



**UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR**

TESIS DE DOCTOR EN AGRONOMÍA

“Identificación de regiones genómicas asociadas a contenido de proteína y fuerza de gluten utilizando mapeo por asociación en trigo candeal”

Ing. Agr. Adelina Olga Larsen

BAHIA BLANCA

ARGENTINA

2017

## Prefacio

Esta Tesis se presenta como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Doctor en Agronomía, de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el ámbito del Departamento de Agronomía durante el período comprendido entre el 18 de septiembre de 2013 (Res. N°1215) y la fecha actual, bajo la dirección de la Dra. Viviana Echenique y la co-dirección del Dr. Pablo Roncallo.

Adelina Larsen



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR  
Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

La presente tesis ha sido aprobada el ....../...../..... , mereciendo la calificación de .....(.....)

## Agradecimientos

*“Gratitude expressions increase prosocial behavior by enabling individuals to feel socially valued”*  
(Grant y Gino, 2010)

A mis directores, Dres. Viviana Echenique y Pablo Roncallo por haber aceptado dirigirme y guiado a lo largo de las distintas etapas de este trabajo. Sin su enseñanza, ayuda, paciencia, exigencia y apoyo, esta tesis no habría sido posible. Me siento muy honrada por haber podido trabajar con ellos.

A los revisores de la tesis, por sus consejos y asistencia brindados para la finalización del manuscrito.

Al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), por ser mi empleador y financiador de mi formación de posgrado, por haberme permitido desarrollar como profesional dentro de la institución y representarla de la mejor manera que me ha sido posible. Gracias al INTA he podido conocer a personas muy valiosas dentro de la cadena agroindustrial de trigo candeal. Quiero agradecer especialmente a todos los integrantes del proyecto específico “Desarrollo de germoplasma y cultivares comerciales de cereales de invierno” dentro del Proyecto Nacional de Cereales y Oleaginosas del INTA, por haberme brindado el soporte económico, técnico y humano para la continuidad del Programa de Mejoramiento de Trigo Candeal desarrollado en la Chacra Experimental Integrada (CEI) Barrow.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y a una de sus Unidades Ejecutoras en Bahía Blanca, el Centro de Recursos Naturales Renovables de la Zona Semiárida (CERZOS), por haber contribuido a mi formación de posgrado a través de sus recursos humanos y haberme permitido realizar parte de la tesis en sus instalaciones.

A la Universidad Nacional del Sur (UNS) por haberme formado como profesional hace algunos años y continuar mi formación de posgrado en el Departamento de Agronomía. Especial agradecimiento a todos los docentes responsables por las materias de posgrado cursadas, así como al personal administrativo.

A la CEI Barrow, por ser mi lugar de trabajo, de desarrollo profesional y aportar con recursos propios al programa de mejoramiento de trigo candeal. Quiero agradecer a su director, Ing. Agr. Carlos Bertucci, por brindarme su apoyo durante mi formación doctoral y labor profesional. También a los jefes de grupo de Mejoramiento y Calidad, Ing. Qca. María Laura Seghezze (retirada) e Ing. Agr. Liliana Wehrhahne. A todos los integrantes del grupo de trabajo: Ings. Agrs. Carlos Jensen (retirado), Elena Molfese, Valentina Astiz, Francisco Di Pane, Ana Storm; Dra. Verónica Caballero y auxiliares técnicos Matías Inchauspe, Marcos Arana, Juan Gutiérrez, Américo Gómez, Andrés Elizari, José Luis Laurizzi, Dora Miguens, Oscar Wehrhahne, Eugenio Errea, Mauricio Capristo y Ruben Langhi (retirado). A todos ellos les debo gran parte de los datos obtenidos del fenotipado, a través de los ensayos a campo, análisis de calidad, y su espíritu crítico en la interpretación y discusión de los resultados. Además, quiero agradecerles por compartir el espacio laboral y ayudarme en mis labores cotidianas. Quiero expresar mi gratitud hacia el personal administrativo de la Experimental, por haber solucionado asuntos económicos y de logística durante el desarrollo de la tesis: Cres. Vanesa Casariego y Rodrigo Di Rocco; Alejandra Lopez, Malvina Menna, Laura Dasseville y Vanesa Dragicevich.

Dentro del grupo de Mejoramiento y Calidad de la CEI Barrow quiero hacer una mención especial al Ing. Agr. Carlos Jensen, quien se desempeñó como mejorador de trigo candeal desde 1980 a 2015. Fue mi director de beca de práctica profesional desde mi llegada a Barrow en 2009 hasta su retiro laboral. Agradezco su voluntad, dedicación y generosidad para mi formación profesional y ética. Por haber confiado en mí para aprender y continuar su tarea. Por haberme inculcado que el grupo es más importante que el individuo, y que es la construcción de vínculos es la que fortalece al mejoramiento.

