resistencia a herbicidas, susceptibilidad.

Caracterización de la susceptibilidad al propanil de poblaciones de *Echinochloa colona* (L.) Link.

Resumen

Se determinó la respuesta diferencial de la susceptibilidad al propanil de ocho poblaciones de *Echinochloa colona* (L.) Link, procedentes de las zonas arroceras de Aguirre, Parrita y una del Valle Central, en Costa Rica.

De acuerdo al análisis de las pendientes de las líneas de próbitos, los porcentajes de resistencia con relación a la población con dos años de uso de propanil(2-1C), la dispersión de las medias observadas de mortalidad respecto a la línea de próbitos y los resultados que mostraron la CL_{50} y la CE_{50} , las ocho poblaciones se ubicaron en cuatro grupos claramente definidos.

Un primer grupo compuesto por las poblaciones con historiales de uso de propanil de cero y dos años, con un ciclo anual de siembra del cultivo del arroz (0A y 2-1C). Estas mostraron la respuesta más susceptible con valores bajos de CL_{50} y CE_{50} , y altos valores de pendiente. Estos resultados demostraron una alta homogeneidad de la respuesta de mortalidad, y el estar compuestas en su mayor proporción de individuos susceptibles. Esto se manifestó con una fuerte relación entre las medias de mortalidad observadas y la línea de próbitos. Evidenciando el comportamiento propio de poblaciones susceptibles.

Un segundo grupo estuvo compuesto por las poblaciones con historiales de uso de propanil de más de 15 años y un ciclo de siembra anual del cultivo del arroz (15-1C1 y 15-1C2). Sobre éstas se utilizó el herbicida pendimentalina en preemergencia, el que aparentemente interfirió la evolución de la resistencia, lo cual quedó patente en el bajo valor de la pendiente de la línea de próbitos. Esto generó una respuesta heterogénea que indicó la presencia en la población de individuos susceptibles y resistentes, independientemente del bajo valor de la CL_{50} y CE_{50} . Esto fue demostrado por la dispersión de las medias observadas de mortalidad con respecto a la línea de próbitos en ambas poblaciones. Además, los resultados muestran la necesidad de continuar con el uso de la

pendimentalina en preemergencia, para evitar un rápido desarrollo de la resistencia.

Un tercer grupo se compuso de las poblaciones con historiales de uso de propanil de más de 15 y cinco años, con uno y dos ciclos de siembra anual del cultivo del arroz, respectivamente. Estas mostraron valores medios de CL_{50} y CE_{50} y con ello una respuesta media en resistencia. A pesar de esto, el valor de la pendiente mostró una respuesta con tendencia clara hacia la homogeneidad, y un dominio de los individuos resistentes. Esto se manifestó claramente en la dispersión de las medias observadas de mortalidad con respecto a la línea de próbitos. La presencia de plantas resistentes puede favorecer en el corto plazo un incremento rápido de la resistencia.

Un cuarto y último grupo lo conformaron las poblaciones con historiales de uso de propanil de más de 15 y 12 años, con dos ciclos de siembra anuales (12-2C y 15-2C). Estas obtuvieron la respuesta más resistente, convincentemente respaldada por el alto valor de la CL_{50} y CE_{50} y de la pendiente de la línea de próbitos; la que dejó ver con claridad una respuesta homogénea con un dominio de las plantas resistentes. Esto fue consolidado igualmente porque la dispersión de las medias observadas de mortalidad con relación a la línea de próbitos, fue debida básicamente a la presencia de plantas susceptibles.

Aún cuando sobre poblaciones con cinco, 12, y más de 15 años de uso de propanil, con dos ciclos de siembra anual del cultivo del arroz, así como una con más de 15 años y un ciclo de siembra (5-2C, 12-2C, 15-2C y 15-1C), se aplicaron la pendimentalina y otros herbicidas tales como el oxadiazon, butaclor y bentiocarbo en posemergencia temprana, en mezcla con el propanil, no se apreció un grado significativo de interferencia de estos herbicidas en el desarrollo de la resistencia.

El análisis comparativo de CL_{50} y CE_{50} , para años de uso de propanil a dos ciclos anuales de siembra, mostró un efecto creciente de la resistencia al aumentar los años de uso. Ello indica que la frecuencia de aplicación fue un factor determinante en la presión de selección. Igualmente, se hizo patente una relación directa entre el historial de uso continuado de propanil y el desarrollo de resistencia a este herbicida. Esto quedó establecido, dado que los mayores valores de CL_{50} y CE_{50} se obtuvieron para las poblaciones de mayor historial de uso de propanil, asociado a dos ciclos de siembra anual.

Garro Alfaro J. E. 1989. Characterization of the susceptibility to propanil of populations of *Echinochloa colona* (L.) Link. Thesis M.Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 93 p.

Key Words: Weeds, *Echinochloa colona*, propanil, herbicides resistance, susceptibility.

Summary

Differential response was found for susceptibility of eight population of *Echinochloa colona* (L.) Link, that originated from Aguirre, Parrita and the Central Valley of Costa Rica.

According to the analysis of the slopes of probits lines, the percentage of resistance in relation to the population that received two years of application of propanil, the range of observed means of mortality in relation to probits lines and the results of the CL_{50} and CE_{50} , the eight populations were classified in four clearly defined groups.

One group composed of those populations that received zero and two years of application of propanil for one harvest of rice for year (0A,2-1C). They were the most susceptible, having high values for CL_{50} , CE_{50} and for slopes. These results indicated a homogenic response to mortality and also that most of the individuals studied were susceptible. This is supported by a strong relation between the observed means of mortality and probits lines. It also indicates the performance of susceptible populations.

A second group composed of two populations that received more than 15 years of applications of propanil for one harvest of rice per year (15-1C1, 15-1C2). Pendimethalin was also applied to this group in preemergence. Apparently it interfered with the development of resistance. This was evident in the low slope values of probits lines. There was a heterogenic response indicating the presence of susceptible and resistant individuals, even though there were low CL_{50} and CE_{50} values. This was detected through a wide range of the observed means of mortality in relation to the probits lines of both populations. The results also show the need of continued use of pendimethalin in preemergence in order to avoid rapid development of resistance.

A third group was composed of populations of use of propanil over 15 and five years with one and two harvest of rice per year, respectively. They had average values of CL_{50} and CE_{50} and therefore showed intermediate resistance.

In spite of this, the slope value indicated a clear tendency of homogenic response along for individuals that were predominantly resistant. This was clearly indicated by the wide range of the observed means of mortality with respect to probit lines. This may permit, on a short term basis, a rapid increase in resistance.

A fourth group was composed of populations of over 15 years of use of propanil where two harvest of rice per year was done. They had the highest resistance response which is supported by high values of CL_{50} and CE_{50} and of the slopes of probits lines, which clearly indicate a homogenic response of predominantly resistant plants. This is evident through the wide range of the observed means of mortality with relation to probits lines, which indicated basically the presence of susceptible plants

Although pendimethalin was applied to populations of five, 12, and more than 15 years for two harvests per year and one of 15 years for one harvest per year (12-2C, 15-1C, 15-2C, y 5-2C), and also other herbicides like oxadiazon, butachlor y benthocarb which were applied at early postemergence mixed with propanil, they did not seem to be of any interference of these herbicide with the development of resistance.

The comparative study of CL_{50} and CE_{50} , for years of use of propanil for two harvest per year, indicated increased resistance along with increasing in years of use. This shows that the frequency of application is an important factor of selection pressure. Likewise it is evident that there is a direct relation between continued use of propanil and the development of resistance. This is indicated by high values of CL_{50} and CE_{50} obtained for populations of increasing years of use of propanil associated with two harvests per year.

LISTA DE CUADROS

Cuadro Nº		Página Nº
1	Equivalencia en Kg.i.a.ha ⁻¹ para las concentraciones involucradas en el estudio.....	31
2	Rango de concentraciones de propanil bajo las cuales se evaluaron las poblaciones involucradas en el estudio.....	32
3	Valores de pendiente de la líneas de regresión para ocho poblaciones de <i>Echinochloa colona</i> en su respuesta de mortalidad al propanil.....	35
4	Valores de CL ₅₀ e intervalos de confianza para la respuesta de mortalidad al propanil de ocho poblaciones de <i>Echinochloa colona</i>	37
5	Valores de pendiente de la líneas de regresión para ocho poblaciones de <i>Echinochloa colona</i> en su respuesta de peso seco al propanil.....	44
6	Valores de CE ₅₀ e intervalos de confianza para la respuesta de peso seco al propanil en poblaciones de <i>Echinochloa colona</i>	45
7	Porcentaje de plantas sobrevivientes a la concentración discriminatoria CL ₉₉ de la población 2-1C.....	53

APENDICE

1	Valores de CL ₅₀ en Kgia ha ⁻¹ e intervalos de confianza para la respuesta de mortalidad al propanil en ocho poblaciones de <i>Echinochloa colona</i>	78
---	---	----

2 Valores de CE_{50} en $Kg\text{ha}^{-1}$ e intervalos de confianza
para la respuesta de peso seco al propanil en ocho
poblaciones de *Echinochloa colona*.....78

LISTA DE FIGURAS

Figuras Nº		Pagina Nº
1	Líneas de regresión para la respuesta de mortalidad de ocho poblaciones de <i>Echinochloa colona</i>	36
2	Líneas de regresión para el porcentaje de inhibición del peso seco con relación al testigo en ocho poblaciones de <i>Echinochloa colona</i>	43
3	Peso seco como un porcentaje respecto al testigo en la respuesta al propanil de cuatro poblaciones de <i>Echinochloa colona</i>	48
4	Peso seco como un porcentaje respecto al testigo en la respuesta al propanil de cuatro poblaciones de <i>Echinochloa colona</i>	48
5	Comportamiento de la CL ₅₀ de acuerdo al historial en años de uso de propanil con dos ciclos de siembra anuales.....	50
6	Comportamiento de la CE ₅₀ de acuerdo al historial en años de uso de propanil con dos ciclos de siembra anuales.....	50
7	Dispersión de las medias de mortalidad observadas con relación a la línea de próbitos en la población 2-1C.....	55
8	Dispersión de las medias de mortalidad observadas con relación a la línea de próbitos en la población 0A.....	55
9	Dispersión de las medias de mortalidad observadas con relación a la línea de próbitos en la población 15-1C1.....	55
10	Dispersión de las medias de mortalidad observadas con relación a la línea de próbitos en la población 15-1C2.....	55

11	Dispersión de las medias de mortalidad observadas con relación a la línea de próbitos en la población 15-1C	58
12	Dispersión de las medias de mortalidad observadas con relación a la línea de próbitos en la población 5-2C.....	58
13	Dispersión de las medias de mortalidad observadas con relación a la línea de próbitos en la población 15-2C	59
14	Dispersión de las medias de mortalidad observadas con relación a la línea de próbitos en la población 12-2C	59

Apéndice

1	Porcentaje de mortalidad en la respuesta al propanil de ocho poblaciones de <i>Echinochloa colona</i>	75
2	Porcentaje de mortalidad en la respuesta al propanil de dos poblaciones de <i>Echinochloa colona</i>	76
3	Porcentaje de mortalidad en la respuesta al propanil de seis poblaciones de <i>Echinochloa colona</i>	76
4	Peso seco como un porcentaje respecto al testigo en la respuesta al propanil de ocho poblaciones de <i>Echinochloa colona</i>	77

1. INTRODUCCION

El arroz (*Oryza sativa*), uno de los cereales de mayor cultivo en el mundo, en Costa Rica tiene un alto valor socioeconómico por ser básico en la alimentación diaria de los costarricenses. Ocupa grandes extensiones ubicadas en cuatro regiones, como son: Chorotega, Pacífico Central, Brunca y Huetar Atlántica, con un área total de 41.509 hectáreas sembradas en el período 87-88 y 59.807 a setiembre de 1988. Se cultiva usando dos métodos de siembra: arroz de riego y de secano, bajo los cuales sufre la competencia de gran número de malezas, entre las que sobresalen las especies gramíneas, dado su comportamiento y arquitectura similar a la de las plantas de arroz. Dentro de éstas la *Echinochloa colona* (L.) Link, de amplia distribución y gran importancia en las zonas tropicales y subtropicales, pues se clasifica como una de las 10 malezas más nocivas del mundo. El combate de esta maleza ha sido de gran dificultad, aunque mejoró con la aparición del herbicida propanil (ácido 3,4 dicloropropionanilida), en la década de los sesenta. Sin embargo, la dependencia casi total de este producto ha provocado un uso continuado por muchos años y ha llegado a usarse por más de 20 años en algunas áreas, condiciones que son propicias para la aparición de biotipos resistentes (Gressel, 1987).

Los agricultores frecuentemente reportan combates erráticos de *Echinochloa colona*, a lo que responden con un mayor número de aplicaciones, así como con el incremento de las dosis para obtener un combate adecuado, lo que ha repercutido severamente sobre los costos de producción. En referencia a estas observaciones, algunos agricultores y agrónomos señalan la posibilidad de que las formulaciones actuales sean de

mala calidad, o bien, que la maleza ha adquirido algún tipo de resistencia. Así mismo, debemos considerar la posibilidad que la pérdida de efectividad se deba a otros factores, tales como: condiciones ambientales, germinación de la semilla, alta incidencia de la maleza o mal uso del producto. La existencia de esta serie de interrogantes así, como la necesidad de estudios de resistencia en nuestro país, nos llevó a plantear la presente investigación con los siguientes objetivos:

General:

Determinar el efecto del uso continuado y consecutivo de propanil, sobre el grado de susceptibilidad de *Echinochloa colona* a este herbicida.

Específicos:

- 1.- Evaluar los niveles de susceptibilidad al propanil en poblaciones de *Echinochloa colona*.
- 2.- Proveer información que permita generar recomendaciones para un uso adecuado del propanil y evitar el desarrollo de resistencia, si ésta aún no se detecta.
- 3.- Determinar la relación entre la frecuencia de uso del propanil y los niveles de susceptibilidad a este herbicida de las poblaciones de *Echinochloa colona*.

2. REVISION DE LITERATURA

2.1 Malezas en el cultivo del arroz.

La presencia de malezas en el cultivo del arroz varía con los métodos de siembra, condición del suelo y prácticas culturales. Destacan dentro de éstas las especies gramíneas, sobresaliendo según Holn et al., (1977), citado por Smith (1983), la *Echinochloa crus galli* (L.) Beauv y la *Echinochloa colona* (L) Link. En América del Sur y Centro América la *Echinochloa colona* es considerada dentro de las malezas más agresivas; junto con *Oriza sativa* (arroz rojo) *Cyperus rotundus* y *Leptochloa* spp en cultivo bajo riego o seco favorecido (González, 1983).

Smith (1983) señala que el principal problema de malezas en el cultivo del arroz es causado por *Echinochloa crus-galli*. La *Echinochloa colona* es la segunda en importancia, con tendencia a crecer a lo largo del Ecuador. Al respecto, Ocampo (1985), en un estudio sobre las principales malezas del cultivo del arroz, en las localidades de Aguirre y Parrita, en Costa Rica, señaló la presencia de 58 especies pertenecientes a 22 familias , con un 68% de gramíneas, dentro de las cuales sobresalen *Echinochloa colona*, *Ischaemum rugosum* y *Rottboellia cochinchinensis*. La mayor adaptabilidad la muestra la *Echinochloa colona*, dadas las propiedades y el crecimiento similares a las del arroz (Michael, 1983).⁶

La *Echinochloa colona* (L.) Link ha sido descrita por diversos autores como *colonom* (Behren y Hanf 1979; Cardenas, Reyes y Doll 1972). Al respecto Michael (1983) señala que la escritura correcta es *Echinochloa colona*, nombre que es derivado del latín no clásico , y el adjetivo colonus -a-um, que significa una colonia.

La *Echinochloa colona* es una de las 99 especies de malezas que han sido reportadas mostrando resistencia a herbicidas. Al respecto, Bandeen et al., (1982); Gressel (1986); LeBaron y McFarland (1989); Putwain et al., (1982) y Roche y Musik (1964), reportan la presencia de biotipos resistentes a las triazinas en campos de maíz, asociados con el historial de uso de productos de este grupo, con indicación de casos en los que se reportan hasta 19 años de uso consecutivo.

Molina (1987) Y Rincón (1981), en estudios efectuados en Colombia con el herbicida propanil, no evidenciaron la presencia de individuos resistentes, aunque sí señalan una respuesta diferencial por localidades.

Matsunaka (1983) anota que la *Echinochloa colona* puede mostrar una respuesta tolerante al propanil, cuando se aplica después del estado de tres a cuatro hojas, provocado por reservas de carbohidratos que permiten el rebrote de la planta, pero no debido a la presencia de la enzima aryl acylamidasa I.

2.2 Propanil

El arroz antes de la década de los sesenta sufría fuerte competencia de las malezas, entre las que sobresalen las especies gramíneas, dado su comportamiento y arquitectura similar a la de las plantas de arroz. Dentro de éstas la *Echinochloa colona* mostraba la mayor incidencia y causaba los principales problemas de control en el campo. El combate mejoró con el desarrollo en esta década del herbicida propanil (ácido 3,4 dicloropropionanilida), lo cual favoreció incrementos en la producción dada la recuperación de áreas con altas poblaciones de esta maleza, pero provocó una dependencia casi total del propanil para la producción arrocería en el mundo.

En Costa Rica la importación anual de propanil alcanza alrededor de los 250.000 Kg. i.a., lo que representa un alto porcentaje del consumo total de herbicidas y del total de agroquímicos.

El propanil se clasifica como una amida, es un herbicida de contacto que se le aplica en posemergencia a las gramíneas y hojas anchas en el cultivo del arroz. Es ampliamente usado cuando las gramíneas presentan de dos a cuatro hojas, la dosis varía según el estado de desarrollo de la maleza, pero oscila, por lo general, entre tres y seis kilogramos de ingrediente activo por hectárea. Por no ser sistémico, su translocación es limitada dentro de la planta, y actúa solo sobre las partes verdes con las cuales entra en contacto. El propanil produce clorosis seguida de necrosis en las hojas de especies susceptibles. En los últimos años se ha utilizado en mezcla con preemergentes, para obtener un efecto residual (British Crop Protection Council 1984, Klingman 1980, Naylor 1976, Rohm and Haas 1975, Weed Science Society of América 1983).

Naylor (1976) anota que, al igual que otros herbicidas, la efectividad del propanil depende de las condiciones climáticas que prevalezcan en el momento de la aplicación. Su acción óptima se obtiene entre los 20°C y 32°C. A temperaturas inferiores la acción del propanil se hace más lenta, a 18°C o menos se presentan fallas en el control. Las condiciones nubladas no son las más propicias dado que interfieren la penetración, aunque los otros factores sean adecuados (Rohm and Haas, 1975).

Hodson (1971), informa que temperaturas superiores a los 30°C, en el momento de la aplicación, han causado incrementos en la absorción y en la actividad del propanil. Similares efectos se anotan para los días largos y las condiciones favorables de altas tasas de crecimiento y transpiración .

2.2.1. Modo de acción y selectividad.

El propanil es el típico herbicida altamente inhibidor de la reacción de Hill de la fotosíntesis, actúa como un poderoso bloqueador del flujo fotosintético de electrones. Además, se señala que intervienen otros mecanismos de acción, los que no han sido descritos (Good 1961, Matsunaka 1983, Moreland et al., 1969). Al respecto, la British Crop Protection Council (1984) y Oorschot (1976) señalan un efecto secundario del propanil como inhibidor del crecimiento. Además, Good (1961); Hofstra y Switzer (1968), encontraron que este herbicida afecta la absorción del agua e interfiere la respiración así como la síntesis del ARN y de las proteínas. Aunque existe controversia al respecto, Bethlenfalvay y Castel Franco (1978) y Moreland et al., (1969), sugieren que la inhibición ocurre entre el aceptor primario de electrones de la fotosíntesis II, el compuesto Q y la PQ (plastoquinona). También se ha determinado que el propanil actúa sobre la síntesis de ATP. Estos reportes evidencian el efecto de este herbicida sobre otras rutas metabólicas, además de la fotosíntesis.

Estudios realizados por Yih et al., (1968) sobre la selectividad del propanil al arroz, mostraron que la tolerancia es debida a una rápida detoxificación del herbicida, la cual ocurre en dos pasos: En el primero el propanil sufre oxidación a una 3,4-dicloroacetanilida intermedia, en el segundo, es rápidamente hidrolizado a dichloroanilina más ácido láctico.

Matsunaka (1983) citando a Mc Rae et al., (1964), Adachi et al., 1966 y Akatsuca (1966), señala que la tolerancia de la planta de arroz al propanil se explica por la existencia de una enzima aislada en 1964, denominada aryl acylamidasa I, que hidroliza al propanil a 3,4-dichloroanilina y ácido

propiónico. En *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv, el propanil sigue estos mismos pasos metabólicos pero a una menor velocidad, la que puede llegar a ser 20 veces mayor en el arroz que en la maleza.

Esto fue documentado por Still y Kazieran (1967) y Adachi et al., (1966) citados por Matzunaka (1983) quienes, trabajando con extractos de arroz y *Echinochloa crus-galli*, demostraron que los dos eran capaces de hidrolizar el propanil, pero el extracto de arroz fue de 10 a 20 veces más activo. Igualmente, Matzunaka (1983) encontró que el arroz es 40 veces más tolerante al propanil. Este mismo autor, trabajando con arroz y *Echinochloa crus-galli*, encontró que la actividad fotosintética fue inhibida en ambas al tratarse con propanil, sólo que el arroz se recuperó completamente dos o tres horas después, lo que no ocurrió para *Echinochloa crus-galli*.

Diversos estudios han documentado que la acción de la aryl acylamidasa puede ser interferida por el efecto inhibitorio de la enzima que causan los insecticidas carbamatos y organofosforados. Esto provoca que el propanil le ocasione severa fitotoxicidad a las plantas de arroz (Eberlein y Behrens 1984, Matzunaka 1983, Weed Science Society of America 1983).

Igualmente Khodayary et al., (1986), señala que la tasa de hidrólisis del propanil a 3,4 dichloroanilina por la enzima aryl acylamidasa, fue interferida por la acción del insecticida carbaryl, así como en menor intensidad por el methomyl y el methyl parathion.

2.3. Origen de la resistencia a los herbicidas.

La evolución de la resistencia se asocia a monocultivos con mono herbicidas, en especies que son parcial o enteramente autopolinizables, por

lo general, de ciclos anuales. Ello ha favorecido el incremento de la resistencia a partir de una mutación o de una variación genética. Esta es artificialmente seleccionada por herbicidas que producen fuerte presión de selección, característica que se asocia a compuestos persistentes en el suelo, como por ejemplo, las s-triazinas, chlorotoluron y sulfonilurea. En el caso de paraquat, ésta es provocada por las constantes y frecuentes aplicaciones. De hecho la resistencia no evoluciona a bajas presiones de selección. (Gressel y Segel 1982, Gressel 1989, LeBaron y McFarland 1989).

La primera respuesta documentada al desarrollo de la resistencia la obtuvo Ryan (1970) al detectar en un huerto un biotipo de *Senecio vulgaris* con resistencia a la simazina, un herbicida del grupo de las triazinas. Inicialmente se informó la presencia de 29 especies resistentes en Suiza, en 1981, las que se incrementaron a 37 en 1983. Al respecto LeBaron y McFarland (1989) reportan la presencia de 55 especies de malezas resistentes a herbicidas del grupo de las triazinas, que representan el mayor número entre todos los grupos de herbicidas. Dentro de éstas se pueden citar *Chenopodium album*, *Amaranthus* spp, *Melampodium* spp, *Solanum nigrum*, *Poa annua*, *Bromus tectorum*, *Setaria viridis*, *Echinochloa crus-galli*, *Digitaria sanguinalis*, *Veronica persica*, y *Galisonga ciliata*.

Además de las triazinas se destacan las sulfonilureas, un grupo nuevo con gran cantidad de individuos que han desarrollado resistencia en un corto tiempo. Diferentes reportes citan a *Poa annua*, *Conyza linifolia*, *Hordeum glaucum*, *Hordeum leporinum*, *Erigerum philadelphicus* y *Arctotheca calendula*, como resistentes a metoxuron y otras ureas, al igual

que a los bipiridilos paraquat y dicuat. Se cita también a *Avena fatua* con resistencia a diclofop-metyl, al igual que *Matricaria perforata*, *Commelina diffusa* y *Chenopodium album*, con resistencia a herbicidas del grupo de los fenoxi. Más recientemente se informa de *Eleusine indica* con resistencia a todas las dinitroanilinas. Igualmente se muestran malezas resistentes a trifluralina y otras dinitroanilinas, así como a aminotriazol, carbamatos, propanil, uracilos, bromoxinil, diuron, mecoprop, MSMA, DSMA y pyrazon. Con un total de 99 especies resistentes a herbicidas reportados a 1989 (Ahrens et al., 1981 Gressel y Segel 1982, Holt y LeBaron., 1989, Howat 1987, LeBaron y McFarland (1989), Nudge 1984, Powles y Howat 1989, Powles 1986, Putwain et al., 1982, Stephenson et al., 1989, Vaughn 1989).

2.4. Factores que afectan la tasa de aparición de resistencia

2.4.1. Genética

Los conocimientos apropiados de genética ayudan a predecir la frecuencia inicial de la resistencia, además de que provee a los científicos una base del conocimiento necesario para prevenir el intercambio genético entre poblaciones, y de esta manera controlar la difusión de la resistencia, la cual depende del número de genes involucrados (Gressel y Segel 1982, Machado 1982; Putwain et al., 1982).

Cuando ocurre la resistencia genética uno o más alelos por resistencia pueden estar presentes al mismo nivel en la población de campo de la maleza. Es poco probable que nuevos genes puedan aparecer, aunque sí pueden ser transferidos a otra especie. De hecho, el modo de herencia, la dominancia y el número de genes puede gobernar la frecuencia inicial de los genes de resistencia en la población (Gressel y Segel 1982).

Por lo general, la tolerancia a herbicidas es herencia simple o monogénica, debida a un solo gen con un solo locus, pero se han encontrado todos los modos de resistencia posible, los que van desde monogénesis dominante hasta poligénesis (Gressel y Segel 1982).

Gressel (1986) anota que la diversidad de modos de herencia de la resistencia es especialmente sorprendente en atrazina. Así, la tolerancia a atrazina es heredada cuantitativamente en lino (*Linum angustifolium*). En maíz (*Zea mays*) es controlada por un solo gen dominante. Así mismo, en soya (*Glycine max*) la susceptibilidad a metribuzín en algunos cultivares y la tolerancia en tomate (*Lycopersicon esculentum*) a este mismo herbicida es dada por un solo gen, mientras en *Brassica campestris* y otras malezas los rasgos son heredados maternalmente. Similar modo de herencia presenta el arroz, en que un solo gen dominante le confiere la tolerancia al propanil. En herbicidas con múltiples sitios de acción se involucra un mayor número de genes, los que tienen un efecto aditivo sobre el desarrollo de la resistencia; similar efecto ocurre cuando se usan mezclas de herbicidas (Edwards et al., 1976, Faulkner 1982, Gressel y Segel 1982, LeBaron y Gressel 1982; Machado 1982, Van de Loo y Powles 1987).

Otro factor que debemos considerar dentro de la genética es la variabilidad presente en los biotipos silvestres, aunque esta se encuentre en una baja proporción. Al respecto Gasquez y Darmency (1989) determinaron la presencia en una alta tasa de un gen mutante de resistencia en una población silvestre de *Chenopodium album*, que nunca había sido tratada.

En un estudio de la reacción de la especie *Bromus diandrus* Roth a los herbicidas chlorsulfurom y simazina, se encontró, que dentro de cada población habían diferencias significativas en su respuesta a cada herbicida.

Los autores infirieron que las plantas en esta población difieren en relación con los genes que determinan su respuesta a los herbicidas. Similares resultados se obtuvieron con 2,4-D y MCPA, al trabajar con dos poblaciones de *Carduus nutans* L. (Harrington y Popay 1987; Kon et al., 1987; Van de Loo y Powles 1987).

2.4.2. Presión de selección

Las poblaciones de malezas interactúan en forma constante dentro del agroecosistema con las diferentes prácticas agrícolas, lo que provoca variaciones en el número y densidad de las especies presentes (Putwain et al., 1982).

Aunque los cambios en la composición de las especies de malezas ocurren también con otros métodos de control, son más acentuados cuando se usan herbicidas, dada la fuerte presión de selección que estos ejercen (Gressel y Segel 1982, Holzner y Numata 1982, Putwain et al., 1982, Radosevich y Holt 1984).

La persistencia y la constante aplicación de los herbicidas provocan la presión de selección. Esta es el resultado de la muerte efectiva, la que se mide a partir de la producción de semillas o propágulos sobrevivientes al final del ciclo de la planta. Esta es diferente de la muerte en el momento de la aplicación, que el agricultor mide después del tratamiento del herbicida. La muerte efectiva es uno de los factores principales que incide directamente sobre la evolución de la resistencia (Gressel 1987, Gressel y Segel 1982). De hecho, la resistencia no evoluciona a una baja presión de selección, este es el caso del 2,4-D y MCPA, de los cuales, a pesar de su uso continuo por más de 30 años, sólo han aparecido cuatro especies con un comportamiento

tolerante. Esto se explica porque estos herbicidas pertenecen a un grupo que se degrada rápidamente, con una muy baja muerte efectiva y con múltiples sitios y mecanismos de acción. (Davis y Linscott 1986, Gressel 1989, Gressel y Segel 1982).

Dado que la genética está involucrada en la producción de individuos resistentes, esto hace evidente que un más rápido enriquecimiento por resistencia es producto de más altas tasas de mortalidad efectiva, la que a su vez es función de la toxicidad y persistencia de los herbicidas (Gressel y Segel 1982). Estos mismos autores anotan que el porcentaje de mortalidad para herbicidas varía entre el 40 y el 90 % y de un 90 a un 95% puede provocar un incremento en la resistencia de cinco a 10 veces por año, lo que permitiría que la resistencia se manifieste en un período de 10 años.

2.4.3. La persistencia y el uso continuado de los herbicidas

Estos factores ejercerán una mayor o menor presión de selección, dependiendo de la frecuencia de aplicación del mismo. Por lo tanto, la resistencia es esperada como un resultado del uso constante y repetido de herbicidas, además de por su alta persistencia. Esto lleva a una alta muerte efectiva, lo que provocará en el largo plazo un cambio en la flora de maleza (Putwain et al., 1982, Radosevich y Holt 1984).

Ante una mayor persistencia del herbicida o una mayor frecuencia de aplicación, habrá una mayor tasa de mortalidad de plántulas de las especies susceptibles a las dosis normales de los productos. Esto provoca una mayor presión de selección y un rápido incremento de individuos resistentes. De esta manera la resistencia a triazinas puede desarrollarse en forma rápida,

dada su persistencia. Similar efecto se puede obtener por el uso repetido de un mismo herbicida no persistente, especialmente si este tiene una alta tasa de muerte efectiva (Ellis y Kay 1975a, Ellis y Kay 1975b, Gressel 1987, Putwain et al., 1982).

Al respecto, Harvey y Harper (1982) y Powles y Howat (1989) mencionan que *Hordeum glaucum*, *Poa annua* y *Conyza linifolia* han desarrollado tolerancia a paraquat, motivado en el uso constante de este herbicida, el cual en algunas ocasiones llegó hasta ocho o 10 veces al año, y se extendió por períodos que variaron de nueve a 13 años.

Bandeen et al., (1982) y Gressel et al., (1982), citando a Holliday y Putwain (1974), encontraron una relación directa entre el número de años o uso repetido de triazinas y el desarrollo de resistencia.

Bajo condiciones tropicales, la alta temperatura del suelo, la mayor actividad microbiana y la mayor precipitación provocarán una degradación más rápida, así como lavado de los herbicidas aplicados al suelo. De esta manera disminuye la presión de selección del herbicida. Al respecto, Gressel y Segel (1982) señalan que en la faja maicera de los Estados Unidos, donde no se reportan especies resistentes a herbicidas, se presenta un clima caluroso y una larga estación de crecimiento, diferente a las áreas donde ha aparecido primero la resistencia, y las que se caracterizan por bajas temperaturas y baja actividad microbiana. Estas condiciones pueden decrecer la muerte efectiva por triazinas, con lo cual disminuye la tasa de enriquecimiento por resistencia. Debemos también considerar que las condiciones tropicales son más propicias para el crecimiento y la reproducción agresiva de las malezas, y que su crecimiento es continuo entre generaciones, lo que no sucede en los climas templados. Esto puede provocar a largo plazo un más rápido incremento por resistencia.

2.4.4. Adaptabilidad de los biotipos resistentes

La pérdida de la capacidad adaptativa de los biotipos resistentes en relación con los susceptibles se cita frecuentemente en la literatura. Esta menor habilidad competitiva se explica en función de que los mecanismos que confieren la resistencia generan pérdida de eficiencia para realizar otros procesos fisiológicos vitales. Al respecto, Haldane citado por Gressel y Segel (1982), señala esto como el costo de la resistencia. Esta pérdida de propiedades adaptativas parece ser un fenómeno general, y se ha reportado en organismos como bacterias hongos e insectos resistentes a sus respectivos pesticidas (Gressel Segel 1982).

Cuando los biotipos resistentes crecen en competencia con los susceptibles de la misma especie, sin la aplicación del herbicida, su adaptabilidad es de alrededor de la mitad del biotipo susceptible. Esto se explica dado que la planta está consumiendo parte de su energía total en la producción de un mecanismo de detoxificación, sacrificando así su capacidad reproductora. Esta pérdida de propiedades adaptativas de las malezas no es significativa cuando los herbicidas persisten a través de la estación, pero sí incide negativamente cuando la persistencia cesa. Así se favorece la dominancia de los biotipos susceptibles, dado que pueden germinar una vez que el herbicida ha sido degradado, o bien, si no es persistente (Gressel y Segel 1982). De esta manera el herbicida con una alta tasa de muerte efectiva a través de la toxicidad inicial, únicamente podría estimular una lenta evolución hacia la resistencia, contrario a lo que ocurrirá con un herbicida con una alta mortalidad, a causa de la toxicidad y alta persistencia. De acuerdo con lo anterior, podemos deducir que la tasa de evolución de la resistencia en

monoherbicida y monocultivos no es afectada por las bajas propiedades competitivas de los biotipos resistentes (Gressel 1989, Gressel y Segel 1982).

Radosevich y Holt (1984), Holt y Radosevich (1983), concluyeron que los biotipos resistentes de *Amaranthus retroflexus* y *Senecio vulgaris* produjeron menos materia seca y menos producción de semillas, tanto bajo condiciones competitivas como no competitivas.

Varios autores señalan en estudios realizados con *Hordeum glaucum*, *Hordeum leporinum*, *Alopecurus myosuroides* Huds., *Amaranthus powellii* y *Amaranthus retroflexus*, al medir la sobrevivencia de las plantas y la producción y germinación de sus semillas, que siempre los biotipos resistentes fueron inferiores a los susceptibles (Tucker y Powles 1987; Ulf-Hansen et al., 1987; Van de Loo y Powles 1987).

2.4.5. Banco de semillas

El banco de semillas de malezas en el suelo es muy dinámico, las malezas producen nuevas semillas y sólo un porcentaje muy bajo, entre el 5% y el 10% germinan anualmente para producir nuevas plantas. Al germinar y emerger las plántulas compiten por espacio. Esto provoca que la dinámica poblacional de entradas y salidas del banco de semillas afecte la evolución de la resistencia, ante la desventaja adaptativa de los biotipos resistentes.

Cuando se aplica presión de selección por acción herbicida, se incrementa la entrada de semillas de los biotipos resistentes a la población de semillas del suelo. Ahora bien, asumiendo que la frecuencia de individuos resistentes en una población natural es baja, la entrada de semillas al banco es inferior a la de los biotipos susceptibles. A lo anterior se suma que la

proporción de semillas que germinan en el siguiente año es únicamente un pequeño porcentaje del total introducido al banco en el año anterior. Como también germinan las semillas de los biotipos susceptibles, se provoca entonces un fuerte efecto diluyente de las plántulas del biotipo resistente. De esta manera el banco de semillas actúa entonces como un factor regulador, retardando el crecimiento de la población resistente (Gressel y Segel 1982, Haas y Streibig 1982, Way 1976).

Sin embargo Putwain et al., (1989) determinaron que la labranza convencional interfiere la dinámica del banco de semillas, al enterrar semillas de biotipos resistentes y susceptibles de *Senecio vulgaris*, lo que provocó latencia forzada. Posteriormente la sobrevivencia fue similar para ambos biotipos, protegiéndose así los biotipos resistentes de una rápida eliminación. Relacionado con esto, Weaver y Thomas (1986) observaron una mayor dormancia en el biotipo resistente de *Amaranthus* sp.

2.5. Resistencia cruzada.

La resistencia cruzada entre herbicidas viene a ser una complicación adicional, aunque para el caso es menos frecuente que en los insecticidas. Esto se explica porque existe una gran variedad de herbicidas que actúan en una amplia variedad de sitios de acción dentro de las plantas, por lo que se espera menos resistencia cruzada. Las triazinas es el grupo de herbicidas más extensivamente usado y al cual se ha desarrollado más resistencia cruzada, dado que estos herbicidas tienen similar modo de acción (Bandein et al., 1982, Fuerts et al., 1986a, Fuerts 1989, Prado et al., 1989, Vencill y Foy 1988).

Un biotipo de *Lolium rigidum* representa el primer reporte de especies de malezas con resistencia cruzada a herbicidas de diferente modo

de acción. Los herbicidas a los cuales es resistente esta especie son fluazifop-butyl, haloxyfop-metyl, setoxydin, alloxydin, chlorsulfuron y metsulfuron. La aparición de este tipo de resistencia es de considerable importancia, dado que el modo de combatir estas malezas es más difícil, al presentar escape a estos compuestos específicamente eficaces contra especies gramíneas. En estas circunstancias es recomendable alternar varias opciones de control (Gressel y Segel 1982; Heap 1987; Holt y LeBaron 1989; Powles 1986; Poules y Howat 1989).

Fuerst et al., (1986a) encontraron que biotipos resistentes a las triazinas en *Amaranthus hybridus*, *Senecio vulgaris*, *Chenopodium album* y *Brassica napus* manifestaron igualmente resistencia a bromacil, pyrazon y buthidazole. Además, *Amaranthus hybridus* se caracterizó por mostrar resistencia cruzada a productos que afectan la fotosíntesis, dentro de los que se anotan simazina, metribuzín, linuron y desmedifan. Todos los cuatro biotipos mostraron un patrón similar de resistencia cruzada, sugiriendo que una mutación semejante les confiere la resistencia.

Moss (1989) señala que *Alopecurus myosuroides* con resistencia a chlorotoluron, mostró resistencia cruzada a otros 15 herbicidas, dentro de los que sobresalen isoproturon, terbutrina, pendimentalina, y diclofop-metyl. La especie *Kochia scoparia* (L.) Schrad presentó biotipos con resistencia cruzada a chlorsulfuron y metsulfuron (Thill et al., 1989).

2.6. Mecanismos de la resistencia

Se han identificado varios mecanismos que pueden ser determinantes en la expresión de la resistencia. Dentro de éstos se mencionan los físicos, físico-fenológicos, biofísicos y los fisiológicos o bioquímicos. Entre los físicos

se citan cutículas más o menos gruesas, tamaño y distribución de estomas, morfología de la hoja, localización de meristemos, pubescencia, hábitat de crecimiento, profundidad de raíz y metabolismo (Jensen 1982, LeBaron y Gressel 1982, Radosevich y Holt 1982). Los físico-fenológicos se presentan en malezas en las cuales la fenología ha variado como producto de las fuerzas selectivas de los herbicidas. Tal es el caso de especies de malezas que han evolucionado a los herbicidas germinando tardíamente, como se reporta para *Erenocarpus retigerus*. Los biofísicos se citan en especies de plantas que muestran selectividad a los herbicidas, basado en una absorción, translocación y metabolismo diferencial, y se mencionan herbicidas tales como 2,4-D y fenilureas asociados a este mecanismo (Gressel et al., 1982, Harvey Harper 1982, Jensen 1982).

La evolución de mecanismos fisiológicos o bioquímicos de la resistencia es la principal alternativa para que las plantas puedan tolerar la acción de los herbicidas. Por tanto, la tolerancia es función de la tasa de detoxificación, de tal manera que si esta se incrementa puede producir mayor tolerancia (Gressel y Segel 1982).

Con algunos herbicidas la concentración fitotóxica en los cloroplastos causa una serie de cambios que resultan en el deterioro y destrucción última de su sistema de membranas, lo que sugiere que más que una simple inanición por carbohidratos están involucrados otros efectos que terminan con células y tejidos de la planta. Algunas malezas han evolucionado mecanismos que inhiben esta acción fitotóxica, lo que se explica porque los rasgos de la resistencia están presentes en la población aún antes del uso de los herbicidas. De tal forma que cada vez más plantas resistentes son

capaces de metabolizar estos herbicidas, con lo cual recobra gradualmente la actividad fotosintética. Esta recuperación indica que el punto de unión en los sitios activos con el herbicida es reversible, y que los niveles fitotóxicos del compuesto en la hoja pueden ser reducidos por los mecanismos de detoxificación. Dentro de éstos mecanismos se citan la dealkilación, hidroxilación, conjugación, oxidación, descarboxilación, deaminación, y dehalogenación (Arntzen et al., 1982, Jensen 1982, Radosevich y Holt 1984).

Hirschberg y McIntosh (1983), Pfister et al., (1981), estos autores establecieron que la resistencia de biotipos de *Amaranthus hybridus* a las triazinas, se debe a que la atrazina redujo su afinidad por el sitio de acción en la proteína 32KD del cloroplasto, también llamada proteína Qb. Esto es provocado por una mutación en esta proteína, que produjo una sustitución del aminoácido serina en el biotipo susceptible a glicina en el biotipo resistente, lo que confiere la resistencia al impedir la acción inhibitoria de este grupo de herbicidas (Lehoczki et al., 1984, Arntzen et al., 1982).

Similar modo de acción señalan Thill et al., (1989) para la tolerancia de las sulfonilureas en que una alteración del sitio de unión del herbicida y una pérdida de sensibilidad, aparentemente, son los mecanismos responsables de la resistencia a las dinitroanilinas. Vaughn y Vaughn (1988) y Vaughn (1989) reportan que la enzima beta tubulina en el biotipo resistente de *Eleusine indica*, confiere estabilidad a los microtubulos y genera así la resistencia a las dinitroanilinas. Connelly et al., (1988) concluyeron que la tolerancia diferencial a bentazon entre genotipos de soya se debe a la capacidad de algunos materiales del cultivo para formar conjugados del tipo hydroxibentazon.