También dentro del grupo de Mejoramiento y Calidad quiero agradecer especialmente a la Ing. Agr. Valentina Astiz, por su compromiso y apoyo para la resolución de inconvenientes técnicos (y no tan técnicos) en la determinación de la fuerza de gluten.

A los grupos de Biotecnología Vegetal y de Biotecnología de Hongos Comestibles y Medicinales del CERZOS (investigadores, becarios, auxiliares) con los cuales compartí cuestiones técnicas, de apoyo, y de ánimo durante el desarrollo de la tesis. Cada uno aportó algo y me enseñaron el significado de hacer un posgrado: Dres. Viviana Echenique, Pablo Roncallo, Alicia Carrera, Marina Díaz, Alejandra Díaz, Ingrid Garbus, Diego Zappacosta, Juan Pablo Selva, Juan Manuel Rodrigo, Daniela Soresi, Jessica Basualdo, Sandra Micheletto, Pablo Postemsky, Antonio Garayalde, Lorena Armando; Lics. Manfred Sobanski y Emily Camargo Acosta; Ings. Agrs. Selva Cuppari, José Gallardo y Valeria Beaufort; Auxs. Gonzalo García, Jorge Oyola y Ricardo Devalis. He ganado mucho con su ayuda profesional, y lo más importante, hemos compartido buenos momentos.

A los criaderos ACA Semillas y Buck Semillas S.A. representados por los Ings. Agrs. Rubén Miranda, Armando Junquera, Mariano Beker, Lisardo González, Diana Martino y Lic. Hernán González por haber colaborado con los ensayos a campo y en el fenotipado.

A los Grupos de Recursos Genéticos y Biotecnología y de Mejoramiento de Trigo de la EEA INTA Marcos Juárez, por abrirme la tranquera de la Experimental: Ings. Agrs. Beatriz Formica, Carlos Bainotti y Melina Demichelis; Ing. Inf. Juan Manuel Crescente; Dres. Marcelo Helguera, Leonardo Vanzetti y Fabio Guidobaldi y Lic. Belén Conde. Si bien a muchos ya los conocía anteriormente, la convivencia hizo posible profundizar la relación laboral. Particularmente, al Dr. Leonardo Vanzetti e Ing. Inf. Juan Manuel Crescente por su paciencia, enseñanza y entrenamiento con algunos de los softwares utilizados en la tesis.

A la Dra. Susanne Dreisigacker, del CIMMYT, por hacer posible el genotipado a gran escala de la colección de CERZOS con el array 35K.

Al Dr. Thibaut Jombart, uno de los autores del paquete *adegenet* del software R, por su buena predisposición, paciencia y docencia ante mis consultas acerca de la metodología DAPC.

Al Dr. Matteo Dell'Acqua, del Institute of Life Sciences, Scuola Superiore Sant'Anna, (Pisa, Italia), por su excelente predisposición para resolver mis inquietudes acerca de algunos softwares utilizados en esta tesis y mostrarme cómo a aplicar el sentido común ante ciertos resultados obtenidos.

Quiero agradecer a mis padres Blas y María Amelia, a mi hermano Juan Blas y a mi novio Andrés por su amor incondicional, por el apoyo que me dieron antes y durante el posgrado, sostenerme en los malos momentos y enseñarme a ver a largo plazo. También a todos mis amigos, los cuales muchos no comprenden bien de qué se trata una tesis doctoral, no obstante, siempre estuvieron allí cuando los necesité.

A toda la gente linda que conocí durante el posgrado y se abrieron hacia mí. Hoy a muchos puedo llamar amigos.

A Dios, la chispa que nos impulsa todos los días a ser mejores y evolucionar en nuestro camino.

Grant, A. M., & Gino, F. (2010). A little thanks goes a long way: Explaining why gratitude expressions motivate prosocial behavior. *Journal of personality and social psychology*, 98(6), 946.

## Resumen

El contenido de proteína en grano y la fuerza de gluten son objetivos importantes en los programas de mejoramiento de trigo candeal (*Triticum turgidum* ssp. *durum*). Una serie de experimentos fue conducida en el sur de la provincia de Buenos Aires para determinar los días a espigazón, rendimiento, contenido de proteína en grano, peso de mil granos y fuerza de gluten en una colección de germoplasma de trigo candeal de base amplia (n=170). La colección fue genotipada con el array 35K para trigo y marcadores STS. Se determinó la estructura poblacional con un subconjunto de 1000 SNPs en bajo desequilibrio de ligamiento y se realizó el mapeo por asociación (MA) para los caracteres fenotípicos evaluados con 3745 marcadores. Fue posible encontrar asociaciones entre los cinco caracteres fenotípicos y los marcadores moleculares utilizados, confirmando regiones cromosómicas previamente informadas y en algunos casos, se encontraron QTLs novedosos. Fueron hallados cinco loci asociados a los días a espigazón en los cromosomas 2AS, 2B, 5A, 7A y 7B. Los SNPs asociados a peso de mil granos en el presente trabajo tendrían relación con QTLs/ genes encontrados por otros autores en regiones del genoma similares tanto en trigo pan como en candeal. Los marcadores hallados para contenido de proteína y rendimiento fueron considerados insuficientes al momento de buscar asociaciones genotipo-fenotipo en varios ambientes. Existe una región comprendida entre 7,46 - 36,42 cM del cromosoma 1B que sería responsable por la variabilidad en la fuerza de gluten observada en esta tesis. El MA realizado con variedades y líneas elite fue efectivo al momento de detectar varios de los QTL informados previamente en las mismas regiones cromosómicas a través del mapeo biparental. Los resultados sugieren que el MA podría ser una herramienta valiosa para identificar regiones genómicas para caracteres que se evalúan de manera rutinaria en los programas de mejoramiento de trigo. Las distintas configuraciones alélicas para los días a espigazón, peso de mil granos y fuerza de gluten serían el punto de partida para la selección asistida mediante varios marcadores moleculares. La eficiencia de selección sería similar a la selección fenotípica, con la ventaja de no requerir ensayos a campo ni análisis de calidad. Además, la información generada por esta tesis podrá ser utilizada holísticamente para la planificación de cruzamientos que aporten variabilidad en los programas de mejoramiento nacionales.

## Abstract

Grain protein content and gluten strength are major targets in wheat breeding programs (*Triticum turgidum* ssp. *durum*). A series of experiments was conducted in the south of Buenos Aires province to determine days to heading, yield, grain protein content, thousand kernel weight and gluten strength in a world-wide durum wheat germplasm collection (n=170). This collection was genotyped with the 35K array for wheat and STS markers. The population structure was determined using a subset of 1000 SNPs with low linkage disequilibrium and association mapping (AM) was performed for all the phenotypic characters using 3745 markers. It was possible to find associations between the five phenotypic characters and the molecular markers used, confirming previously reported chromosomal regions and in some cases, novel QTLs were found. Five loci associated with days to heading on chromosomes 2AS, 2B, 5A, 7A and 7B were found. The SNPs associated with thousand kernel weight found in this work would be related to other QTLs / genes previously reported in similar genome regions in bread and durum wheat. Markers found for grain protein content and yield were considered unsatisfactory when looking for genotype-phenotype associations in several environments. There is a region between 7.46 - 36.42 cM of chromosome 1B that would be responsible for the variability in gluten strength observed in this thesis. AM performed with varieties and elite lines was effective at the time of detecting several of the QTLs previously reported in the same chromosomal regions through biparental mapping. The results suggest that AM could be a suitable tool for identifying genomic regions for characters that are routinely measured in wheat breeding programs. The different allelic configurations for days to heading, thousand kernel weight and gluten strength would be the starting point for the assisted selection by several molecular markers in breeding programs. Selection efficiency would be similar to phenotypic selection, with the advantage of avoiding field trials or quality analysis. In addition, the information generated by this thesis could be used for planning crosses that contribute variability to national breeding programs.

## Indice

<b>Portada</b> .....	i
<b>Prefacio</b> .....	ii
<b>Agradecimientos</b> .....	iii
<b>Resumen</b> .....	vii
<b>Abstract</b> .....	viii
<b>Indice</b> .....	ix
<b>Indice de Figuras</b> .....	xii
<b>Indice de Tablas</b> .....	xiv
<b>Introducción general</b>	
1. Trigo candeal: origen y características de la especie .....	1
2. Importancia económica y social .....	2
3. Propiedades nutricionales y beneficios del trigo candeal y sus derivados ....	4
4. Evolución del trigo candeal bajo el mejoramiento genético moderno .....	5
5. Historia, evolución y situación actual del trigo candeal en Argentina .....	7
<b>Propuesta de trabajo</b> .....	12
<b>Hipótesis de trabajo</b> .....	13
<b>Objetivos</b> .....	14
<b>Capítulo 1: Fenotipado de caracteres agronómicos y de calidad de la colección de germoplasma de trigo candeal en ambientes del sur bonaerense</b>	
1. Introducción	
1.1. Determinación del rendimiento y calidad en trigo candeal .....	15
1.2. Calidad en trigo candeal .....	17
1.2.1. Contenido de proteína del grano .....	18
1.2.2. Proteínas no formadoras de gluten .....	19
1.2.3. Proteínas del Gluten .....	19
1.2.3.1. Bioquímica de las proteínas del gluten .....	20
1.2.3.2. Proteínas del gluten: relaciones entre genética, polimorfismo y calidad. Antecedentes .....	22
1.2.4. Medición del contenido de proteína y de la calidad del gluten ...	25
2. Materiales y Métodos	
2.1. Material Vegetal .....	26
2.2. Ensayos a campo .....	27
2.2.1. Criadero de Cereales ACA Cabildo .....	28
2.2.2. EEAI Barrow .....	28
2.2.3. Campo Experimental Buck Semillas S.A. ....	29
2.3. Fenotipado .....	29
2.4. Análisis de datos fenotípicos .....	32
3. Resultados y Discusión	
3.1. Ensayos de campo .....	33
3.2. Análisis estadístico de los datos fenotípicos	