La resistencia a paraquat se ha desarrollado en al menos ocho especies. Para explicar esta resistencia se han propuesto dos hipótesis:

1.-Sobreproducción de enzimas. 2.-Exclusión del sitio de acción. De acuerdo con la primera, la resistencia es debida a un incremento en la actividad de una super oxidasa dismutasa y otras enzimas de los cloroplastos que lo protegen de las formas tóxicas de oxígeno, formadas por paraquat en presencia de luz (peróxidos). Una de las limitaciones de esta teoría es que la producción de enzimas sólo puede explicar bajos niveles de resistencia, no como sucede en biotipos que muestran 100 veces más tolerancia que las susceptibles. En *Lolium rigidum* esta tolerancia ha sido correlacionada con un 50% de nivel más alto de peróxido dismutasa (Fuerst 1989).

Alternativamente, la segunda hipótesis explica la resistencia como una rápida separación del paraquat fuera del cloroplasto o del sitio de acción, lo cual fue documentado midiéndolo la emisión de fluorescencia de la clorofila en biotipos resistentes y susceptibles tratados con el herbicida, lo que demostró escasa movilidad del ion paraquat en los primeros (Fuerst 1989).

Para herbicidas del grupo fenoxi como 2,4-D y otros con múltiples sitios de acción, los mecanismos de resistencia no son claramente conocidos, pero implica que estos productos poseen diferentes grupos reactivos, para los cuales deberá existir igual número de pasos de detoxificación, lo que ha favorecido una lenta evolución de resistencia en estos herbicidas.

2.7. La resistencia y su uso en el desarrollo de nuevas estrategias en el manejo de malezas

La variación genética en las malezas tolerantes a herbicidas puede ser usada para promover o modificar el genotipo de los cultivos en su respuesta a ciertos herbicidas, Esto se obtiene incrementando su nivel de tolerancia

genética, lo cual mejora la selectividad a los herbicidas recomendados y produce cambios en las estrategias de uso de estos productos (Machado 1982, Faulkner 1982).

La selección de cultivos tolerantes puede lograrse por tres métodos: mejoramiento genético en campo, ingeniería genética y cultivo de tejidos. El primer criterio de selección de plántulas es mediante sobrevivencia y clasificación visual de tolerancia. Estas técnicas se enfocan al desarrollo de cultivares con resistencia a herbicidas con múltiples sitios de acción, o bien, a varios productos (Faulkner 1982, Gressel 1987).

Netzer (1984) anota que en la actualidad se trabaja en el desarrollo de cultivares de soya con resistencia a triazinas, a través de la transferencia de genes. De igual manera, se hacen esfuerzos para conferir resistencia a glifosato en cultivares de maíz y soya, para de este modo reducir el uso de triazinas en estos cultivos.

Además el desarrollo de una flora de malezas resistente no siempre es detrimental. El control químico de *Pennisetum clandestinum* en plantaciones de café resultó en una flora de malezas básicamente no competitiva (Way 1976). Al respecto Gressel et al., (1982) anota que un biotipo de *Stellaria* sp con resistencia a triazinas, mostró ser una ventaja al formar una alfombra como cobertura vegetal, la cual no afectó al maíz y fue útil en la prevención de la erosión del suelo. Adicionalmente, Kube et al., (1989) señalan que la tolerancia a triazinas en *Sorghastrum nutans* (L.) Nash ha venido a ser útil con propósitos agrícolas.

2.8. Manejo de la resistencia

Los estudios sobre el manejo de la resistencia es un tema que ha preocupado a los investigadores, los que han definido varios factores por considerar: genéticos, biológicos y operacionales.

Para el estudio de los factores genéticos, se debe considerar el valor potencial de los alelos susceptibles en la prevención de la resistencia, retardando o revirtiéndola mediante dos tácticas de manejo que pueden implementarse. 1.- Reducción de la incidencia de los R alelos y 2.- Mantenimiento de los S alelos en la población. De hecho el mejor manejo se logra cuando ambas tácticas son coordinadas (Bradshaw 1982; Moss 1989, Radosevich et al., 1989).

Dentro de los factores biológicos debemos considerar el flujo genético en el espacio y en el tiempo, las relativas propiedades ecológicas de los biotipos resistentes con respecto a los biotipos susceptibles y especies de cultivos (Radosevich et al., 1989).

Los factores operacionales consideran todas las labores de preparación de suelo, cosecha, riego, movimiento de personal dentro del campo, los cuales participan activamente en la diseminación de las malezas. Esto destaca la importancia de las medidas de control en esta etapa (Radosevich et al., 1989).

2.9. Manejo de herbicidas y prevención de la resistencia

El conocimiento de la ecología de los cultivos, de las malezas, de la agronomía, y el sentido común, pueden ayudar al desarrollo de estrategias

que ayuden a hacer una efectiva prevención del desarrollo de resistencia de las malezas a los herbicidas. Dentro de éstas debemos poner especial atención a los productos de bajo costo, ya que éstos tienden a ser usados masivamente y sin mayor cuidado por los agricultores. Ello facilita la aparición de resistencia, tal como sucedió con las triazinas en el cultivo del maíz (Gressel 1987; Gressel y Segel 1982; Slife 1986). Similar situación se produce con el uso continuo de un herbicida, pero se puede evitar utilizando rotación o mezclas de herbicidas con diferente modo de acción. Además, se debe promover el uso racional de los herbicidas persistentes y de liberación lenta, así como de los nuevos protectores herbicidas, tales como dialildicloroacetamida, usado en combinación con EPTC en el cultivo del maíz, y ciometrinile, que se aplica a la semilla de sorgo para protegerla del daño que producen herbicidas del grupo de las cloroacetanilidas, . Esto por el intenso uso de herbicidas que son favorecidos por los protectores y la persistencia de los primeros, que provocan una alta muerte efectiva, y por tanto una fuerte presión de selección. También se debe evitar el uso de herbicidas con propiedades mutagénicas, que pueden favorecer una rápida evolución de la resistencia por la inducción de individuos mutantes resistentes (Gressel 1987; Gressel y Segel 1982, LeBaron y Gressel 1982, LeBaron y McFarland 1989, Moss 1989, Slife 1986).

Es útil el uso de herbicidas de acción rápida, ya que permite prevenir la producción de semillas o de propágulos, con incidencia sobre la reserva del banco de semillas, retardando o evitando así la evolución de la resistencia (LeBaron y McFarland 1989).

Adicionalmente, algunas prácticas de manejo o culturales, tales como la mínima o cero labranza, los programas de manejo integrado, los estudios de época crítica, umbrales y otros, se deben considerar ya que interfieren, favoreciendo o evitando la evolución de la resistencia (Gressel y Segel 1982, Gressel 1987, LeBaron y Mcfarland 1989 Slife 1986 Zimbdahl 1980).

El enfoque integral en que involucra los métodos químicos, cultural, biológico y mecánico se vislumbra como la mejor opción de manejo de malezas, ya que favorece un uso racional de los herbicidas, y con ello disminuye la acción de los factores que ayudan a la evolución de la resistencia (Kon et al., 1987; Zimbdahl 1980).

Una vez que se conoce la resistencia de una maleza a un herbicida, la alternativa es el cambio de herbicidas o la combinación de productos con diferente modo de acción. De esta forma, la experiencia ha demostrado que se logran manejar adecuadamente muchos casos de resistencia, como ha ocurrido con *Arctotheca calendula*, *Senecio vulgaris*, *Amaranthus retroflexus*, entre otras (Powles 1987; Tucker y Powles 1987).

3. MATERIALES Y METODOS

3.1. Colección de semilla.

Las poblaciones de *Echinochloa colona* fueron muestreadas en zonas de Costa Rica donde la maleza hubiera estado expuesta a un amplio rango de dosis y a años de uso del propanil (presión de selección). También se colectó en un área donde posiblemente nunca se habría usado este herbicida.

Para el mayor historial de uso de propanil se escogió el Pacífico Central (Parrita y Aguirre). Estas localidades tienen una gran vocación y tradición en el cultivo del arroz. Para la población de la maleza con ningún uso de propanil se seleccionó, en el Valle Central, la zona de San Antonio de Belén.

Se seleccionaron siete campos en la primera zona y uno en la segunda, con base en el historial sobre el cultivo y el uso de propanil en cada lote; además, se consideró el uso de cualquier otro herbicida que pudiera tener el mismo o diferente sitio de acción. Posteriormente, dentro de cada uno, se procedió a la colecta de semillas, las cuales se tomaron de diversas plantas. Se muestrearon panículas que presentaban las características típicas de la madurez fisiológica, como son el desprendimiento de la semilla y la coloración pajiza de ellas. Estas fueron colectadas hasta obtener alrededor de 200 grs; cantidad suficiente para llevar a cabo la investigación. Las semillas fueron sometidas a un proceso de secado al aire, y posteriormente se limpiaron y almacenaron en una cámara a 5°C. Cada muestra de semillas fue debidamente identificada.

Una descripción más detallada de las localidades donde se tomaron las diferentes poblaciones se da a continuación:

La zona de Parrita está situada a 9°30'56" de Latitud norte y 84°19'35" de Longitud oeste, y a una elevación de 5 m.s.n.m. Las condiciones climáticas promedio que presenta son: precipitación anual de 3117mm; temperatura de 26°C, humedad relativa de 86% y un brillo solar promedio de 5,7h.

La zona de Aguirre se sitúa a 9°25'54" de Latitud norte y 84°10' de Longitud oeste, y a una elevación de 10 m.s.n.m. Las condiciones climáticas promedio que presenta son: precipitación anual de 3.851mm, temperatura de 26°C, humedad relativa de 86% y un brillo solar promedio de 5.7h.

La zona de San Antonio de Belén está situada a 9°58'48" de Latitud norte y 84°11'16" de Longitud oeste, y a una elevación de 840 m.s.n.m. Las condiciones climáticas que presenta son: precipitación anual de 1948mm, temperatura media de 22.3°C, humedad relativa de 77% y un brillo solar promedio de 6.6h.

El nombre de las distintas poblaciones de la maleza se simplifica en el texto mediante la siguiente nomenclatura:

Los primeros dos dígitos indican el número de años de siembra de arroz con uso de propanil. Después del guión (-) se anota el número de ciclos o cosechas de arroz anuales; además, cuando hay poblaciones con el mismo historial en ciclos, se le agregó un número ascendente. Así, 1C indica una sola siembra de arroz durante los años que se ha sembrado el cultivo; 2C dos ciclos por año. Para más de una muestra con el mismo historial se indicó 1C1 o 1C2. En caso de usarse otro u otros herbicidas, además del propanil, esto se señaló en la descripción de la muestra correspondiente. Las dos únicas poblaciones donde se ha utilizado pendimentalina en preemergencia según la información del agricultor, son las 15-1C1 y 15-1C2.

A continuación se describen las distintas poblaciones evaluadas en el estudio. Este historial es de acuerdo a la información proporcionada por el agricultor, la que no es posible verificar, pues en varios de los casos dependió de lo que el agricultor pudo recordar. El detalle es el siguiente:

1.-Población 12-2C, colectada el 30 de noviembre de 1988, después de tres aplicaciones de propanil llevadas a cabo durante el segundo ciclo de siembra del arroz, en la finca del señor Miguel Guadamuz, situada en Parrita, Puntarenas. En el lote donde se cosechó la semilla de la maleza se ha sembrado durante 12 años, a razón de dos ciclos por año. La frecuencia de uso de propanil oscila entre dos y tres aplicaciones de propanil por ciclo de siembra. En los últimos años ocasionalmente en la primera aplicación de cada ciclo, en posemergencia temprana, se utiliza el propanil mezclado con otro herbicida antigramíneo. Se han usado productos tales como la pendimentalina, bentiocarbo y oxadiazon.

2.-Población 15-1C, colectada el 29 de noviembre de 1988, después de dos aplicaciones de propanil efectuadas en el ciclo anual de siembra del arroz, en la finca del señor Hugo Jiménez. Esta población tiene un historial de más de 15 años de uso de propanil, a razón de un ciclo de siembra anual. La frecuencia de uso de propanil es de dos aplicaciones por año. Se ha utilizado en los últimos años y en forma ocasional, en posemergencia temprana, la mezcla de propanil con pendimentalina y con menor frecuencia, ordran o bentiocarbo.

3.-Población 15-1C1, colectada el 30 de noviembre de 1988, después de una aplicación en preemergencia de pendimentalina y una posemergente de propanil. Proviene de la finca del señor Randolph Lutz, de un lote que

tiene más de 15 años de sembrarse, a razón de un ciclo por año. En los últimos años se ha utilizado pendimentalina en preemergencia y, dependiendo de la efectividad de este herbicida, se hacen una o dos aplicaciones de propanil, mezclado ocasionalmente con butaclor o con la misma pendimentalina.

4.-Población 15-1C2, colectada el 30 de noviembre de 1988, después de una aplicación en preemergencia de pendimentalina y una posemergente de propanil, en la finca del señor Randolph Lutz, de un lote con un historial de más de 15 años de sembrarse con el cultivo del arroz, a razón de un ciclo por año. En años recientes se ha comenzado a utilizar pendimentalina en preemergencia y, dependiendo de la efectividad de este herbicida, se hacen una o dos aplicaciones de propanil, mezclado ocasionalmente con butaclor o la misma pendimentalina.

5.-Población 2-1C, colectada el 30 de noviembre de 1988, después de la aplicación de propanil, en la finca Cooper, con un historial de dos años de producción arrocera y un solo ciclo de siembra. La frecuencia de uso de propanil varía de una a dos aplicaciones por cosecha.

6.-Población 5-2C, colectada el 12 de diciembre de 1988 en la finca La Hilda, en un lote que durante este año no se sembró en el segundo ciclo, por lo que en el momento de la cosecha de la semilla no tenía cultivo. El historial es de cinco años de siembra a dos ciclos por año, con dos o tres aplicaciones de propanil por ciclo. La primera aplicación de posemergente temprana se mezcla ocasionalmente con otros herbicidas tales como bentiocarbo, pendimentalina, butaclor y oxadiazón.

7.-Población 0A. Se colectó el 29 de diciembre de 1988 en la finca del Consejo Nacional de la Producción, en San Antonio de Belén, en áreas no

arroceras, por tanto, sin historial de uso de propanil. Estas áreas anteriormente estuvieron cultivadas por frutales y luego durante los dos últimos años, por frijol y maíz.

8.-En la finca La Ligua se colectó, el 11 de diciembre de 1988, la población 15-2C, sobre la que se realizó un total de tres aplicaciones de propanil durante el segundo ciclo de siembra, en un lote con un historial de más de 15 años de siembra de arroz, a razón de dos veces por año, con dos o tres aplicaciones de propanil por ciclo. En la primera aplicación de posemergencia temprana, en los últimos años el propanil se mezcla con otros herbicidas preemergentes, tales como bentiocarbo y pendimentalina.

3.2. Pruebas de susceptibilidad.

El estudio se llevó a cabo en 1989, en la casa de mallas del laboratorio de suelos del CATIE, en Turrialba, Costa Rica. Las condiciones predominantes durante la época de la investigación en la casa de mallas fueron de una temperatura promedio de 23.74°C, con una máxima de 28.61°C y una mínima de 18.86°C. La humedad relativa promedio fue de 74.47%. La luminosidad no fue óptima, por el deterioro de las laminas de plástico.

La siembra se ejecutó utilizando semilla descascarada, sin escarificar y pregerminada, en una cámara de germinación a una temperatura de 28°C, 95% de humedad y alternando ocho horas de luz con dieciseis de oscuridad, cuando las plántulas presentaron el estado inicial de emisión de la radícula y de la plúmula. De esta manera se logró una población de la maleza lo más uniforme posible, tanto en su número como en su desarrollo. Para el transplante se utilizaron potes plásticos de 8 cm de alto, 12 cm de fondo, y 14 cm de diámetro superior. El suelo utilizado se mezcló con materia orgánica obtenida a partir de broza del café, en una relación de 5:1; luego esta mezcla se esterilizó mediante tratamiento con bromuro de metilo. En cada pote se transplantaron 18 semillas, las cuales luego se ralearon y

dejaron en número de 16 en cada macetero. Cuando las plantas alcanzaron el estado de tres hojas, se llevó a cabo la aplicación de las diferentes concentraciones del herbicida, empleando para ello un equipo AZ accionado por CO₂, calibrado a un volumen de aspersion equivalente a 200.223 litros por hectárea.

Se usó propanil denominado comercialmente STAM LV-10 de la Rohm and Haas. Co, formulado a 360 g.i.a. por litro, del lote número 80.916. y suministrado por la Rohm and Haas. Co. de Costa Rica.

Para definir la serie de concentraciones por evaluar, se consideró que, para efectos del análisis de próbitos, se requiere alcanzar en cada población una respuesta de mortalidad de entre el 10% y el 90%. Por tal razón se tomó como punto de partida la dosis comercial de 3.0 Kg.i.a. ha⁻¹, (equivalente a la concentración de 15 mg. i.a. ml⁻¹) ubicando hacia arriba y hacia abajo las concentraciones de propanil por evaluar. De acuerdo con estas medidas, se establecieron varias pruebas preliminares en la respuesta a mortalidad, para las ocho poblaciones. De este modo se determinó un rango de concentraciones que permitió mortalidades entre 1 y 100%, estas se observan en el Cuadro 1 con sus respectivas equivalencias en kg.i.a.ha⁻¹. Las aspersiones del producto se hicieron con un equipo experimental AZ, cuya calibración se hizo en base a una área de 22 metros cuadrados con lo que se obtuvo el volumen necesario para dicha área. Una vez determinada la cantidad exacta de propanil para cada una de las concentraciones, se procedió a medirlas utilizando jeringas graduadas en centímetros cúbicos, entre cero y 10 y entre cero y uno. Las cantidades indicadas para cada concentración fueron colocadas en envases de plástico de dos litros de capacidad, los que contenían 385 cc de agua y que posteriormente, fueron llevados a un volumen de 440.5cc, de acuerdo con la calibración del equipo AZ. La aspersion se llevó a cabo inmediatamente después.

Cuadro 1 Equivalencia en Kg.i.a.ha^{-1} para las concentraciones involucradas en el estudio

Concentraciones mg.i.a.ml^{-1}	dosis kg.i.a.ha^{-1}	concentraciones mg.i.a.ml^{-1}	dosis kg.i.a.ha^{-1}
0.75	0.15	10	2.0
1.25	0.25	15	3.0
1.50	0.30	20	4.0
2.25	0.45	25	5.0
2.50	0.50	30	6.0
3.00	0.60	35	7.0
3.75	0.75	40	8.0
4.50	0.90	45	9.0
5.00	1.00	50	10.0
5.25	1.05	55	11.0
6.25	1.25	60	12.0
7.50	1.50	65	13.0
8.75	1.75	70	14.0

En función de los resultados preliminares, se procedió a la caracterización de las poblaciones. El rango de concentraciones que se estableció varió de acuerdo al origen de las poblaciones y se describen en el Cuadro 2.

Con el fin de medir el efecto de las diferentes concentraciones del propanil sobre las distintas poblaciones de *Echinochloa colona*, se tomaron las siguientes variables:

1.-Porcentaje de mortalidad.

2.-Peso seco de las plantas sobrevivientes.

3.-Se realizaron dos calificaciones de fitotoxicidad (escala 1 - 10) a los siete y a los 14 días. Pero esta información no se tubo en cuenta en los análisis estadísticos

La evaluación de la mortalidad se realizó a los 14 días y el peso seco a los 15 días después de la aplicación del propanil. Fue considerada planta muerta aquella que no presentaba ningún área verde visible.

La cosecha para la determinación del peso seco se llevo a cabo después de la evaluación de la mortalidad. Para esto, se procedió a remover las plantas del pote, sacudiéndolas cuidadosamente para evitar la pérdida de raíces. Luego se lavaron con abundante agua y se colocaron en una bolsa de papel debidamente identificada, y se secaron en una estufa a 70°C por 72 horas, después de lo cual fueron pesadas en una balanza analítica donde se determinó el peso total por matero.

Cuadro 2. Rango de concentraciones de propanil bajo las cuales se evaluaron las poblaciones involucradas en el estudio.

Poblaciones	concentraciones de propanil mg.i.a. ml ⁻¹															
15-1C	0	2.5	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70
12-2C	0	2.5	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70
5-2C	0	2.5	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70
15-2C	0	2.5	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70
15-1C1	0	0.75	1.5	2.25	3	3.75	4.5	5.25	10	15	20	25	30	35	40	___
15-1C2	0	0.75	1.5	2.25	3	3.75	4.5	5.25	10	15	20	25	30	35	40	___
2-1C	0	0.75	1.5	2.25	3	3.75	4.5	5.25	___	___	___	___	___	___	___	___
0A	0	1.25	2.5	3.75	5	7.5	6.25	8.75	10	___	___	___	___	___	___	___

3.5. Procesamiento de datos

El procesamiento de los datos se llevó a cabo en el centro de cómputo del CATIE, empleando la opción C del Programa Proc Probit (SAS 1985) para el análisis de la mortalidad y el peso seco. Se alteró en forma mínima al cuarto decimal de cada concentración, de tal manera que cada una de ellas fue única. Esto con el fin de forzar a que el procedimiento de análisis de mortalidad del Proc Probit lo ejecutara por separado para cada repetición, y proporcionara límites de confianza más estrechos (Tabashnik, Cushing y Johnson 1987).