3.2.1. Modelo Lineal Mixto .....	39
3.2.2. Heredabilidad .....	41
<b>Capítulo 2: Diversidad genética y estructura poblacional de la colección de germoplasma de trigo candeal</b>	
1. Introducción	
1.1. El mejoramiento vegetal .....	44
1.2. El método tradicional de mejora .....	44
1.3. Herramientas moleculares aplicables al mejoramiento tradicional .....	45
1.3.1. Clasificación de marcadores moleculares	
1.3.1.1. Por hibridación	
1.3.1.1.1. RFLPs .....	46
1.3.1.1.2. VNTRs .....	46
1.3.1.2. Por amplificación de ADN	
1.3.1.2.1. RAPDs .....	47
1.3.1.2.2. AFLPs .....	47
1.3.1.2.3. SSRs .....	47
1.3.1.2.4. STSs .....	48
1.3.1.2.5. SNPs .....	48
1.3.1.2.5.1. Ventajas de los SNPs .....	50
1.4. Aplicaciones del Desequilibrio de Ligamiento (DL) y Mapeo por Asociación (MA) en cultivos .....	52
1.5. La variación en el DL como efecto de factores biológicos	
1.5.1. Recombinación .....	55
1.5.2. Modo de reproducción .....	56
1.5.3. Germoplasma .....	57
1.6. La variación en el DL como efecto de factores evolutivos	
1.6.1. Selección .....	57
1.6.2. Estructura de población .....	58
1.6.3. Deriva génica, cuello de botella poblacional y flujo génico .....	58
2. Materiales y Métodos	
2.1. Extracción de ADN .....	59
2.2. Genotipado a gran escala	
2.2.1. Axiom® Wheat Breeder's Genotyping Array 35K .....	62
2.2.2. Marcadores KASP® y STS .....	64
2.3. Análisis de los SNPs .....	64
2.4. Análisis de la diversidad alélica .....	65
2.5. Estructura de población .....	66
2.6. Desequilibrio de Ligamiento .....	69
3. Resultados y Discusión	
3.1. Análisis de SNPs .....	69
3.2. Diversidad alélica .....	70
3.3. Diferenciación entre subpoblaciones por origen geográfico .....	70

3.4. Estructura de población de la colección de CERZOS .....	71
3.4.1. Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) .....	72
3.4.2. Análisis mediante STRUCTURE .....	73
3.4.3. Análisis mediante DAPC .....	78
3.5. Relaciones entre la Estructura Poblacional (STRUCTURE y DAPC) y Árboles de Diversidad Genética .....	89
3.6. Elección del modelo de Estructura Poblacional: STRUCTURE vs. DAPC	92
3.7. Estructura poblacional y su impacto en el fenotipo .....	94
3.8. Cobertura del genoma y DL basado en el array 35K .....	97
<b>Capítulo 3: Mapeo por Asociación para los días a espigazón, rendimiento, peso de mil granos, contenido de proteína en grano y fuerza de gluten en trigo candeal</b>	
1. Introducción	
1.1. Estudios de mapeo por asociación (MA) en plantas .....	100
1.1.1. Ventajas y limitantes del MA .....	100
1.1.2. Estudios de MA en la actualidad .....	101
1.2. Diseño de los experimentos para GWAS .....	102
1.3. Antecedentes de detección de QTLs mediante arrays de SNPs de alta densidad en trigo candeal y/o especies emparentadas .....	104
1.4. Antecedentes de MA en trigo candeal .....	105
2. Materiales y Métodos	
2.1. Mapeo por Asociación (GWAS) .....	109
2.2. DL de marcadores asociados a fuerza de gluten .....	111
3. Resultados y Discusión	
3.1. Elección del modelo para el Mapeo por Asociación .....	111
3.2. Mapeo por Asociación .....	112
3.2.1. Días a Espigazón (Hd) .....	113
3.2.1.1. Marcadores significativos en cuatro o cinco ambientes ....	113
3.2.1.2. Haplotipos y su relación con la duración del ciclo vegetativo .....	118
3.2.2. Rendimiento (RTO) .....	120
3.2.3. Peso de mil granos (TKW) .....	121
3.2.3.1. Marcadores significativos en tres ambientes .....	121
3.2.3.2. Haplotipos y su relación con el peso de mil granos ..	124
3.2.4. Contenido de Proteína (PROT) .....	125
3.2.5. Fuerza de gluten (SDS) .....	129
3.2.5.1. DL entre marcadores asociados al valor SDS .....	132
3.2.5.2. Haplotipos y su relación con la fuerza de gluten (valor SDS) .....	135
<b>Conclusiones</b> .....	139
<b>Perspectivas</b> .....	141
<b>Bibliografía</b> .....	143
<b>Apéndice</b> .....	166