Mediante el análisis de próbitos se determinó la concentración letal media (CL_{50}), o sea, la concentración capaz de eliminar el 50 por ciento de las plantas de *Echinochloa colona*; del mismo modo se calculó la concentración efectiva media (CE_{50}), concentración capaz de provocar una disminución de 50 por ciento en el peso seco de las plantas de la maleza. El peso seco se determinó por madero, por lo que la reducción se evaluó según esta metodología.

Para definir el grado de uniformidad de la respuesta, se utilizaron los valores de las pendientes de las líneas de regresión de próbitos, los que sugieren la existencia de dominancia de plantas susceptibles o resistentes en las poblaciones, según que sus valores sean altos o bajos. De tal modo que valores más altos indican homogeneidad y bajos implican una respuesta heterogénea, independientemente de cuál sea el valor de la CL_{50} .

4. RESULTADOS Y DISCUSION

4.1. Respuesta de mortalidad según la concentración de propanil

La respuesta inicial de las poblaciones involucradas en el estudio difirió con las concentraciones y con las poblaciones. Las concentraciones que causaron mortalidad se caracterizaron por una fuerte fitotoxicidad inicial con clorosis, que rápidamente se tornó necrótica. Las primeras muertes de plantas ocurrieron en los cuatro días siguientes a la aplicación. Este efecto varió para las concentraciones más bajas en las que la fitotoxicidad evolucionó en forma progresiva, y las muertes ocurrieron más lentamente, la mayoría entre los seis y ocho días después de la aplicación. Luego de este primer efecto, las muertes posteriores fueron menores y la mayor parte de las plantas tendieron a recuperarse, proceso que fue muy lento para las plantas más afectadas. Este comportamiento se explica porque las altas concentraciones de ingrediente activo provocan un efecto fulminante en las plantas. Esto no ocurre a bajas concentraciones, al permitírsele a las plantas metabolizar el producto, con lo que se reduce la acción fitotóxica y se permitió la recuperación progresiva de la planta o, en último caso, se da un incremento más lento de la toxicidad, hasta su muerte. Deben considerarse las condiciones de deficiente luminosidad que prevalecieron durante el estudio en la casa de mallas. Estas seguramente afectaron el normal desarrollo de las plantas de la maleza.

En la Figura 1 se puede ver que todas las poblaciones evaluadas mostraron cierto grado de heterogeneidad en su respuesta de mortalidad al propanil. Las poblaciones de 0A, 2-1C, 15-2C y 12-2C fueron las que

obtuvieron las mayores pendientes, con valores de 7.87, 5.63, 6.48 y 5.38 respectivamente, como se observa en el Cuadro 3. Esto nos indica que estas poblaciones presentan una respuesta más homogénea al propanil, en la que es notable una mayor presencia de plantas susceptibles en la población 2-1C y 0A, y por el contrario, un mayor dominio de plantas resistentes en la población 15-2C y 12-2C.

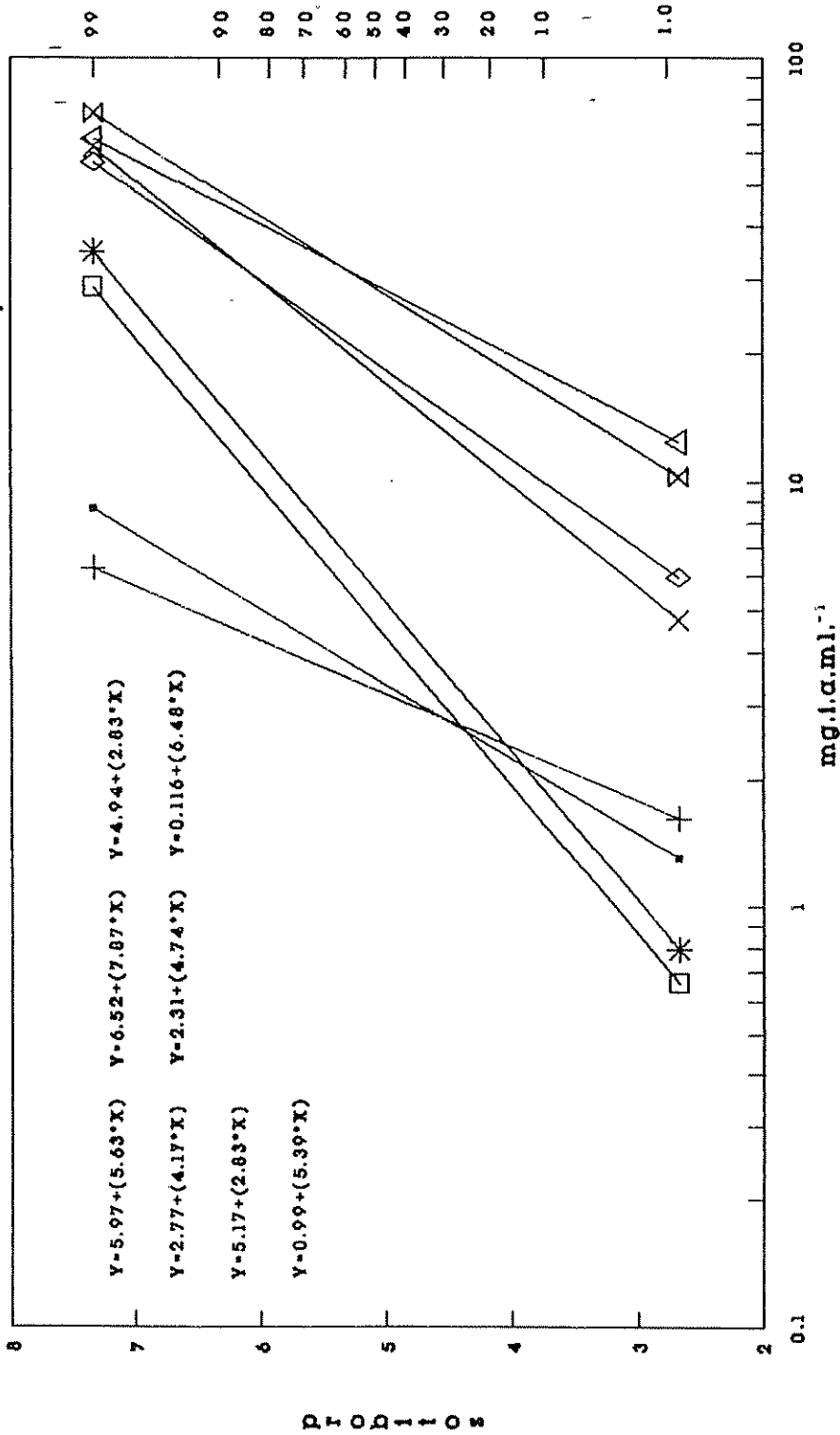
Al inicio de la investigación se consideró que las poblaciones de 0A y 2-1C probablemente serían susceptibles. Esto debido a que la primera procede de una zona no arrocera, como lo es el Valle Central, y la segunda de una finca con solo dos años de cultivo de arroz, por lo que se espera que no hayan sufrido presión de selección por propanil.

Cuadro 3. Valores de pendiente de la línea de regresión para ocho poblaciones de *Echinochloa colona*, en su respuesta de mortalidad al propanil.

Población	ciclos anuales de siembra	pendiente
0A	0	5.63
2-1C	1	7.87
15-1C1 *	1	2.83
15-1C2 *	1	2.83
15-1C	1	4.17
5-2C	2	4.74
15-2C	2	6.48
12-2C	2	5.38

*Poblaciones procedentes de Aguirre en las cuales se ha utilizado la pendimentalina en preemergencia.

Porcentaje de mortalidad



poblaciones
 — 0A — 2-1C — 15-1C1 — 15-1C2 — 15-1C — 5-2C — 12-2C

Fig. 1. Líneas de regresión para la respuesta de mortalidad de ocho poblaciones de *Echinocloa colona*.

Cuadro 4. Valores de CL_{50} e intervalos de confianza para la respuesta de mortalidad al propanil de ocho poblaciones de *Echinochloa colona*.

Población	ciclos anuales de siembra	CL_{50} mg.i.a. ml ⁻¹	relación CL_{50}^2	intervalo de confianza
2-1C	1	3.19	1.00	(3.05-3.40)
0A	1	3.35	1.05	(3.15-3.55)
15-1C2*	1	4.34	1.64	(3.75-5.64)
15-1C1*	1	5.24	1.36	(4.84-5.64)
15-1C	1	17.13	5.36	(16.23-17.98)
5-2C	2	18.43	5.76	(17.33-19.48)
12-2C	2	27.77	8.86	(26.02-29.47)
15-2C	2	28.34	8.69	(27.07-29.62)

* Poblaciones procedentes de Aguirre en las cuales se ha utilizado la pendimentalina en preemergencia.

** Intervalos de confianza al 95% (intervalos de confianza que no se traslapan presentan diferencias significativas al 90%)

2 Relación de resistencia referida a la CL_{50} de la población 2-1C (CL_{50} de cada una de las poblaciones/ CL_{50} 2-1C)

Esto fue convicentemente confirmado por la menor CL_{50} de la población 2-1C procedente de Parrita, seguida por la población de 0A del Valle Central, con una CL_{50} ligeramente más alta, como se observa en el Cuadro 4. Esto es respaldado por la respuesta susceptible al propanil que mostraron estas dos poblaciones. No se detectaron para los valores de CL_{50}

diferencias estadísticas entre ellas, pero sí con las otras poblaciones de mayor historial de uso del propanil.

Las poblaciones de 12-2C y 15-2C presentaron las mayores CL_{50} , difiriendo significativamente de las otras seis poblaciones, incluyendo aquellas con historiales de uso superiores a los cinco años, \bar{y} que mostraron valores de CL_{50} menores (Cuadro 4).

En los Cuadros 3 y 4 se observa que las poblaciones 5-2C y 15-1C muestran valores medios de pendiente, pero no obstante mostrar una menor pendiente, se observa una clara tendencia a la mayor presencia de resistencia y, de hecho, a una respuesta homogénea. Lo que es evidente ya que obtuvieron una respuesta media con valores de CL_{50} de 18.43 mg.i.a. ml^{-1} y 17.13 mg.i.a. ml^{-1} , respectivamente, y fueron significativamente diferentes a las poblaciones 15-1C1 y 15-1C2 procedentes de Aguirre. Estas produjeron las más bajas pendientes y las menores CL_{50} dentro de las poblaciones con historiales mayores a cinco años, y superaron únicamente a las poblaciones de 2-1C y 0A. Esta respuesta se puede atribuir al uso discontinuo del herbicida pendimentalina, de diferente modo de acción al propanil, aplicado en preemergencia durante los últimos años, de acuerdo con la información suministrada por el agricultor. Este hecho parece haber causado un efecto retardante o inhibitorio del desarrollo de la resistencia, posiblemente suprimiendo, a una gran parte de la población resistente de *Echinochloa colona*. Esto además favoreció un menor uso y una menor exposición de la población de la maleza a la acción selectiva del propanil. La situación antes citada se evidencio en la respuesta heterogénea de estas dos poblaciones. Esta Condición hace que el desarrollo de la resistencia sea una amenaza latente ante la presencia de plantas resistentes en ambas poblaciones.

Al respecto, Gressel (1986) señala que cuando utilizamos un solo herbicida se induce una rápida evolución de la resistencia. Este mismo autor indica que esta situación puede ser evitada con la rotación de herbicidas de diferente modo de acción, con lo que se logra retardar la aparición de la resistencia en 20 años o más, de acuerdo con el regimen de rotaciones.

A pesar del efecto causado por la pendimentalina aplicada en preemergencia sobre el desarrollo de la resistencia en las poblaciones 15-1C1 y 15-1C2, no ocurrió lo mismo en las poblaciones 2-1C, 5-2C, 12-2C, 15-2C y 15-1C, aún cuando se dio la aplicación en posemergencia temprana en mezcla con propanil de otros herbicidas, tales como pendimentalina, oxadiazon, butachlor y bentiocarbo. Estos se aplican en posemergencia, con el fin de obtener un efecto residual en el combate de gramíneas, de tal manera que el propanil combata las malezas existentes y el otro producto permanezca en el suelo y actúe sobre la nueva emergencia de malezas gramíneas. Estos herbicidas antigramíneos, en su mayoría actúan básicamente inhibiendo el crecimiento, pero se sabe que además afectan procesos como la síntesis de proteínas, y en el caso del bentiocarbo se reporta que interfiere en forma secundaria otros procesos como la fotosíntesis y la respiración. En el caso del oxadiazon, aún cuando la luz juega un papel muy importante, no interfiere la reacción de Hill. Sin embargo, a pesar de tener diferente modo de acción, no mostraron interferencia alguna sobre la evolución de la resistencia al ser aplicados en posemergencia. Esto hace evidente que el mejor accionar de estos herbicidas se logra cuando se utilizan en preemergencia, lo que se confirma en la literatura donde se señala que estos productos son eficientes cuando se aplican a plántulas con dos hojas o menos, después de esta etapa fenológica, las malezas, y principalmente las gramíneas, logran escapar de la acción del herbicida. Esto en virtud de que la máxima absorción para estos productos se logra a través del sistema radical y de los los brotes jóvenes de

las plantulas, al emerger a través del suelo tratado.(British Crop Protection Council 1982, Cyanamid 1981, Rohne-Poulenc 1982, Weed Science Society of America 1983)

También, deben considerarse otros factores que inciden sobre el adecuado accionar de estos herbicidas, dentro de los cuales se exige una óptima preparación del suelo, sin terrones ni residuos de plantas. Así mismo, la textura y el contenido de materia orgánica del suelo, ya que la dosis ha utilizar varía con estas condiciones. (Cyanamid 1981, Rohne-Poulenc 1982, Weed science society of America 1983)

Los resultados obtenidos en este estudio evidencian una fuerte relación entre el historial de uso del propanil, los ciclos de siembra anuales y la resistencia. Las poblaciones con el mayor historial y dos ciclos de siembra anual mostraron significativamente una mayor resistencia, y difirieron de las no asperjadas o con un menor historial y un ciclo de siembra anual. Esto se observa en los Cuadros 3 y 4 y en la Figura 5.

Podemos agregar que a las poblaciones 5-2C, 15-1C, 12-2C y 15-2C se les debe poner especial atención por tener una CL_{50} igual o mayor a la dosis de $3.46 \text{ Kg.i.a.Ha}^{-1}$, la máxima recomendada por la Rohm & Haas (1964), para el período fenológico comprendido entre la primera y la cuarta hoja de la *Echinochloa colona*.

Además, las poblaciones 12-2C y 15-2C, para alcanzar el 50 % de mortalidad, requieren concentraciones entre 8.69 y 8.86 veces superiores a la necesaria para lograr la misma proporción de plantas muertas en la población 2-1C. Esto nos indica una respuesta resistente dentro de dichas poblaciones. Del mismo modo, las poblaciones 5-2C, 15-1C, 15-1C2 y 15-1C1 presentaron respuestas de resistencia 5.76, 5.36, 1.64 y 1.36 veces respectivamente, mayores que la población 2-1C que fue la que mostró la

respuesta más susceptible (Cuadro 4). El comportamiento en la CE_{50} fue análogo al de la CL_{50} , como se observa en el Cuadro 6.

Los resultados obtenidos para las poblaciones 5-2C y 15-1C nos sugieren claramente el efecto de la frecuencia de aplicación y los ciclos de siembra sobre la presión de selección, lo mismo que una clara relación entre estos dos historiales.

Analizando la Figura 1 se pueden apreciar tres grupos de poblaciones claramente definidos. En un primer grupo se encuentran las dos poblaciones con la menor presión de selección (0A y 2-1C). Estas dos poblaciones muestran una respuesta muy similar por su gran susceptibilidad al propanil. Un segundo grupo lo constituyen las poblaciones que, a pesar de tener una gran tradición en el uso de propanil (más de 15 años), han sido tratadas con otro herbicida de diferente modo de acción. Estas dos poblaciones, 15-1C1 y 15-1C2, muestran una amplia gama de respuesta, desde individuos sensibles al propanil hasta individuos con una gran tolerancia. La heterogeneidad en estas dos poblaciones se explica en función de la fuerza que produce el uso frecuente en preemergencia de herbicidas de diferente modo de acción al del propanil, la que diluye el crecimiento de la población de plantas resistentes. En un tercer grupo se ubican las poblaciones con mayor presión de selección, dentro de las cuales sobresalen aquellas que estuvieron sometidas a dos ciclos de siembra anual (5-2C, 12-2C, 15-2C), con excepción de la 15-1C. La población 5-2C, aun cuando tiene pocos años con arroz, ha sido sometida a una fuerte presión de selección con el uso de propanil en dos ciclos del cultivo por año.

4.2 Respuesta de peso seco según la concentración del propanil.

En relación con el peso seco es importante señalar que las condiciones de crecimiento de las plantas de *Echinochloa colona* no fueron las más adecuadas, debido principalmente a deficiencia de luz solar y, muy posiblemente a las bajas temperaturas nocturnas. Estas condiciones retrasaron el normal desarrollo de dichas plantas, de tal manera que sólo en parte mostraron las diferencias que, en biomasa, podrían presentarse como respuesta de las diferentes poblaciones de la maleza al propanil. Bajo condiciones normales de crecimiento, adecuada luz solar y temperatura, las diferencias en peso seco entre las distintas poblaciones probablemente habrían sido mayores.

Los valores de la CE_{50} , obtenidos en el análisis de próbitos, expresan la concentración que provoca un 50% de reducción del peso seco en las poblaciones evaluadas.

En la Figura 2, se observa, para peso seco, una respuesta heterogénea para todas las ocho poblaciones. Los mayores valores de pendiente los obtuvieron las poblaciones 0A, 2-1C, 15-2C y 12-2C, sin mostrar grandes diferencias entre ellas, como se aprecia en el Cuadro 5. Las respuestas más susceptibles son para las poblaciones de 0A y 2-1C, así como la más tolerante para las poblaciones de 12-2C y 15-2C.

Estos resultados sugieren una mayor homogeneidad de estas cuatro poblaciones. Las poblaciones 5-2C y la 15-1C generaron valores medios de pendientes, pero sólo ligeramente menores que las poblaciones antes mencionadas, y evidencian una leve respuesta homogénea, pero sin observarse un claro dominio de la resistencia en las poblaciones. Del mismo

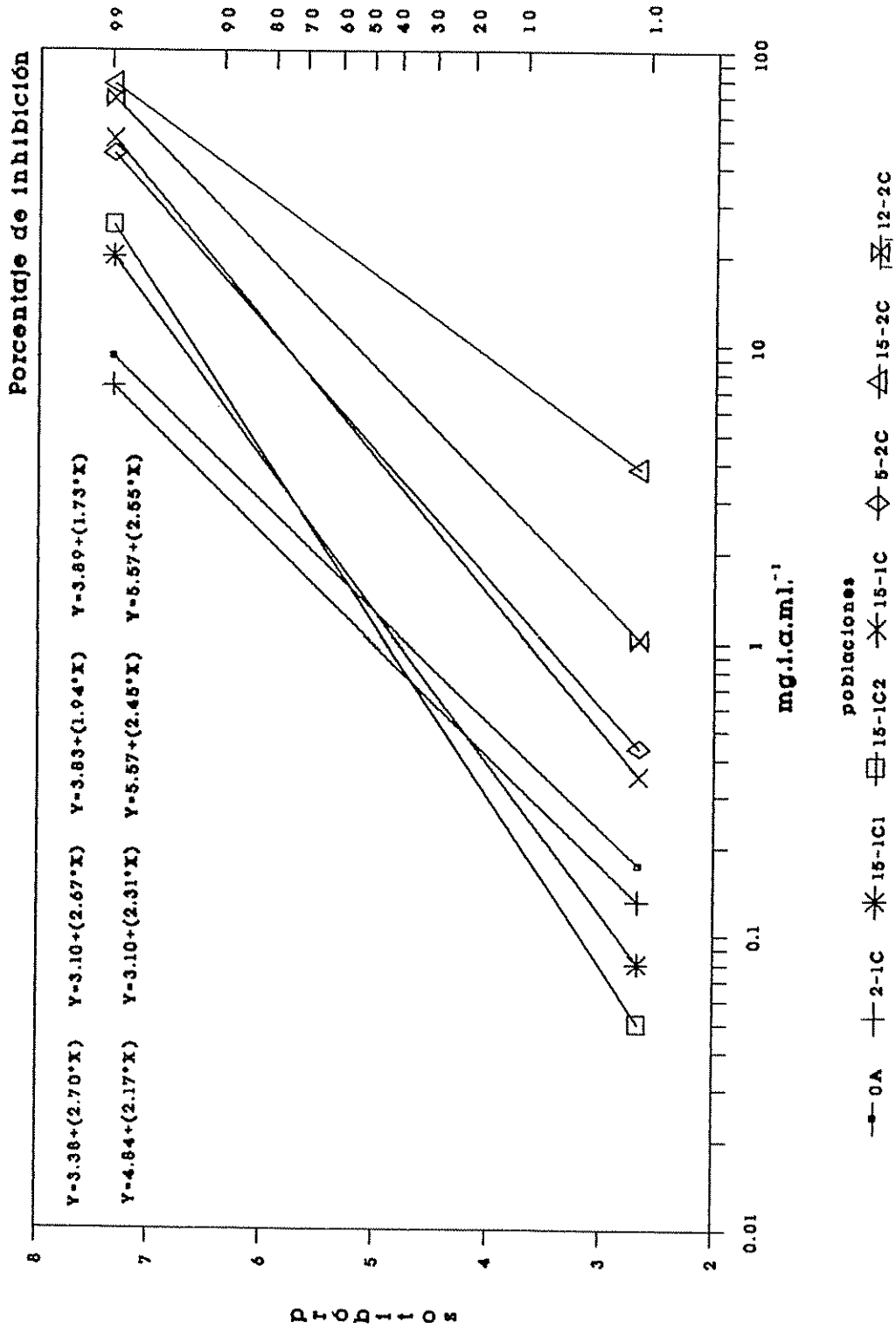


Fig.2 Líneas de regresión para el % de inhibición del peso seco con relación al testigo en 8 pobl. de Echinoschloa colona

Cuadro 5 Valores de pendiente de la línea de regresión para ocho poblaciones de *Echinochloa colona* en su respuesta en peso seco al propanil.