## Indice de Figuras

<b>Figura 1.</b> Evolución del trigo Candeal en Argentina: Área de Siembra, Producción Total y Rendimiento .....	10
<b>Figura 2.</b> Clasificación y nomenclatura de las proteínas de gluten de trigo separadas por electroforesis en gel SDS-PAGE a bajo pH .....	21
<b>Figura 3.</b> a-b: Vista general de ensayo a campo en 2011. c) Cosecha mecanizada de parcelas. d-e: Equipo NIRS FOSS DS 2500® para determinación de contenido de proteína. f-h: Adaptación del método AACC 56-70 1984 para trigos argentinos de glútenes fuertes .....	32
<b>Figura 4.</b> Histogramas de los caracteres fenotípicos y frecuencias de los ensayos de 2011 .....	37
<b>Figura 5.</b> Histogramas de los caracteres fenotípicos y frecuencias de los ensayos de 2014 .....	38
<b>Figura 6.</b> Ejemplo de visualización del DL. Lino ( <i>Linum usitatissimum</i> L) .....	55
<b>Figura 7.</b> Extensión del DL en trigo candeal y pan .....	56
<b>Figura 8.</b> a) Genotipos de trigo candeal en vasos de plástico en el invernadero del CERZOS 6-7 días después de la siembra. b) Tubos Eppendorf de 15 ml con tejido molido y buffer de extracción previo a la incubación. c-d: Fotografías parciales de corridas de ADN genómico en gel de agarosa .....	62
<b>Figura 9.</b> Ejemplos de agrupamientos y descripción de las seis categorías de clasificación posibles para un poliploide como trigo .....	64
<b>Figura 10.</b> Porcentajes de la varianza molecular encontrada al analizar las subpoblaciones según origen geográfico .....	71
<b>Figura 11.</b> Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) utilizando 1000 SNPs con bajo DL en la colección de germoplasma del CERZOS (n=170) .....	73
<b>Figura 12.</b> Estructura de población inferida de la colección de CERZOS (n=170), utilizando en software STRUCTURE con 1000 SNPs con bajo DL ( $r^2 < 0,5$ ) .....	74
<b>Figura 13.</b> Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) utilizando 1000 SNPs con bajo DL en la colección de CERZOS (n=170) con los clústeres inferidos por STRUCTURE .....	77
<b>Figura 14.</b> Gráfico de los 170 genotipos de la colección del CERZOS luego del Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC), utilizando 1000 SNPs con bajo DL .....	79
<b>Figura 15.</b> Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) utilizando 1000 SNPs con bajo DL en la colección de CERZOS (n=170) obtenidos por DAPC .....	86
<b>Figura 16.</b> Probabilidades de pertenencia de cada uno de los genotipos de la colección de CERZOS en los clústeres hallados por DAPC .....	89
<b>Figura 17.</b> Árboles de diversidad radiales mostrando resultados del STRUCTURE y DAPC .....	90
<b>Figura 18.</b> Matriz de DL de 3745 marcadores .....	98
<b>Figura 19.</b> Número de marcadores en ambos genomas de trigo candeal con posición asignada en Allen et al. (2016) .....	99
<b>Figura 20:</b> Principios de Estudios de Asociación .....	102
<b>Figura 21.</b> Bloques de haplotipos y DL de los SNPs asociados a fuerza de gluten en 1B con posición asignada según Allen et al. (2016) .....	133
<b>Figura 22.</b> Desequilibrio de ligamiento entre los loci asociados a fuerza de gluten de los genotipos argentinos .....	134

<b>Figura AF1.</b> Método propuesto por Evanno et al. (2005) para la detección del número de K utilizando el valor $\Delta K$ .....	204
<b>Figura AF2.</b> Varianza acumulada explicada por el Análisis de Componentes Principales (PCA) relativas al número de Componentes Principales (PCs) .....	209
<b>Figura AF3.</b> Selección del número óptimo de clústeres utilizando el menor Criterio de Información Bayesiano (BIC) .....	209
<b>Figura AF4.</b> Procedimiento de Validación Cruzada para la elección del número óptimo de Componentes Principales para el análisis DAPC .....	210
<b>Figura AF5.</b> Patrón de desequilibrio de ligamiento (DL) en la colección de CERZOS (n=170 genotipos), calculada mediante 2887 SNPs con posición asignada en Allen et al. (2016) .....	213
<b>Figura AF6.</b> Q-Q Plots de los distintos modelos de MA probados .....	214
<b>Figura AF7.</b> Comparación entre modelos de MA: MLM y SUPER para los caracteres días a espigazón (dEsp), contenido de proteína (PROT), rendimiento (RTO), fuerza de gluten (SDS) y peso de mil granos (TKW) .....	224
<b>Figura AF8.</b> a) Bloques de haplotipos y DL del cromosoma 1B (412 marcadores). b) Bloques de haplotipos y DL entre los SNPs significativos para fuerza de gluten en 3-6 ambientes y con posición asignada en Allen et al. (2016) .....	279
<b>Figura AF9.</b> Desequilibrio de ligamiento entre los loci asociados a fuerza de gluten en 3-6 ambientes, agrupando genotipos según origen geográfico .....	280
<b>Figura AF10.</b> Desequilibrio de ligamiento entre los loci asociados a fuerza de gluten en 3-6 ambientes, agrupando genotipos según clústeres del DAPC .....	284

## Indice de Tablas

<b>Tabla 1.</b> Aspectos principales de calidad para los distintos actores de la cadena de trigo candeal .....	17
<b>Tabla 2.</b> Escala de conversión de mL a mm para el test de sedimentación del dodecil sulfato de sodio (SDS) .....	31
<b>Tabla 3.</b> Correlaciones entre rendimiento, días a espigazón (dEsp), peso de mil granos (TKW), proteína en grano (PROT) y fuerza de gluten (valor SDS) en los seis ambientes evaluados .....	40
<b>Tabla 4.</b> Extracto de Tabla AT8 con resultados de heredabilidad en sentido amplio ( $h^2$ ) de los caracteres rendimiento (RTO), días a espigazón (dEsp), peso de mil granos, (TKW) contenido de proteína (PROT) y fuerza de gluten (SDS) para las campañas 2011 y 2014 en 133 genotipos .....	41
<b>Tabla 5.</b> Comparación de diferentes metodologías de análisis de polimorfismos en el ADN en trigo .....	50
<b>Tabla 6.</b> Resumen de filtrados de los SNPs utilizados en esta tesis .....	70
<b>Tabla 7.</b> Porcentaje de loci polimórficos en la población analizada según sitio geográfico de registro .....	70
<b>Tabla 8.</b> Valores de FST entre subpoblaciones según registro geográfico .....	71
<b>Tabla 9.</b> Resumen del AMOVA .....	71
<b>Tabla 10.</b> Conformación de los 4 clusters hallados mediante DAPC, teniendo en cuenta el origen geográfico de las accesiones de la colección de 170 genotipos del CERZOS .....	79
<b>Tabla 11.</b> Estimadores de las medias de los caracteres fenotípicos medidos, según Clúster proveniente del DAPC, campaña 2014. Rendimiento (RTO, Kg ha <sup>-1</sup> ), días a espigazón (dEsp, días), peso de mil granos (TKW, g), contenido de proteína (PROT, %) y fuerza de gluten (SDS, mm); campaña 2014 .....	94
<b>Tabla 12.</b> Diferencias en los estimadores de las medias entre los clústeres hallados mediante DAPC. Rendimiento (RTO, Kg ha <sup>-1</sup> ), días a espigazón (dEsp, días), peso de mil granos (TKW, g.), contenido de proteína (PROT, %) y fuerza de gluten (SDS, mm), campaña 2014 .....	95
<b>Tabla 13.</b> Marcadores significativos (FDR<10%), frecuencias genotípicas y efectos genéticos asociados a longitud de ciclo vegetativo en cuatro y cinco ambientes .....	114
<b>Tabla 14.</b> Marcadores significativos (FDR<10%), frecuencias genotípicas y efectos genéticos asociados a peso de mil granos en tres ambientes .....	123
<b>Tabla 15.</b> Marcadores significativos (FDR<10%), frecuencias genotípicas y efectos genéticos asociados a fuerza de gluten en 3 a 6 ambientes .....	131
<b>Tabla AT1.</b> Precipitaciones y temperaturas medias mensuales en las tres localidades para 2011 y 2014 .....	166
<b>Tabla AT2.</b> Datos y manejo de los ensayos a campo conducidos en las tres localidades para 2011 y 2014 .....	167
<b>Tabla AT3.</b> Listado de genotipos de la colección completa de CERZOS con datos geográficos, año de registro/inscripción de la variedad y pedigree .....	168
<b>Tabla AT4.</b> Estimadores de las medias del modelo mixto para los caracteres Rendimiento (RTO, Kg ha <sup>-1</sup> ), días a espigazón (dEsp, días), peso de mil granos (TKW, g.), contenido de proteína en grano (PROT, %) y fuerza de gluten (volumen de sedimentación test de SDS, mm). Año 2011 .....	178