Población	ciclos anuales de siembra	pendiente
0A	0	2.70
2-1C	1	2.67
15-1C1	1	1.73
15-1C2	1	1.94
15-1C	1	2.17
5-2C	2	2.32
15-2C	2	2.45
12-2C	2	2.55

* Poblaciones procedentes de Aguirre en las cuales se ha utilizado la pendimentalina en preemergencia.

modo mostraron valores intermedios en la CE_{50} , sin diferir entre ellas. A su vez estos resultados insinúan una clara influencia del número de ciclos de siembra sobre la aparición de resistencia. De tal manera que cinco años a dos ciclos son equivalentes a 15 años a un solo ciclo de siembra.

Este estudio dejó patente que la frecuencia de aplicación es un factor determinante que incide sobre la presión de selección y, de hecho, sobre la evolución de la resistencia.

Los rangos de respuesta en la CE_{50} para las diferentes poblaciones fue amplio, al extremo de que $1.0 \text{ mg.i.a.ml}^{-1}$ de propanil redujo el peso seco de las

Cuadro 6. Valores de CE_{50} e intervalos de confianza para la respuesta de peso seco al propanil en poblaciones de *Echinochloa colona*.

Población	ciclos anuales de siembra	CE_{50} mg.i.a.ml ⁻¹	relación CE_{50}^2	intervalos de confianza
2-C	1	1.00	1.00	(0.010-1.70)
0A	0	1.25	1.25	(0.035-2.15)
15-1C2	1	1.15	1.25	(0.20-2.20)
15-1C1	1	1.25	1.15	(0.45-2.00)
15-1C	1	4.19	4.20	(2.55-5.79)
5-2C	2	4.39	4.40	(2.70-6.14)
12-2C	2	8.34	8.55	(5.29-10.99)
15-2C	2	8.54	8.35	(5.89-11.04)

- * Poblaciones procedentes de Aguirre en las cuales se ha utilizado la pendimentalina en preemergencia.
- ** Intervalos de confianza al 95% (intervalos de confianza que no se traslapan presentan diferencias significativas al 90%)
- 2 Relación de resistencia referida a la CE_{50} de la población 2-1C (CE_{50} de cada una de las poblaciones/ CE_{50} 2-1C).

plantas de la población 2-1C en un 50%; mientras que en el otro extremo, 8.54 mg.i.a. ml⁻¹ fueron necesarios para un 50% de reducción en la población 15-2C, lo que equivale a ocho veces más de propanil para la misma respuesta (Cuadro 6).

La respuesta en peso seco, del mismo modo que la CL_{50} , muestra una clara relación con el historial de uso de propanil y los ciclos de siembra del

cultivo del arroz. Así, las poblaciones con mayor historial y dos ciclos de siembra 12-2C y 15-2C, difieren significativamente de las poblaciones de menor o igual historial y un solo ciclo de siembra.

Las poblaciones de 0A y 2-1C, dado su poco historial de uso de propanil, se esperaba que se comportaran similarmente. Los resultados que se obtuvieron, como se observa en el Cuadro 6, confirmaron lo esperado para la CE_{50} , de igual modo que sucedió con la CL_{50} .

Estos resultados coinciden con lo anotado por Gressel y Segel (1982), Gressel (1986) Harvey y Harper (1982), Radosevich y Holt (1984), Powles (1986), Powles (1987), y Putwain et al., (1982), quienes han documentado que la frecuencia de aplicación y el historial de uso del herbicida, son los factores fundamentales en la presión de selección que interactúa en forma artificial sobre las poblaciones de malezas.

Igualmente, Ellis y Kay (1975b) y Ellis y Kay (1975c) determinaron en *Tripleurospermum inodorum* una mayor resistencia a ioxinil y a MCPA en donde el historial de uso de los productos era prolongado. Las poblaciones mostraron diferencias en la reducción del peso seco, y la CE_{50} de la población más resistente fue 2.49 veces mayor que la de la menos resistente.

En los Cuadros 5 y 6 se observa que valores bajos de pendiente, así como CE_{50} similares a las poblaciones de 0A y 2-1C, se obtuvieron para las poblaciones 15-1C1 Y 15-1C2. Esto sugiere una respuesta muy heterogénea, y por tanto una mayor variación genotípica dentro de la población. Los resultados confirman el efecto de la pendimentalina de modo análogo a lo que sucedió con la CL_{50} , al interferir con la dinámica de evolución de la resistencia. Esta mayor variación genotípica concuerda con los modelos de predicción de resistencia, cuando se utiliza la rotación de herbicidas, propuestos por Gressel y Segel (1982).

La respuesta en peso seco fue expresada como un porcentaje de reducción en relación con el testigo no tratado. Para el caso de las poblaciones más resistentes, se produjo un efecto estimulante del crecimiento para las concentraciones más bajas de 1.5 y 2.5 mg.i.a. ml⁻¹, lo que aumentó el peso seco en un 26.4% y 18.75% respecto al testigo sin tratar, para la población 12-2C, y en 8.02% y 0.19% para la población 15-2C. (Figuras 3 y 4).

Esto coincide con lo anotado por Eber y Dumbard 1976 y Ries 1976, citados por Soto 1979, quienes anotan que herbicidas del grupo de las triazinas y otros que actúan a nivel de reacción de Hill, estimulan el crecimiento en dosis bajas. Además, manifiestan que sustancias que inhiben un proceso biológico, cuando se utiliza en dosis suficientemente bajas, pueden estimular ese proceso. Al respecto, Oorschot (1976) anota como uno de los posibles modos de acción del propanil la inhibición del crecimiento, por lo que es factible esperar un efecto estimulante sobre el crecimiento, al aplicar concentraciones subletales de este herbicida en una población resistente.

Además, estos incrementos en peso seco son lo suficientemente grandes, en especial para la población 12-2C, como para sugerir que las diferencias entre poblaciones se fundamentan en una selección diferencial por resistencia al propanil, y en el desarrollo de una variación genética dentro de éstas, en un tiempo relativamente corto después de la introducción del propanil.

4.3 Comparación de la CL₅₀ y CE₅₀ con el historial de uso de propanil.

En el análisis comparativo de la CL₅₀ y de la CE₅₀, en función de los años de uso de propanil con dos ciclos anuales de siembra del cultivo del arroz, se determinó que el desarrollo de la resistencia fue favorecido por el

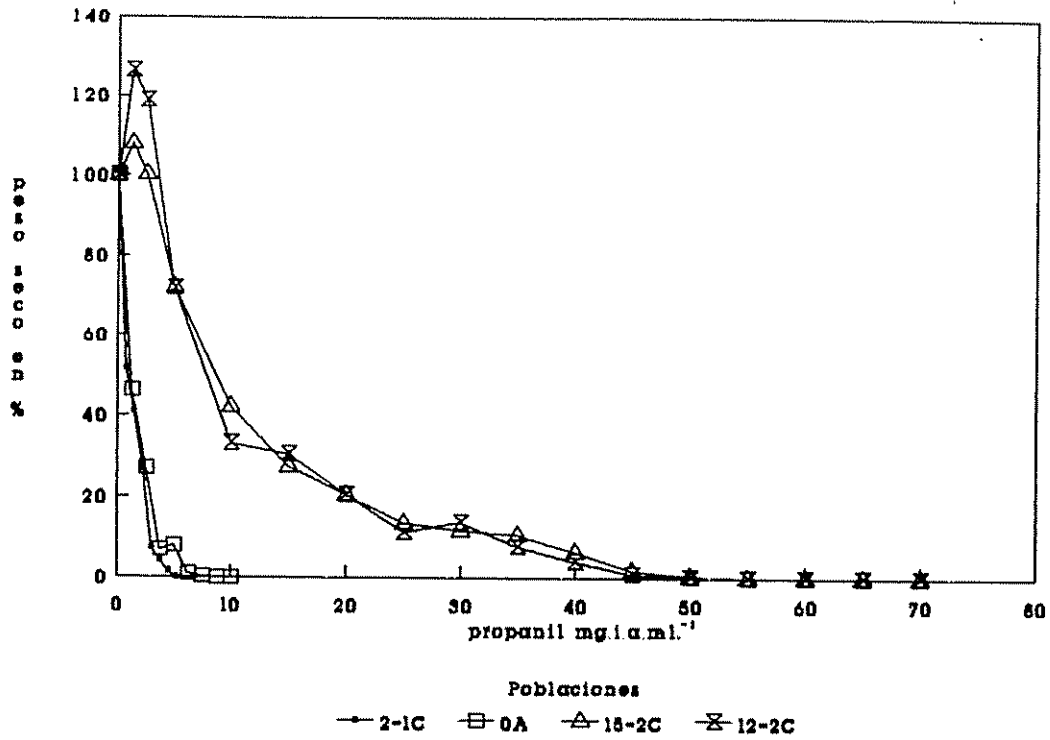


Fig.3 Peso seco como un porcentaje respecto al testigo en la respuesta al propanil de cuatro poblaciones de Echinochloa colona

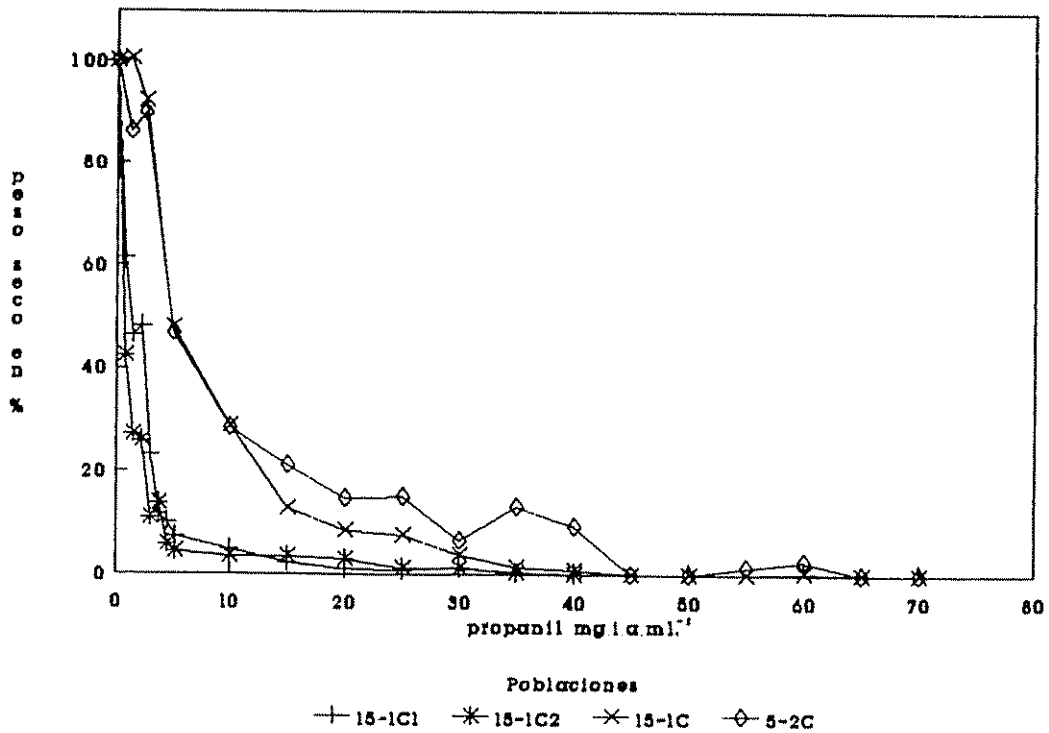


Fig.4 Peso seco como un porcentaje respecto al testigo en la respuesta al propanil de cuatro poblaciones de Echinochloa colona

uso constante del propanil, con aumento en forma progresiva al incrementarse los años de uso, como se observa en las Figuras 5 y 6. Esto se aprecia por un rápido incremento inicial de la resistencia y una ligera tendencia a aumentos decrecientes, al aumentar los años de uso de propanil.

Esta información deja patente el fuerte efecto selectivo inducido por las persistentes y reiteradas aplicaciones de propanil, lo que es más claro cuando se involucran dos ciclos de siembra anual, dado que este método de producción arrocerá implica selección por resistencia sobre varias generaciones de *Echinochloa colona* por año, lo cual promueve una más rápida evolución de la resistencia.

Estos supuestos son consolidados por el comportamiento que muestra la *Echinochloa colona* en aspectos tales como alta producción de semilla, altos porcentajes de germinación, ausencia de mecanismos de latencia y ciclo biológico corto (Yabuno 1983, Gomez y Rivera 1987). Estas características han favorecido una constante y continua exposición por períodos cortos de la maleza a la presión de selección, ejercida por el propanil, favoreciendo de este modo una rápida aparición de la resistencia.

La hipótesis anterior es reforzada por los resultados que se obtuvieron en pruebas preliminares de germinación, en que bajo condiciones controladas de humedad, temperatura y 22 días después de la cosecha, esta planta fue capaz de germinar en un 80% o más, en todas las poblaciones.

Lo antes señalado promueve el rápido incremento en resistencia, la cual se alcanza en relativamente poco tiempo bajo la condición del doble ciclo anual. Esto lo demuestran los resultados para la población 5-2C, la que fue equivalente en resistencia con la 15-1C. De esta información podemos

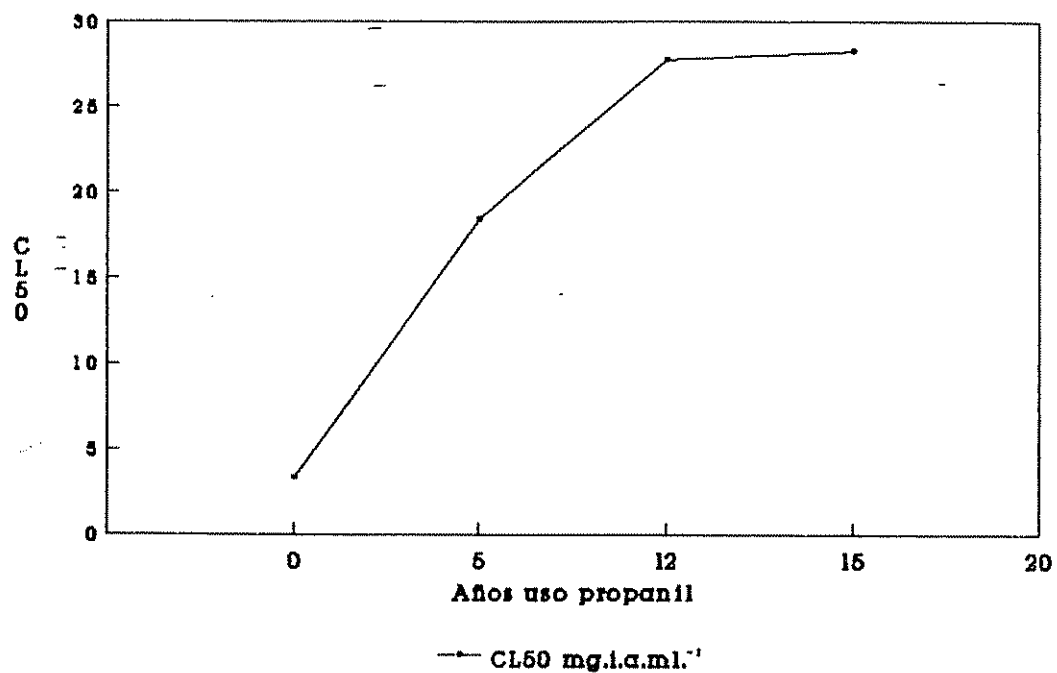


Figura 5. Comportamiento de la CL50 de acuerdo al historial en años de uso de propanil con dos ciclos de siembra anuales

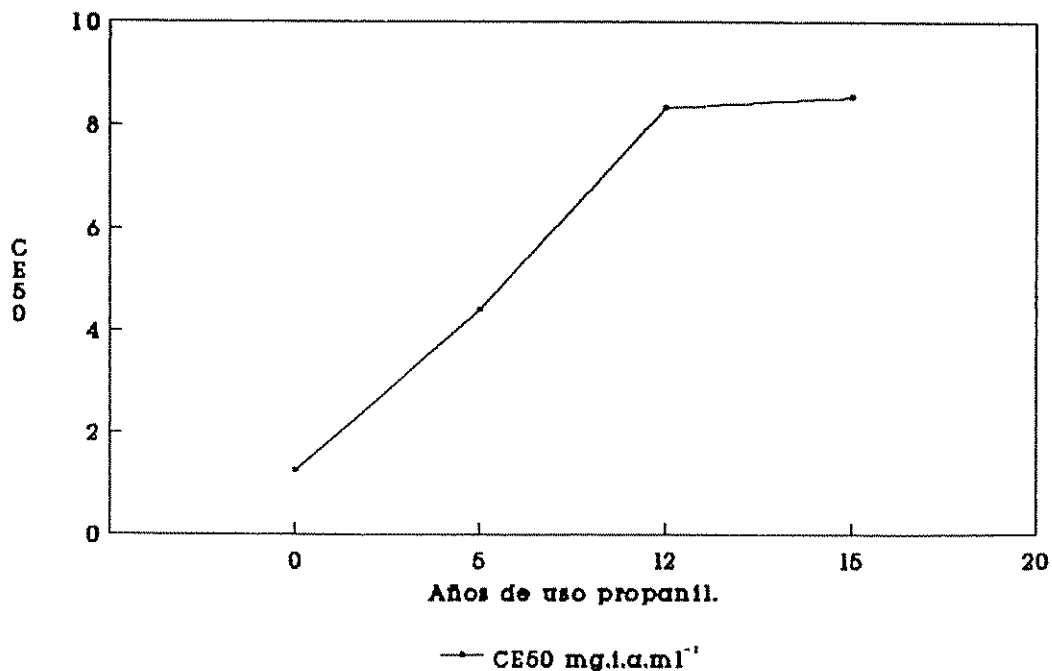


Figura 6. Comportamiento de la CE50 de acuerdo al historial en años de uso de propanil con dos ciclos de siembra anuales

deducir que cinco años a dos ciclos de siembra anual son suficientes para alcanzar una alta resistencia al propanil.

La respuesta con tendencia a incrementos decrecientes es atribuible a que las poblaciones con mayor historial de uso de propanil son más homogéneas en su respuesta, con una mayor presencia de genotipos resistentes. Esto provoca que la selección actúa sobre una proporción menor de la población, y por lo tanto el incremento en resistencia decrece.

Aún cuando anotamos la hipótesis de la homogeneización de la población, tampoco debe descartarse la posibilidad de que la respuesta de la CL_{50} , respecto al historial, continúe en una curva ascendente, ya que realmente carecemos de información adicional. Además, la evolución de la resistencia dependerá de la dinámica de uso del propanil, la que es en muchas situaciones prácticas, interferida por el agricultor. Esto porque, al incrementarse la resistencia al propanil, para lograr el mismo efecto sobre *Echinochloa colona*, el agricultor ha respondido aumentando el número de aplicaciones, así como mezclando el propanil con otros herbicidas de acción preemergente, tales como bentiocarbo, pendimentalina, oxadiazon y butaclor. Pero el éxito de su uso dependerá de la aplicación correcta de éstos, de acuerdo con las recomendaciones.

4.4. Porcentaje de resistencia en función de la CL_{99} de la población más susceptible.

La prueba de concentración discriminatoria es la más eficiente y de diagnóstico simple para detectar y hacer un seguimiento de la evolución de la resistencia. Esta es aquella concentración capaz de eliminar el 99% de las plantas en una población susceptible. Es una prueba de utilidad

principalmente cuando se cuenta con una población de reconocida susceptibilidad, para usarse como comparador (Daly y Murray 1988). Sin embargo, el utilizar una población de campo como comparadora no hace perder la utilidad de la prueba, porque estima el aumento de la frecuencia y el porcentaje mínimo de los genotipos resistentes en las poblaciones, en función de la población seleccionada como comparadora.

No obstante, es probable que con este método se logre un estimado impreciso de la frecuencia de la resistencia. Esto puede darse porque es perfectamente posible que todas las poblaciones posean una proporción de genotipos resistentes, incluyendo la población usada como comparadora.

Además, otra característica que puede subestimar el porcentaje de resistencia es la posibilidad de que las curvas de respuesta de las poblaciones resistentes y susceptibles se traslapen.

En esta investigación se utilizaron los fundamentos básicos de la prueba de concentración discriminatoria para estimar así los porcentajes de resistencia, habiéndose elegido para tal fin la CL_{99} de la población 2-1C como la concentración discriminatoria, dado que mostró el valor más bajo de la CL_{50} y la mayor pendiente, entre todas las poblaciones evaluadas; por tanto, reveló el comportamiento equivalente al de una población susceptible.