<b>Tabla AT5.</b> Estimadores de las medias del modelo mixto para los caracteres Rendimiento (RTO, Kg ha <sup>-1</sup> ), días a espigazón (dEsp, días), peso de mil granos (TKW, g.), contenido de proteína en grano (PROT, %) y fuerza de gluten (volumen de sedimentación test de SDS, mm). Año 2014 .....	186
<b>Tablas AT6.</b> Salidas de los MLM (REML) en SAS 9.0® (PROC MIXED) para los caracteres fenotípicos determinados .....	195
<b>Tablas AT7.</b> Salida de los MLM (REML) en SAS 9.0® (PROC MIXED) para los caracteres fenotípicos determinados, agrupados por homocedasticidad de varianzas .....	202
<b>Tabla AT8.</b> Componentes de varianza y heredabilidad en sentido amplio para rendimiento (RTO), días a espigazón (dEsp), peso de mil granos, (TKW) contenido de proteína (PROT) y fuerza de gluten (SDS) .....	203
<b>Tabla AT9.</b> Tabla con los resultados del software STRUCTURE HARVESTER .....	204
<b>Tabla AT10.</b> Asignación de los genotipos de la colección de CERZOS (n=170) a los clústeres de estructura de población según el software STRUCTURE o DAPC .....	205
<b>Tablas AT11.</b> Estimadores de las medias de los MLM (REML) para los caracteres fenotípicos determinados del año 2014, tomando a la variable clúster como factor fijo .....	211
<b>Tabla AT12.</b> Marcadores significativos asociados a la duración de ciclo vegetativo (Hd) .....	234
<b>Tabla AT13.</b> Haplotipo - Fenotipo de la colección de CERZOS (n=170) para marcadores asociados a la longitud de ciclo vegetativo en 4 y 5 ambientes del sur bonaerense .....	246
<b>Tabla AT14.</b> Marcadores significativos asociados al rendimiento (RTO, Kg ha <sup>-1</sup> ) ....	252
<b>Tabla AT15.</b> Marcadores significativos asociados a peso de mil granos (TKW, g.) .....	255
<b>Tabla AT16.</b> Haplotipo - Fenotipo de la colección de CERZOS (n=170) para marcadores asociados peso de mil granos en tres ambientes del sur bonaerense ..	264
<b>Tabla AT17.</b> Marcadores significativos asociados al contenido de proteína (PROT, %) .....	270
<b>Tabla AT18.</b> Haplotipo - Fenotipo de la colección de CERZOS (n=170) para marcadores asociados contenido de proteína en 2 ambientes del sur bonaerense .....	271
<b>Tabla AT19.</b> Marcadores significativos asociados a la fuerza de gluten (valor de SDS, mm) .....	275
<b>Tabla AT20.</b> Haplotipos - Fenotipo para marcadores asociados a la fuerza de gluten en 6, 5, 4 y 3 ambientes del sur bonaerense .....	286

## Introducción general

### 1. Trigo candeal: origen y características de la especie

El **trigo candeal** o **fideo** (*Triticum turgidum* ssp. *durum*), es una especie perteneciente a la tribu de las *Triticeae*, dentro de la extensa y diversa familia de las *Gramineae* o *Poaceae*; históricamente asociadas al desarrollo de las grandes civilizaciones.

El género *Triticum* es complejo y diverso. En 1753, Linneo en su libro "Species Plantarum" propuso el primer sistema de clasificación de las plantas (incluyendo a las distintas especies de trigo), basándose en diferencias morfo-fisiológicas. Con la llegada del siglo XX y gracias a la citogenética, el número de cromosomas fue clave para la diferenciación de las distintas especies del género. El género *Triticum* posee número cromosómico básico de  $x=7$ , cada célula somática tiene 14 cromosomas o un múltiplo de 14. Se originan así, tres grandes grupos de trigo: diploides ( $2n=14$ ), tetraploides ( $2n=28$ ) y hexaploides ( $2n=42$ ).

La historia evolutiva del género *Triticum* ha sido ampliamente revisada (Levy y Feldman, 2004; Matsuoka, 2011; Feldman y Levy, 2012). Dicho género consiste de seis especies: *Triticum monococcum* (genoma AA), *Triticum urartu* Tumanian ex Gandilyan (genoma AA), *Triticum turgidum* L. (genoma AABB), *Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. (genoma AAGG); *Triticum aestivum* L. (genoma AABBDD) y *Triticum zhukovskyi* Menabde & Ericz. (genoma AAAAGG). De estas especies, *T. urartu* sólo existe bajo la forma silvestre, mientras que *T. aestivum* y *T. zhukovskyi* existen sólo como cultivos (Dvořák et al., 1993). Las especies restantes, *T. monococcum*, *T. turgidum* y *T. timopheevii*, poseen formas silvestres y cultivadas. Todas son nativas de la medialuna fértil de Oriente Cercano, delimitada por los ríos Tigris y Éufrates, al este del Mar Mediterráneo (SE de Turquía, Israel, Líbano, Jordania, N de Irak y N y O de Irán).