Los resultados que se obtuvieron en esta prueba se observan en el Cuadro 7. El análisis del comportamiento en resistencia referido a la mortalidad reveló un pequeño aumento en resistencia para la población de 0A. Las poblaciones de 15-1C1 y 15-1C2 evidenciaron un comportamiento similar al discutido para mortalidad y peso seco. Los porcentajes de resistencia que se obtuvieron para las poblaciones 5-2C y 15-1C demuestran el efecto de los ciclos de siembra del cultivo del arroz sobre la evolución de la

Cuadro 7. Porcentaje de plantas sobrevivientes con relación a la concentración discriminadora CL_{99} de propanil para la población 2-1C.

Población	ciclos anuales de siembra	% resistencia
2-1C*	0	0
0A	1	5
15-1C1**	1	39
15-1C2**	1	34
15-1C	1	94.5
5-2C	2	99
15-2C	2	100
12-2C	2	100

*Dosis discriminadora: $6.32 \text{ mg.i.a. ml}^{-1}$

**Poblaciones procedentes de Aguirre en las cuales se ha utilizado la pendimentalina en preemergencia.

resistencia. Las poblaciones de 15-2C y 12-2C superan ampliamente en el porcentaje de resistencia a la población comparadora, y muestran un 100% de resistencia, lo que es muy preocupante, dada la relación tan amplia.

4.5. Comparación entre las medias de mortalidad y la línea de próbitos.

De acuerdo con la teoría de dosis de respuesta discutida por Finney (1973), los cambios en la proporción de mortalidad de una población como respuesta a incrementos logarítmicos de un estímulo, pueden ser descritos con más precisión por una curva sigmoide, y la más apropiada curva puede ser lograda usando el análisis de próbitos.

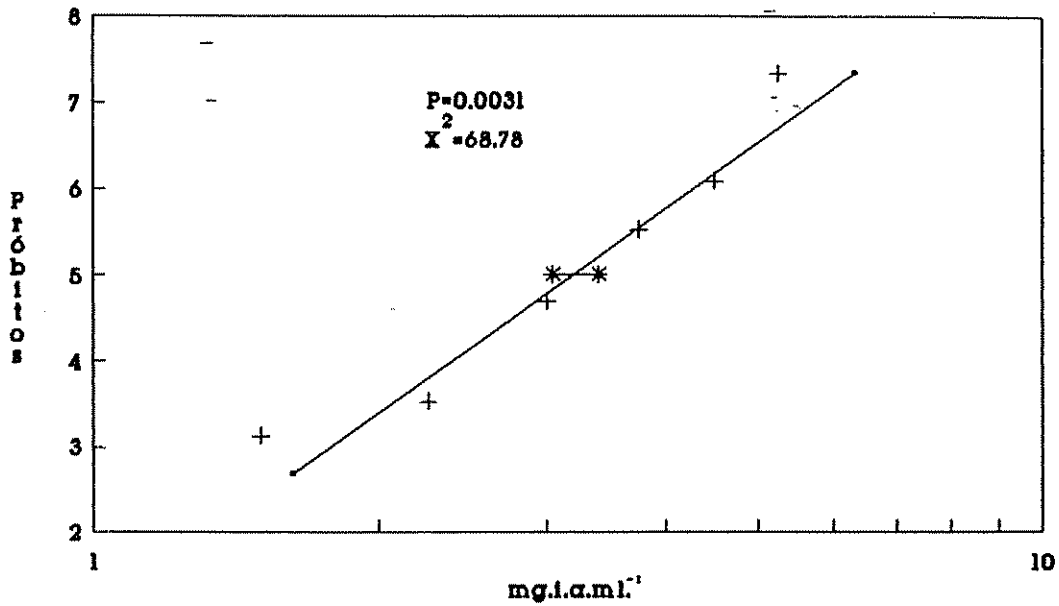
El análisis de próbitos se basa en el supuesto de que la frecuencia de mortalidad se distribuye normalmente con relación al logaritmo de la concentración.

Es muy probable que frecuentemente este supuesto no se cumpla para las poblaciones de plantas sometidas a presión de selección por un herbicida, dado que este provoca una respuesta dinámica de las poblaciones con constantes cambios morfológicos, fisiológicos y genéticos. Esto induce a una alta dispersión de los promedios de mortalidad y, de hecho, a una muy débil relación de respuesta, en relación con la línea de próbitos, como producto de la gran diversidad genética de los individuos dentro de las poblaciones.

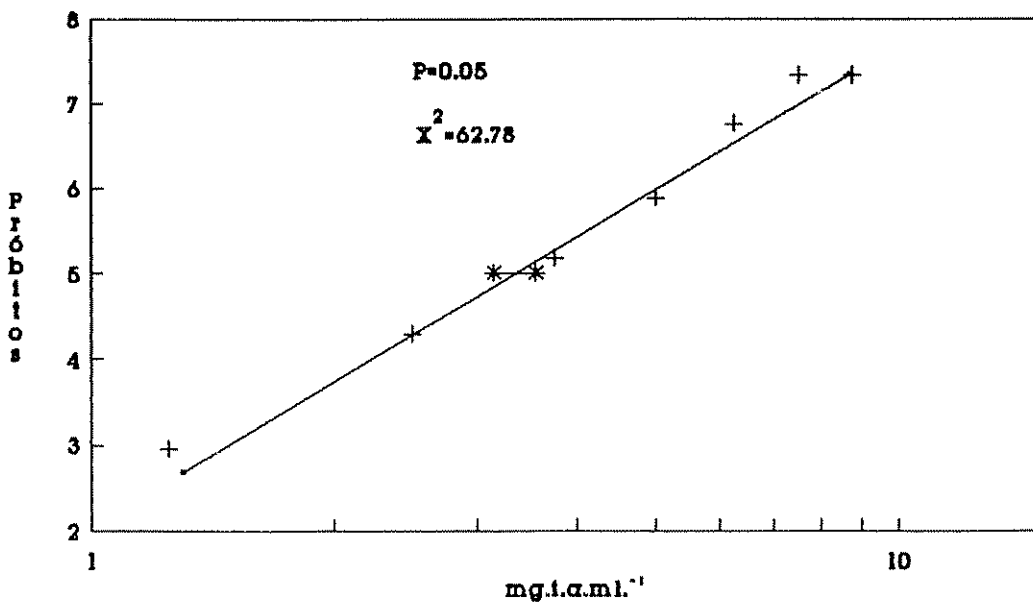
Por ello, los resultados nos muestran que no siempre el análisis de próbitos detecta las características importantes de la evolución de resistencia, lo que se muestra con una desviación sistemática de las medias observadas en relación con la línea de próbitos. Esta desviación es de gran importancia para concluir en relación con la presencia o no de plantas resistentes en las poblaciones.

Las respuestas observadas en las Figuras 7 y 8 para las poblaciones 2-1C y 0A muestran una adecuada distribución respecto a la línea de próbitos. Esto se refleja en la probabilidad y en el valor de chi-cuadrado. Valores que presentan evidencia de que la respuesta a la mortalidad para los incrementos logarítmicos a las concentraciones de propanil es característica de la población.

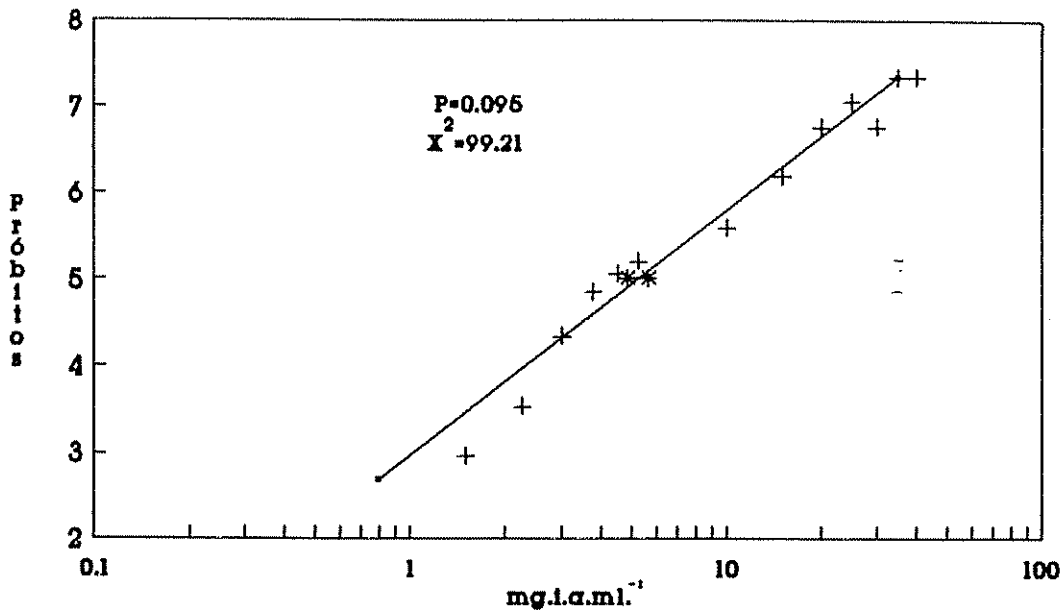
En los gráficos 9 y 10 de las poblaciones 15-1C1 y 15-1C2 se observa dispersión de las medias, lo que genera un alto valor de chi-cuadrado. Estas desviaciones no son atribuibles al error experimental y, por el contrario, son una respuesta propia de las poblaciones. Esta se explica por la



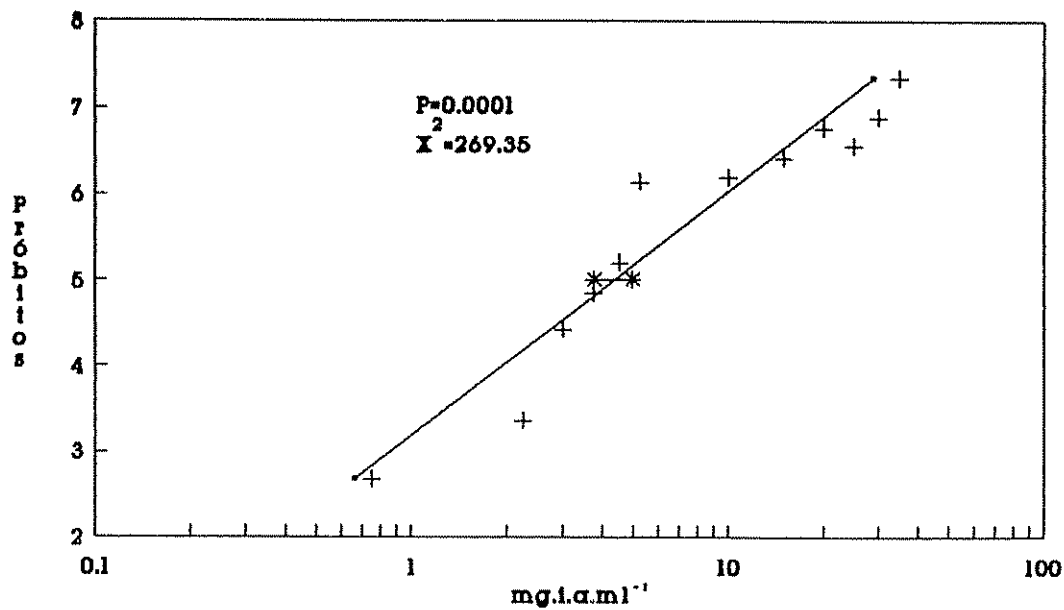
— Próbitos + medias observadas * Intervalos CL50
Figura 7. Dispersión de las medias de mortalidad observadas con relación a la línea de próbitos en la población 2-IC



— Próbitos + Medias observadas * Intervalo CL50
Figura 8. Dispersión de las medias de mortalidad observadas con relación a la línea de próbitos de la población OA



— Próbitos + Medias observadas * Intervalos CL50
 Figura 9. Dispersión de las medias de mortalidad observadas con relación a la línea de próbitos de la población 15-1C1

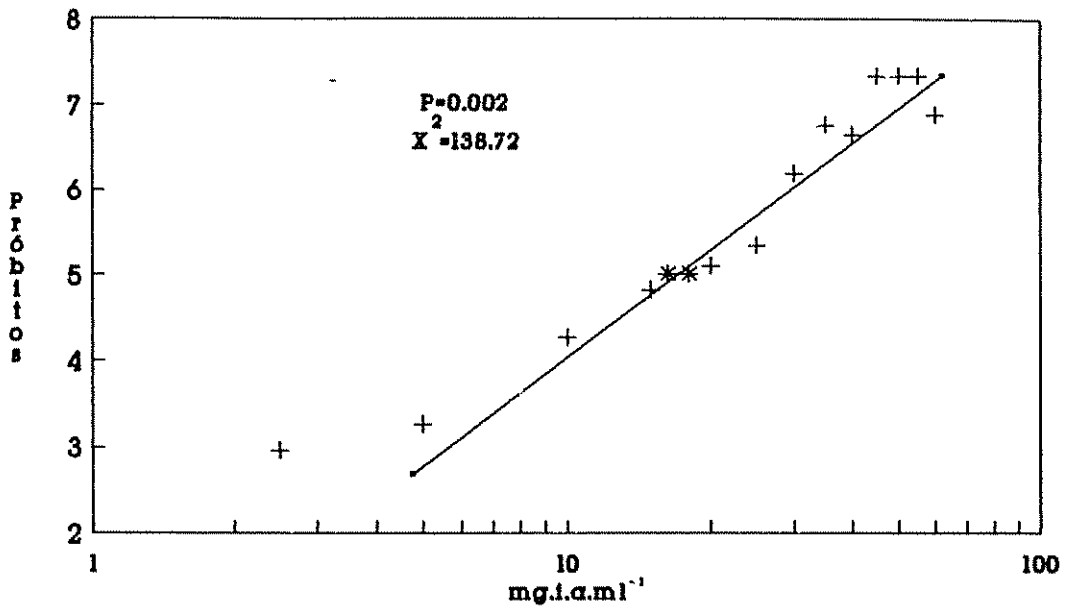


— Próbitos + Medias observadas * Intervalo CL50
 Figura 10. Dispersión de las medias de mortalidad observadas con relación a la línea de próbitos de la población 15-1C2

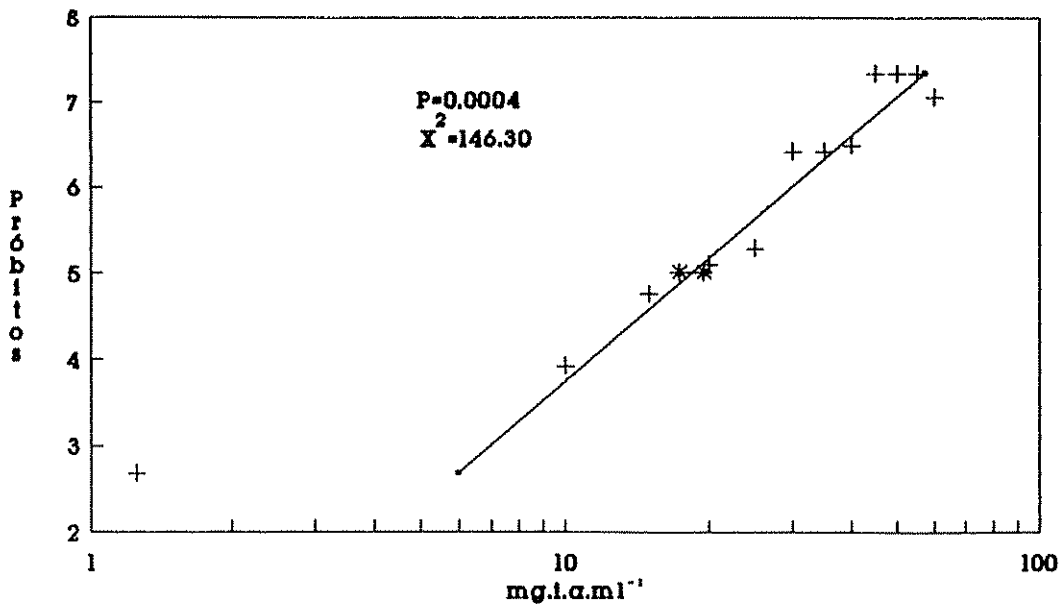
presencia de plantas con un comportamiento resistente o susceptible, condición que favorece una rápida evolución de la resistencia a este herbicida. Esto deja ver que, a pesar de que la pendimetalina en preemergencia detuvo el desarrollo de la resistencia, ésta se mantiene latente dentro de las poblaciones.

En las Figuras 11 y 12 se observa un alto valor de chi-cuadrado en las poblaciones 15-1C y 5-2C, lo que indica diferencias entre los valores observados y los esperados. Las desviaciones se explican por la presencia de plantas susceptibles, principalmente, y en segundo lugar por plantas resistentes. Esto puede favorecer en el corto plazo un incremento rápido de la resistencia.

Las poblaciones 12-2C y 15-2C (Figuras 13 y 14) obtuvieron altos valores de chi-cuadrado, producto de diferencias entre lo esperado y lo observado. Esta dispersión se explica básicamente en función de plantas susceptibles; pero en sí ambas poblaciones mantienen el comportamiento propio de una población resistente, como fueron descritas anteriormente.



— Próbitos + Medias observadas * Intervalo CL50
Figura 11. Dispersión de las medias de mortalidad observadas con relación a la línea de próbitos de la población 15-1C.



— Próbitos + Medias observadas * Intervalo CL50
Figura 12. Dispersión de las medias de mortalidad observadas con relación a la línea de próbitos en la población 5-2C.

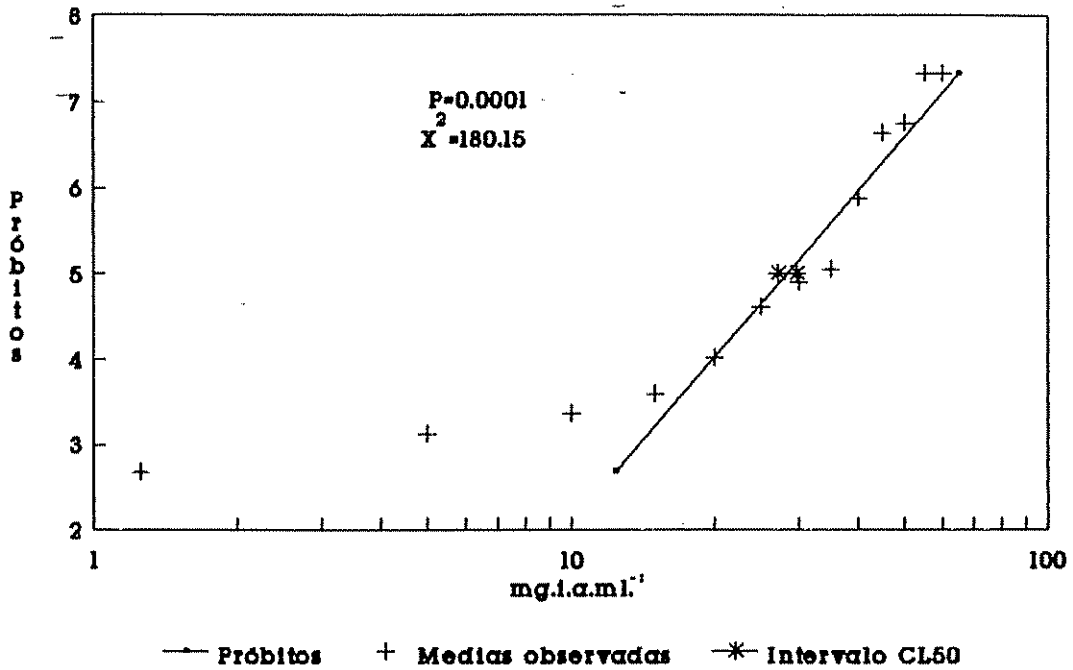


Figura 13. Dispersión de las medias de mortalidad observadas con relación de la línea de próbitos de la población 15-2C.

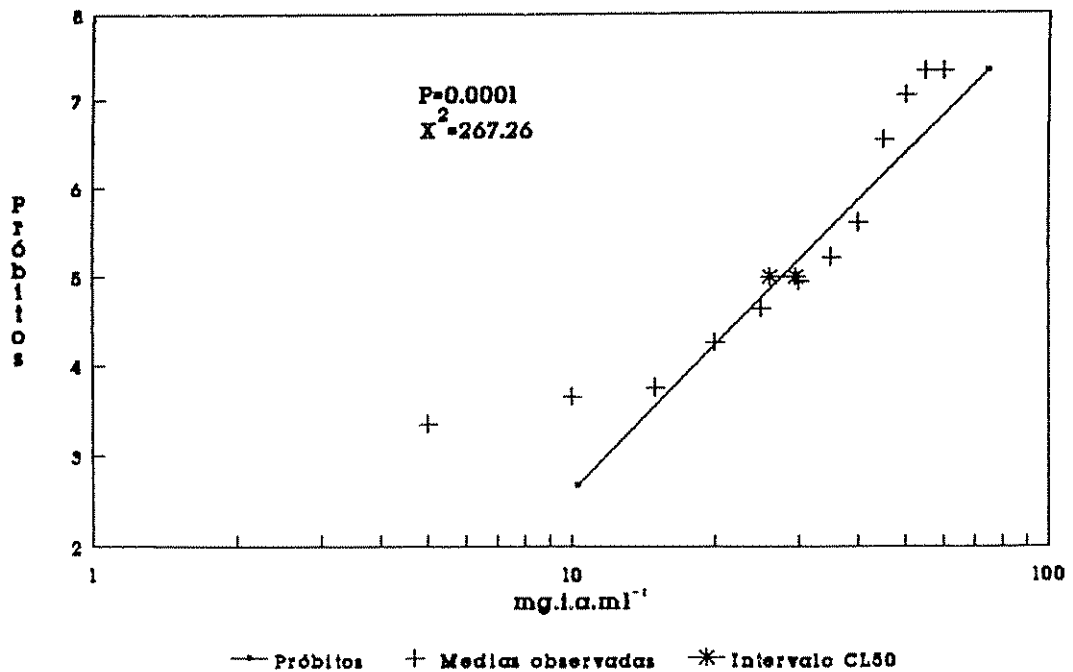


Figura 14. Dispersión de las medias de mortalidad observadas con relación a la línea de próbitos en la población 12-2C

5. CONCLUSIONES

- 1.- Según el estudio, la población más susceptible fue (2-1C) la de dos años de uso de propanil, dado su menor CL_{50} en mortalidad y CE_{50} en peso seco, así como su mayor pendiente, seguida por la población (0A) de cero años de uso de propanil.
- 2.- La mayor resistencia la mostraron las poblaciones de más de 15 y 12 años de uso de propanil a dos ciclos de siembra anual (15-2C y 12-2C), que superaron en más de un 100% a la población 2-1C que se utilizó como comparadora.
- 3.- Se estableció una relación directa entre el historial de uso, ciclos de siembra anual, frecuencia de aplicación y el desarrollo de la resistencia. Los mayores valores para las CL_{50} y CE_{50} se observaron en las poblaciones de un mayor historial de años de uso del propanil, asociado a dos ciclos de siembra anual. Esto implicó un proceso selectivo sobre varias generaciones de *Echinochloa colona* por año, y con ello una más rápida evolución de la resistencia al propanil.
- 4.- Se determinó mediante los valores que se obtuvieron en el análisis de próbitos para la CL_{50} , CE_{50} , pendientes de línea de regresión y con los porcentajes de resistencia obtenidos en relación con la CL_{99} de la población 2-1C, que las poblaciones 5-2C y 15-1C manifestaron una respuesta similar en resistencia. Esto indica que cinco años de uso de propanil a dos ciclos por año son equivalentes a más de 15 años de uso de propanil con un solo ciclo de siembra anual. Se ve entonces que el intensivo uso de propanil puede causar un rápido incremento en la evolución de la resistencia.

- 5.- La pendimentalina aplicada en preemergencia al cultivo del arroz en las poblaciones 15-1C1 y 15-1C2, probablemente interfirió y retardó la evolución de la resistencia al propanil, lo que se observó en estas poblaciones, con una respuesta heterogénea que manifestó la presencia de plantas susceptibles y resistentes. Esta característica pone en clara evidencia el gran potencial de estas dos poblaciones de desarrollar resistencia en corto plazo, si se presentan las condiciones óptimas para ello.
- 6.- La frecuencia de aplicación fue el factor más importante en la presión de selección ejercida por el propanil, sobre las diferentes poblaciones involucradas en el estudio. Esto lo demostró el análisis de la CL_{50} y CE_{50} , en función de los años de uso con dos ciclos de siembra. Ello evidenció que la resistencia aumenta con los años de uso propanil, principalmente cuando involucra dos ciclos de siembra.
- 7.- Las poblaciones 0A y 2-1C, fueron las más susceptibles y 12-2C y 15-2C las más resistentes. Estas cuatro poblaciones mostraron las mayores pendientes de regresión, así como la respuesta más homogénea, las dos primeras por la dominancia de plantas susceptibles y las otras dos por la dominancia de plantas resistentes.
- 8.- El uso de herbicidas tales como pendimentalina, bentiocarbo, butaclor y oxadiazon aplicados en posemergencia temprana en mezcla con el propanil, a pesar de tener un modo de acción diferente a este herbicida, los resultados no mostraron mayor interferencia de estos en la evolución de la resistencia.

- 9.- Las poblaciones 15-1C1 y 15-1C2 presentaron dispersión de las medias de mortalidad observadas con respecto a la línea de próbitos, dejando ver claramente la presencia de plantas con resistencia al propanil, y con ello la necesidad de continuar con el uso de la pendimentalina en preemergencia, para tratar de retardar una rápida evolución de la resistencia.
- 10.- Las poblaciones 5-2C y 15-1C mostraron dispersión de las medias de mortalidad observadas. Esta se produjo en un mayor grado por la presencia de plantas susceptibles, y en una forma menos evidente por respuestas resistentes.
- 11.- Las poblaciones 12-2C y 15-2C mostraron dispersión de las medias de mortalidad con respecto a la línea de próbitos, producto de respuestas muy susceptibles, pero en sí las poblaciones mantienen el comportamiento propio de una población resistente.

6.- RECOMENDACIONES

- 1.- Muchos factores interactúan al determinar la susceptibilidad de las plantas a los herbicidas a nivel de bioensayos. Lo cual es tan solo una indicación de los efectos que un herbicida pueda tener bajo condiciones de campo. No obstante, el presente estudio demostró gran utilidad y metodología para derivar información sobre la sensibilidad de *Echinochloa colona* al propanil. Ello nos sugiere la necesidad de complementar este trabajo con nuevas pruebas bajo condiciones de campo, que nos permitan determinar cómo varía la respuesta de las poblaciones al propanil, cuando intervienen todos los factores ambientales que interfieren la acción del herbicida.
- 2.- Esta información no debe ser extrapolada directamente al campo, pero la comparación con la dosis de campo necesaria para combatir con eficiencia la *Echinochloa colona*, puede proveer una valiosa información para seleccionar las poblaciones, para los muestreos de seguimiento por resistencia a propanil .
- 3.- En futuras investigaciones sobre resistencia a herbicidas, al definir el rango de concentraciones por evaluar, se debe considerar tanto la variable mortalidad como la de peso seco, la cual es de gran importancia en el estudio de la respuesta fisiológica de las plantas a los factores que interfieren con el crecimiento.
- 4.- Se deben realizar muestreos que abarquen las zonas arroceras de acuerdo con el historial de uso de propanil, y mediante la prueba de concentración discriminatoria, hacerle un seguimiento a las posibles

poblaciones resistentes. Posteriormente, estas observaciones se pueden precisar realizando investigaciones más detalladas.

- 5.- Se deben tener en cuenta las posibilidades del uso de otras alternativas de combate de *Echinochloa colona*, y la rotación con herbicidas de distinta modo de acción, así como la disminución del uso del propanil, principalmente en las áreas en que se detecte resistencia.
- 6.- Sería útil realizar trabajos de investigación para determinar las bases genéticas y fisiológicas de la evolución de la resistencia al herbicida propanil por parte de *Echinochloa colona*.

7. LITERATURA CITADA

- AHRENS, W. H.; WAX, L. M.; STOLLER, E. W. 1981 Identification of triazine-resistant *Amaranthus* spp Weed Science (EE.UU.) 29:345-348.
- ARNTZEN, C. J.; PFISTER, K.; STEINBACK, K. E. 1982. The mechanism of chloroplast triazine resistance alterations in the site of herbicide action. In Herbicides resistance in plants. Ed. H.M. Le Baron and J. Gressel. New York, Wiley-Interscience. p. 185-214. -
- BANDEEN, J. D.; STEPHENSON, G. R.; COWETT, E. R. 1982 Discovery and distribution of herbicide resistant weeds in North America. In Herbicide resistance in plants. Ed. H.M. Le Baron and J. Gressel. New York, Wiley-Interscience. p 9-30.
- BEHREN, S.; HANF, M. 1979. Malezas gramíneas en los cultivos agrícolas. Alemania, BASF. 119 p.
- BETHLENFALVAY, G. J.; CASTELFRANCO, P. A. 1978 Enhancement of energy conservation by Hill reaction inhibitors in isolated spinach (*Spinacia oleraceae*) chloroplast in plants. Weed Science (EE.UU) 19:639-643.
- BRADSHAW, A. D. 1982. Evolution of heavy metal resistance-an analogy for herbicide resistance? In Herbicide resistance in plants. Ed. H.M. Le Baron and J. Gressel. New York, Wiley-Interscience. p. 293-307.
- BRITISH CROP PROTECTION COUNCIL. 1984. Weed control handbook: Principles. 7ed. Ed. H.A. Roberts. Oxford, Blackwell Scientific Publications. 533 p.
- CARDENAS, J.; REYES, C. E.; DOLL, J.D. 1972. Malezas tropicales Bogota, Colombia, ICA-IPPC 341 p.
- CONNELLY, A.J.; JOHNSON, D.M.; GRONWALD, W.J.; WYSE, L. D. 1988. Bentazon metabolism in tolerant and susceptible soybean (*Glycine max*) genotypes. Weed Science (EE.UU.) 36: 417 - 423.
- CYANAMID. 1981?. Prowl: Herbicida. New Jersey. 31 p.
- DALY, J. C.; MURRAY, D. A. H. 1988. Evolution of resistance to pyrethroids in *Heliothis armigera* (Hubner) (Lepidoptera:Noctuidae) in Australia. Journal of Economic Entomology (EE.UU.) 81(4):984-989.
- DAVIS, C.; LINSKOTT, D. 1986. Tolerance of birdsfoot trefoil (*Lotus corniculatus*) to 2,4-D. Weed Science (EE.UU.) 34:373 376

- EBERLEIN, C. V.; BEHRENS, R. 1984 Propanil selectivity for green foxtail (*Setaria viridis*) in wheat (*Triticum aestivum*). Weed Science (EE.UU.) 32:13-16.
- EDWARDS, D. J.; BARRENTINE, W. L.; KILENT, C. 1976. Inheritance of sensitivity to metribuzin in soybeans. Crop Science (EE.UU.) 16:119.
- ELLIS, M.; KAY, Q. O. N. 1975a. Genetic variation in herbicide resistance in scentless mayweed (*Tripleurospermum inodorum* (L.) Schultz Bip.). 1 Differences between populations in response to MCPA Weed Research (G.B.) 15:307-315.
- _____; KAY, Q. O. N. 1975b. Genetic variation in herbicide resistance in scentless mayweed (*Tripleurospermum inodorum* (L.) Schultz Bip.). 2 Intraespecific variation in response to ioxynil and MCPA, and the role of spray retention characteristics. Weed Research (G.B.) 15:317-326.
- _____; KAY, Q. O. N. 1975c. Genetic variation in herbicide resistance in scentless mayweed (*Tripleurospermum inodorum* (L.) Schultz Bip.). 3 Selection for increased resistance to ioxynil, MCPA, and simazine. Weed Research (G.B.) 15:327-333.
- FAULKNER, J. S. 1982. Breeding herbicide-tolerant crop cultivars by conventional methods. In Herbicide resistance in plants. Ed. H.M. Le Baron and J. Gressel. New York, Wiley-Interscience. p. 235-256.
- FINNEY, D.J. 1978. Statistical method biological assay, 3 ed. London, Griffen. 508 p.
- FUERST, E. P.; ARNTZEN, J. C.; PFISTER, K.; PENNER, D. 1986a Herbicide cross-resistance in triazine-resistant biotypes of four species. Weed Science (EE.UU.) 34: 344-353.
- _____; BARRETT, M.; PENNER, D. 1986b. Control of triazine-resistant Common Lambsquarters (*Chenopodium album*) and two pigweed species (*Amaranthus* spp) in corn *Zea mays*. Weed Science (EE.UU.) 34:440-443.
- _____; 1989. Paraquat resistance mechanisms. WSSA Abstracts (EE.UU.) 29:131-132.
- GASQUEZ, J.; DARMENCY, H. 1989. Appearance and spread of triazine resistance in common Lambsquarters, *Chenopodium album*. WSSA Abstracts (EE.UU.) 29:133.

- GRESSEL, J.; AMMON, H.-U.; FOGELFORS, H.; GASQUEZ, J.; KAY, Q. O. N.; KEES H. 1982. Discovery and distribution of herbicide-resistant weeds outside North America. *In* Herbicide resistance in plants. Ed. H.M. LeBaron and J. Gressel. New York, Wiley-Interscience. p. 31-53.
- _____ ; SEGEL, L.A. 1982. Interrelating factors controlling the rate of appearance of resistance: The outlook for the future. *In* Herbicide resistance in plants. Ed. H.M. Le Baron and J. Gressel. New York, Wiley-Interscience. p. 325-347.
- _____ ; 1986. Modes and genetics of herbicide resistance in plants. *In* Pesticide resistance; strategies and tactics for management. Washington, National Academy Press. p. 54-71.
- _____ ; 1987. Strategies for prevention of herbicide resistance in weeds. *In* Rational pesticide use. Ed. K.J. Brent, R.K. Atkin, Cambridge, UK, Cambridge University Press. p. 183-196.
- _____ ; 1989. Prevention and management of herbicide resistance theoretical aspects. WSSA Abstracts (EE.UU.) 29:135.
- GOMEZ ARISTIZABAL, A.; RIVERA POSADA, H. 1987. Descripción de malezas en plantaciones de café, Chinchina, Caldas Colombia. Cenicafé. 490 p.
- GONZALEZ, J. 1983. Principales malezas en el cultivo del arroz en América Latina: Guía de estudio para ser usada como complemento a la unidad auditutorial sobre el mismo tema. Cali, Colombia, CIAT 48 p. (Serie : 04SR-03.01).
- GOOD, N. E. 1961. Inhibitors of the Hill reaction. *Plant Physiology* (EE.UU.) 36:788-810.
- HAAS, H.; STREIBIG, J. C. 1982. Changing patterns of weed distribution as a result of herbicide use other agronomic factors. *In* Herbicide resistance in plants. Ed. H.M. Le Baron and J. Gressel. New York, Wiley-Interscience. p. 57-79.
- HARRINGTON, K.C.; POPAY, A.I. 1987. Differences in susceptibility of nodding thistle populations to phenoxy herbicides. *In* Australian Weeds Conference (8., 1987, Sidney, New South Wales). Proceedings. Ed. by D. Lemerle and A. R. Leys. Sydney, Council of Australian Weed Science Societies. p. 126-129.
- HARVEY, B. M. R.; HARPER, D. B. 1982. Tolerance to bipyridylum herbicides. *In* Herbicide resistance in plants. Ed. H.M. Le Baron and J. Gressel. New York, Wiley-Interscience. p. 215-233.

- HARVEY, B. M. R.; HARPER, D. B. 1982. Tolerance to bipyridylum herbicides. In *Herbicide resistance in plants*. Ed. H.M. Le Baron and J. Gressel. New York, Wiley-Interscience. p. 215-233.
- HEAP, I.M. 1987. Herbicide cross-resistance in a population of annual ryegrass, *Lolium rigidum*. In *Australian Weeds Conference (8.,1987, Sidney, New South Wales)*. Proceedings. Ed. by D. Lemerle and A. R. Leys. Sydney, Council of Australian Weed Science Societies. p. 114-119.
- HIRSCHBERG, J.; McINTOSH, L. 1983. Molecular basis of herbicide resistance in *Amaranthus hibrydus*. *Science (EE.UU.)* 222:1346-1349.
- HODSON, H.R. 1971. Influence of environment on metabolism of propanil in rice. *Weed Science (EE.UU.)* 19(5):501-507.
- HOFSTRA, G.; SWITZER, C.M. 1968. The phytotoxicity of propanil. *Weed Science (EE.UU.)* 16:23-28.
- HOLT, J. S.; RADOSEVICH, S. R. 1983. Differential growth of two common groundsel (*Senecio vulgaris*) biotypes. *Weed Science (EE.UU.)* 31:112-120.
- _____; LeBARON, H. M. 1989. Significance and worldwide distribution of herbicide resistance. *WSSA Abstracts (EE.UU.)* 29:131.
- HOLZNER, W.; NUMATA, M. 1982. *Biology and ecology of weeds*. London, W. Junk Publishers. 465 p.
- HOWAT, P.D. 1987. Formation of the AVCA herbicide resistance action committee (A.H.R.A.C.). In *Australian Weeds Conference (8.,1987, Sidney, New South Wales)*. Proceedings. Ed. by D. Lemerle and A. R. Leys. Sydney, Council of Australian Weed Science Societies. p. 131-133.
- JENSEN, K. I. N. 1982. The roles of uptake, translocation and metabolism in the differential intraspecific response to herbicides. In *Herbicide resistance in plants*. Ed. H.M. Le Baron and J. Gressel. New York, Wiley-Interscience. p. 133-162.
- KHODAYARI, K.; SMITH, J. R.; TUGWELL, P. N. 1986. Interaction of propanil and selected insecticides on rice (*Oryza sativa*). *Weed Science (EE.UU.)* 34:800-803.
- KLINGMAM, G. C.. 1980. *Estudio de las plantas nocivas: principios y prácticas*. Mexico, Limusa. 300 p.

- KON, K.F.; BLACKLOW, W.M.; THURLING, N. 1987. Genetic variability between and within populations of great brome, *Bromus diandrus* Roth, to chlorsulfuron and simazine could result in the development of herbicide tolerance. In Australian Weeds Conference (8., 1987, Sydney, New South Wales). Proceedings. Ed. by D. Lemerle and A. R. Leys. Sydney, Council of Australian Weed Science Societies. p. 121-125.
- KUBE, J. G.; VOGEL, K. P.; MOSER, L. E. 1989. Genetic variability for seedling atrazine-tolerance in Indiangrass. *Crop Science* (EE.UU.) 29:18-23.
- LeBARON, H. M.; McFARLAND J. 1989. Overview and prognosis of herbicide resistance in weeds and crops. 18 p. (sin publicar)
- LeBARON, H.L; GRESSEL, J. 1982. Herbicide resistance in plants. New York, Wiley 401 p.
- LEHOCZKI, E.; LASKAY, G.; POLOS, E.; MIKULAS, J. 1984. Resistance to triazine herbicides in horseweed (*Coniza canadensis*). *Weed Science* (EE.UU.) 32:669-674.
- MACHADO, S. V. 1982. Inheritance and breeding potential of triazine tolerance and resistance in plants. In Herbicides resistance in plants. Ed. H.M. Le Baron and J. Gressel. New York, Wiley-Interscience. p. 257-273.
- MATZUNAKA, S. 1983. Evolution of rice weed control practices and research: World perspective. In Conference on Weed Control in Rice (1981, Los Baños. Laguna, Philippines). Proceedings. Manila, Philippines, IRRI. p. 5-17.
- MICHAEL, P.N. 1983. Taxonomy and distribution of *Echinochloa* sp with special reference to their occurrence as weed of rice. In Conference on Weed Control in Rice (1981, Los Baños. Laguna, Philippines). Proceedings. Manila, Philippines, IRRI. p. 291-306.
- MOLINA, E. 1987. Respuesta actual de *Echinochloa colona* (L.) Link proveniente de tres localidades a la aplicación del propanil y efecto de algunos factores sobre la germinación de la semilla. Tesis Ing. Agr. Bogota, Col., Universidad Nacional de Colombia. 115 p.
- MORELAND, D. E.; MALHOTRA, S. S.; GRUENHAGEN, R. F.; SHOKRALL, E. H. 1969 Effects of herbicide on RNA y proteins synthesis. *Weed Science* (EE.UU.) 17:556-562.
- MOSS, S.R. 1989. Herbicide resistance in Slender Foxtail (*Alopecurus myosuroides* Huds): Cross-resistance and population studies. *WSSA Abstracts* (EE.UU.) 29:133.

- NUDGE, C. L.; GOSSETT, J. B.; MURPHY R. T. 1984. Resistance of Goosegrass (*Eleusine indica*) to dinitroaniline herbicides. *Weed Science* (EE.UU.) 32:591-594.
- NAYLOR, A. W. 1976 Herbicide metabolism in plants. In *Herbicide: physiology, biochemistry, ecology*. Ed. by L. J. Audus. London, Academic Press. v.1, p 397-425.
- NETZER, W.J. 1984. Engineering herbicide tolerance: When is it Worthwhile? *Biotechnology* (EE.UU.) 2 (11):931 - 942.
- OCAMPO, R. 1985. Incidencia de plantas indeseables en el cultivo del arroz en el cantón de Aguirre y Parrita. Tesis Ing. Agr. San José, Universidad de Costa Rica. 96 p.
- OORSCHOT, V. J. L. P. 1976. Effects in relation to water and carbon dioxide exchange of plants. In *Herbicide: physiology, biochemistry, ecology* Ed. by L. J. Audus. London, Academic Press. v.1, p 305-329.
- PFISTER, K.; RADOSEVICH, S.R.; ARNTZEN, C. J. 1979. Modification of herbicide binding to photosystem 2 in two biotypes of *Senecio vulgaris* L. *Plant Physiology* (EE.UU.) 64:995-999.
- POWLES, S.B. 1986. Appearance of biotype of the weed, *Hordeum glaucum* Steud., resistant to the herbicide paraquat. *Weed Research* (G.B.) 26:167-172.
- _____. 1987. A review of weeds in Australia resistant to herbicides. In *Australian Weeds Conference* (8.,1987, Sidney, New South Wales). Proceedings. Ed. by D. Lemerle and A. R. Leys. Sydney, Council of Australian Weed Science Societies. p. 109-113.
- _____, S. B.; HOWAT, P. D. 1989. A review of weeds in Australia resistant to herbicides (En prensa)
- PRADO, R. DE.; DOMINGUEZ, C.; TENA, M. 1989. Characterization of triazine-resistant biotypes of common lambsquarters (*Chenopodium album*) hairy fleabane (*Conyza bonaeriensis*) and yellow foxtail(*Setaria glauca*) found in Spain. *Weed Science* (EE.UU.) 37:1-4.
- PUTWAIN, P. D.; SCOTT, K. R.; HOLLIDAY, R. J. 1982. The nature of resistance to triazine herbicides: Case histories of phenology and population studies. In *Herbicides resistance in plants*. Ed. H.M. Le Baron and J. Gressel. New York, Wiley-Interscience. p. 99-115.
- _____; MORTIMER, A. M.; ULF-HANSEN, P. F.; WATSON, D. 1989. Population ecology and selection for herbicide-resistance. *WSSA Abstracts* (EE.UU.) 29:134

- RADOSEVICH, S. R.; HOLT, J. S. 1982. Physiological responses and fitness of susceptible and resistant weed biotypes to triazine herbicides. In *Herbicides resistance in plants*. Ed. H.M. Le Baron and J. Gressel. New York, Wiley-Interscience. p. 163-183.
- _____ ; HOLT, J. S. 1984. *Weed ecology*. New York, Wiley. 265 p.
- _____ ; ROUSH, M. L.; MAXWEL, B.D. 1989. Future outlook and research needs of herbicide resistance. *WSSA Abstracts (EE.UU.)* 29:136.
- RHONE-POULENE AGROCHIMIE. 1982. Ronstard Bènard Francia. 31 p.
- RINCON, D. G. 1981. Comportamiento de la maleza liendrepuerco (*Echinochloa colona* L.) de diferentes zonas arroceras del país frente a propanil-Bayer. Colombia, Universidad de Tolima, Facultad de Ingeniería Agronómica. 13 p.
- ROCHE, B. F.; MUZIK, T. J. 1964. Ecological and physiological study of *Echinochloa cruz galli* (L.) Beauv. and the response of its biotypes to sodium 2,2 dichloropropionate. *Agronomy Journal (EE.UU.)* 56:155-160
- ROHM AND HAAS CO. 1964. STAM F34: Un nuevo concepto en el control de gramíneas y demás malezas en sus arrozales. Filadelfia. 15 p.
- _____ . 1975. STAM: El herbicida para arroz. Bogota. 47 p.
- RYAN, G. F. 1970. Resistance of common groundsel to simazine and atrazine. *Weed Science (EE.UU.)* 18: 614.
- SLIFE, W.F. 1986. Resistance in weeds. In *Pesticide resistance: Strategies and tactics for management*. Washington, D.C., National Academic Press. p.327-333.
- SMITH, R. J . 1983. Weeds of major economic importance in rice and yield losses due to weed competition. In *Conference on Weed Control in Rice (1981, Los Baños, Laguna, Philippines)*. Proceedings. Manila, Philippines, IRRI. p. 19-36.
- SOTO AGUILAR, A. 1979. Influência do fósforo e do nitrogênio sobre a tolerância do tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) ao metribuzin e sobre a atividade herbicida deste no solo. tesis Mag. Sc. Viçosa, Minas Gerais, Bra., universidade federal de Viçosa 56p.
- STEPHENSON, G. R.; DYKSTRA, M. D.; McLAREN, R. D.; HAMILL, A. S. 1989. Managing the problem of triazine resistant-weeds. *WSSA Abstracts (EE.UU.)* 29:135-136.

- TABASHNIK, B. E.; CUSHING, N. L.; JOHNSON, M. W. 1987. Diamondback moth (Lepidoptera:Plutellidae) resistance to insecticides in Hawaii: Intra-island variation and cross-resistance. *Journal of Economic Entomology* (EE.UU.) 80(6):1091-1099.
- THILL, D. C.; MALLORY, C. A.; COTTERMAN, J.C.; PRIMIANI, M.M. 1989. Sulfonylurea resistance-mechanism of resistance and cross resistance. *WSSA Abstracts* (EE.UU.) 29:132.
- TUCKER, E.S.; POWLES, S.B. 1987. The competitiveness of paraquat resistant biotype of barley grass, *Hordeum glaucum*. In Australian Weeds Conference (8.,1987, Sidney, New South Wales). Proceedings. Ed. by D. Lemerle and A. R. Leys. Sydney, Council of Australian Weed Science Societies. p. 119.
- ULF-HANSEN, P.F.; MORTIMER, A.M.; PUTWAIN, P.D. 1987. Herbicide resistance and populations processes in blackgrass. In Australian Weeds Conference (8.,1987, Sidney, New South Wales). Proceedings. Ed. by D. Lemerle and A. R. Leys. Sydney, Council of Australian Weed Science Societies. p. 130.
- VAN DE LOO, F.J.; POWLES, S.B. 1987. Studies with a diquat resistance biotype of capeweed, *Arctotheca calendula*, that has recently appeared in Australia. In Australian Weeds Conference (8.,1987, Sidney, New South Wales). Proceedings. Ed. by D. Lemerle and A. R. Leys. Sydney, Council of Australian Weed Science Societies. p. 120.
- VAUGHN, K. C. 1989. Dinitroaniline resistance-mechanism and characteristics of resistance. *WSSA Abstracts* (EE.UU.) 29:132.
- VAUGHN, M. A.; VAUGHN, K. C. 1988. Carrot microtubules are dinitroaniline resistant. 1. Cytological and cross-resistance studies. *Weed Research* (G.B.) 28:73-83.
- VENCILL, K. W.; FOY, L. C. 1988. Distribution of triazine-resistant Smooth pigweed (*Amaranthus hybridus*) and common lambsquarters (*Chenopodium album*) in Virginia. *Weed Science* (EE.UU.) 36:497-499.
- WAY, J. M. 1976. Herbicide and higher plant ecology. In *Herbicide: physiology, biochemistry, ecology*. Ed. L. J. Audus. London, Academic Press. v.2, p.345-371.
- WEAVER, E.S.; THOMAS, G. A. 1986. Germination responses to temperature of atrazine-resistant and susceptible biotypes of two pigweed (*Amaranthus*) species. *Weed Science* (EE.UU.) 34:865-870.

- WEED SCIENCE SOCIETY OF AMERICA. 1983. Herbicide handbook. 5 ed. Champaign. Ill. 515 p.
- YABUNO, T. 1983. Biología of Echinochloa species. **In** Conference on Weed Control in Rice (1981, Los Baños. Laguna, Philippines). Proceedings. Manila, Philippines, IRRI. p. 307-318.
- YIH, R. Y.; McRAE, D. H.; WILSON, H. F. 1968. Mechanism of selective action of 3,4-dichloropropionanilide. Plant Physiology (EE.UU.) 43:1291-1296.
- ZIMDAHL, R.L. 1980. Weed-Crop competition. Ed. A.E. Deutsch. Oregon, Oregon State University, International Plant Protection Center. 195 p.

APENDICE

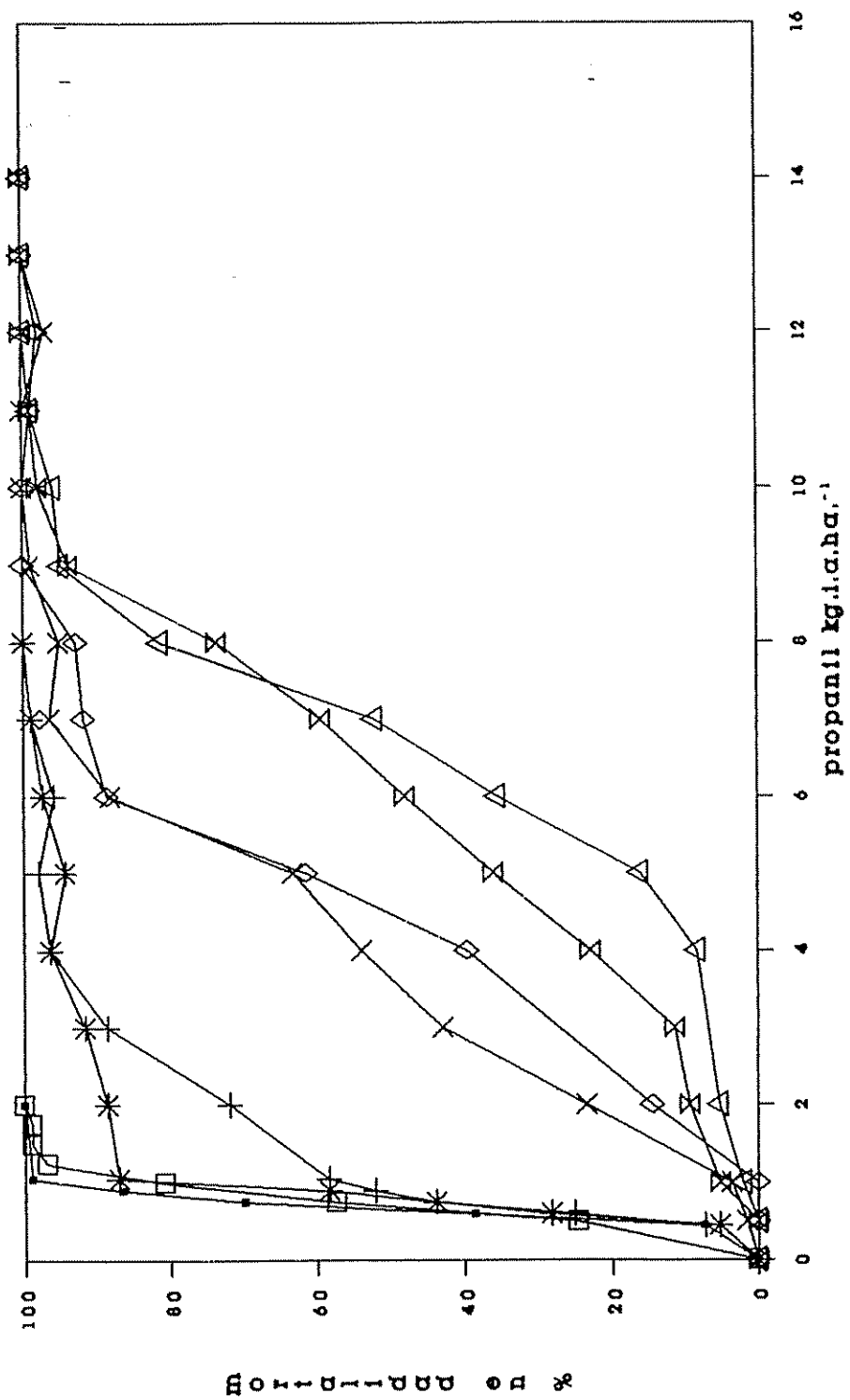


Fig.1 Porcentaje de mortalidad en la respuesta al propanil de ocho poblaciones de *Echinochloa colona*

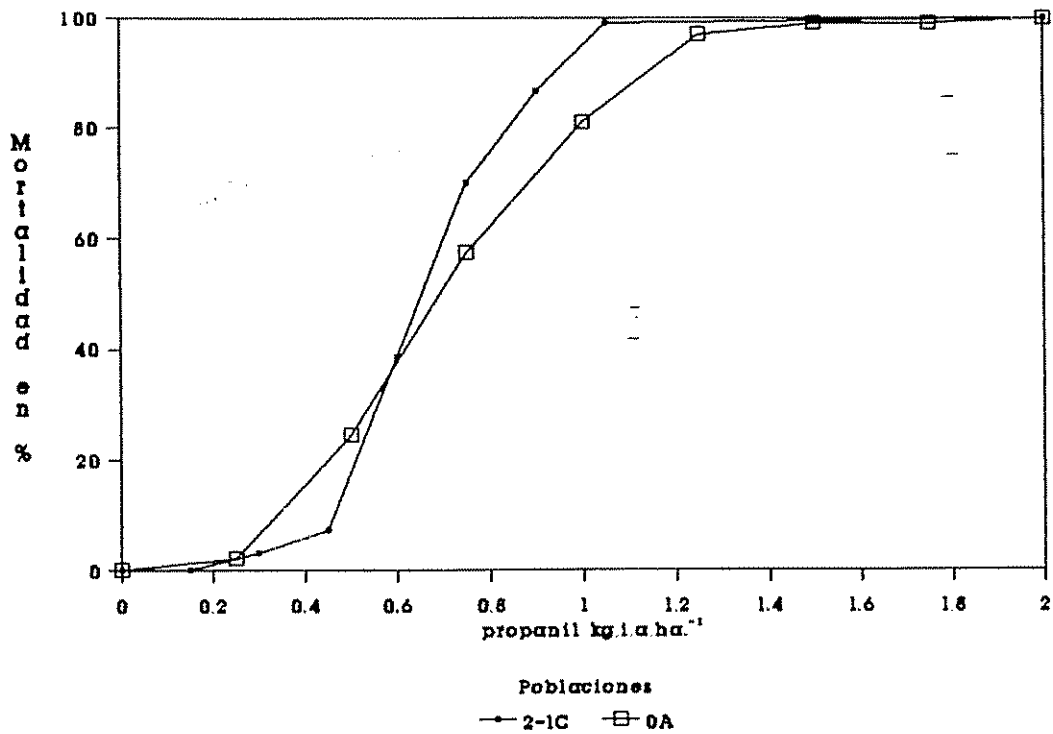


Fig.2 Porcentaje de mortalidad en la respuesta al propanil de dos poblaciones de Echinochloa colona

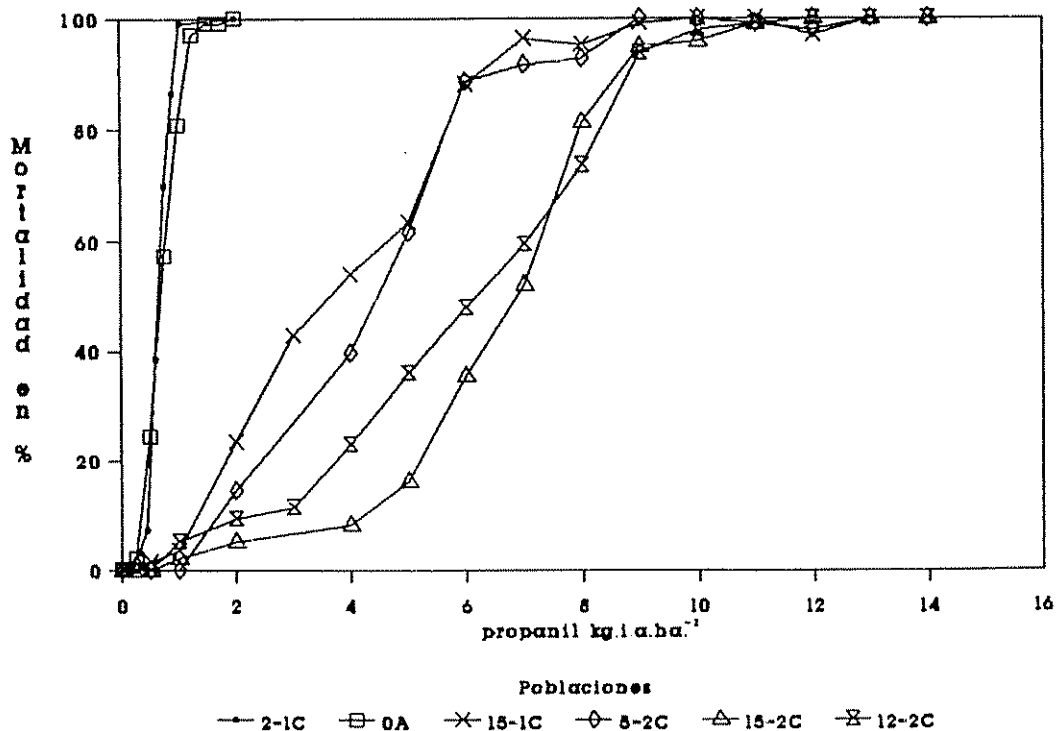


Fig.3 Porcentaje de mortalidad en la respuesta al propanil de seis poblaciones de Echinochloa colona

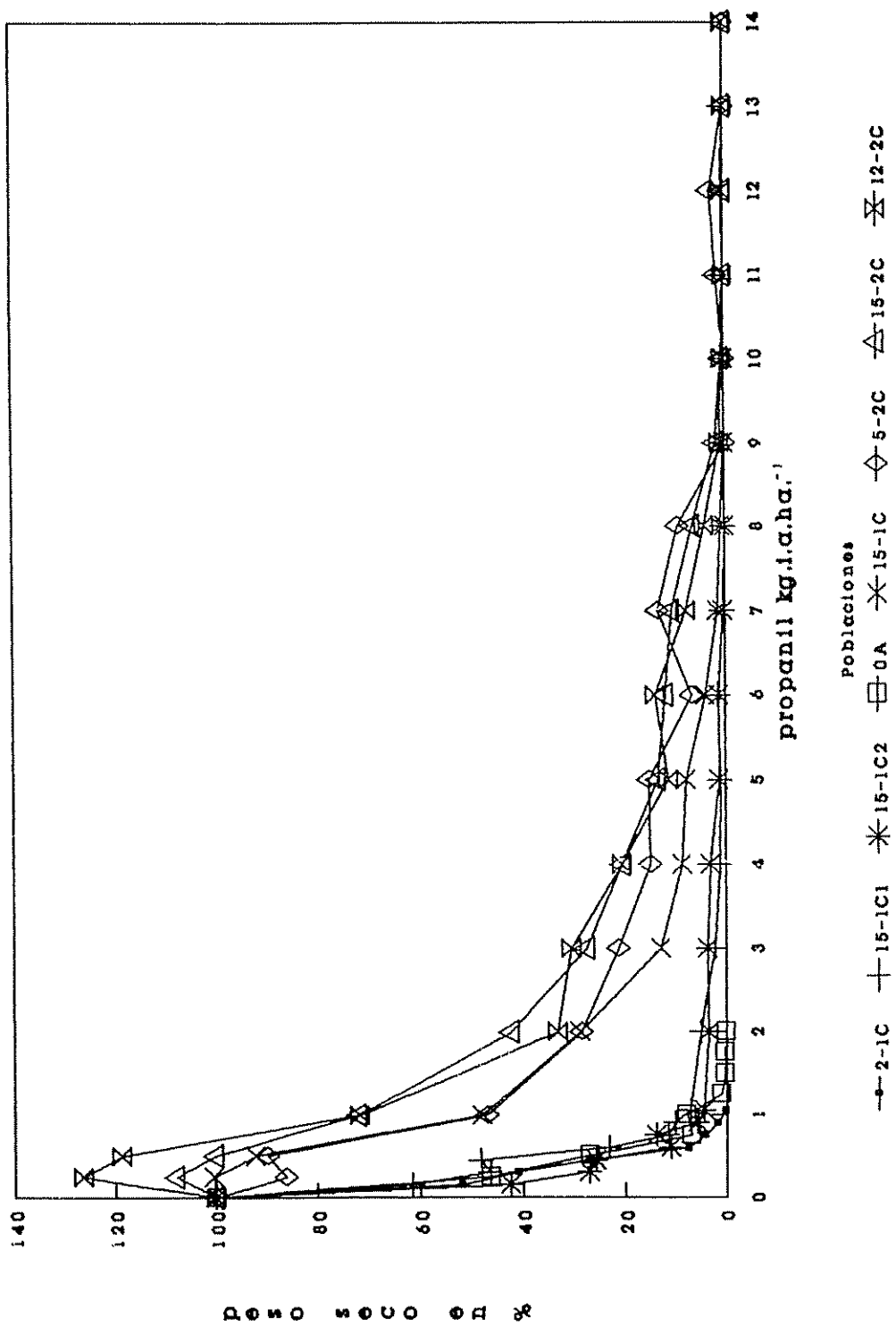


Fig.4. Peso seco como un % respecto al testigo en la respuesta al propanil de poblaciones de Echinocloa colona.

Cuadro 1. Valores de CL_{50} en $Kg.i.a. ha^{-1}$ e intervalos de confianza para la respuesta de mortalidad al propanil de ocho poblaciones de *Echinochloa colona*.

Población	ciclos anuales de siembra	CL_{50} $Kg.i.a. ha^{-1}$	intervalo de confianza
2-1C	1	0.64	(0.61-0.68)
0A	1	0.67	(0.63-0.71)
15-1C2	1	0.87	(0.75-1.13)
15-1C1	1	1.05	(0.97-1.13)
15-1C	1	3.43	(3.25-3.60)
5-2C	2	3.69	(3.47-3.90)
12-2C	2	5.56	(5.21-5.90)
15-2C	2	5.67	(5.42-5.93)

Cuadro 2. Valores de CE_{50} en $Kg.i.a.ha^{-1}$ e intervalos de confianza para la respuesta de peso seco al propanil en ocho poblaciones de *Echinochloa colona*.

Población	ciclos anuales de siembra	CL_{50} $Kg.i.a.ha^{-1}$	Intervalos de confianza
2-1C	1	0.20	(0.002-0.34)
0A	0	0.25	(0.007-0.43)
15-1C2	1	0.23	(0.04-0.44)
15-1C1	1	0.25	(0.09-0.40)
15-1C	1	0.84	(0.51-1.16)
5-2C	2	0.88	(0.54-1.23)
12-2C	2	1.67	(1.06-2.20)
15-2C	2	1.71	(1.18-2.21)