Las especies diploides *T. monococcum* y *T. urartu* divergieron hace un millón de años (Huang et al. 2002). Las evidencias señalan que las especies tetraploides (genomas AABB y AAGG) evolucionaron hace unos 500000 años a través de la hibridación entre *T. urartu* y una especie emparentada al actual *Aegilops speltoides* Tausch. (genoma SS). El origen de las especies tetraploides fue el inicio para la futura diversificación a través de la especiación aloploide algunos cientos de años después. Durante el desarrollo de la agricultura en la Media Luna Fértil hace 10000 años, *T. turgidum* y *T. timopheevii* fueron domesticados y aparecieron sus formas cultivadas

(Feldman, 2000; Salamini et al., 2002). Luego de este período los trigos hexaploides emergieron a partir de la hibridación natural entre los cultivares tetraploides y el diploide *Aegilops sp.* Se cree que el trigo pan (*T. aestivum*, genoma AABBDD) se originó a partir del cruzamiento natural entre *T. turgidum* cultivado (genoma AABB) y una especie silvestre, *Aegilops tauschii* Coss. (genoma DD) (Kihara, 1944; McFadden y Sears 1944).

Miles de años de cultivo, selección natural y artificial dieron como resultado la variabilidad morfológica y adaptativa de los trigos tetraploides. Entre los trigos tetraploides cultivados, es el trigo candeal el que cuenta con mayor superficie de siembra a nivel mundial, representando un 5% del área triguera (90% pertenece a trigo pan) (Ayed et al., 2017).

## 2. Importancia económica y social

El trigo es uno de los cereales de mayor importancia a nivel mundial, y en ciertas regiones (Europa, sur de Asia) es el cultivo de mayor relevancia (FAO, 2015). A nivel mundial se siembran alrededor de 220 millones de hectáreas y se producen alrededor de 720 millones de toneladas (USDA, 2015). Los principales productores de este cereal son el sur de Asia (India, Pakistán, Afganistán), China, países de la ex Unión Soviética (Rusia, Ucrania, Kazajistán, Uzbekistán), la Unión Europea (fundamentalmente Francia, Alemania, Reino Unido, Polonia, España, Italia), Canadá, Australia, Estados Unidos, Medio Oriente (Turquía, Irán, Siria), el norte de África (Egipto y Marruecos). En Sudamérica, Argentina es el país con las características agroclimáticas más favorables para la siembra de este cultivo.

El **trigo candeal** ha representado en los últimos años alrededor de un 6-8% de la producción mundial de trigo, oscilando entre 30 y 40 millones de toneladas (Dominguez Brando, 2014). Los **principales productores** a nivel mundial se concentran en:

-Europa: fundamentalmente Italia, Francia, España y Grecia, entre 7-8 millones de t.;

-Norte de África: Marruecos, Libia, Túnez, Argelia y Egipto, 5-5,5 millones de t.;

-América del Norte: Canadá: 5-7 millones de t. y Estados Unidos: 1-2 millones de t.;

-Medio Oriente y Asia: fundamentalmente Turquía, Siria, India y Kazajistán: 5-7 millones de t.;

-México: 1-2 millones de t.;

-Australia: 0,5 millones de t.,

El comercio mundial mantiene en promedio unas 6-8 millones de toneladas por año, aproximadamente un 15-20% del total producido en el mundo (Jara Podestá, 2011). Esto evidencia que muchos de los países productores son grandes consumidores; por lo tanto, el mercado importador suele demandar materias primas de calidad superior. Los principales países y regiones **exportadoras** son:

-Canadá: líder en exportaciones a nivel mundial, con un promedio de 4-5 millones de toneladas (60% del candeal comercializado), sostenido en los últimos diez años. Canadá durante años ha basado sus exportaciones en el mantenimiento sostenido de la calidad.

-Unión Europea: exporta entre 0,5 y 1 millón de t. por año; principalmente al Norte de África y además trigo candeal forrajero (“trigo candeal de descarte”).

-Estados Unidos: suele exportar volúmenes de hasta 0,5 millones de t. por año. Este país también es importador.

Otros países exportadores emergentes:

-México: con un fuerte y sostenido crecimiento como exportador, ha llegado a volúmenes de 0,5 millones de t. Su evolución y crecimiento han sido muy significativos por haber logrado ingresar al exigente mercado importador italiano.

-Siria: se caracteriza por volúmenes muy variables por razones climáticas, llegando a exportar unos 0,5 millones de t. Es un exportador a tener en cuenta principalmente en años favorables para el cultivo, ya que cuenta con una ubicación estratégica dentro de una región netamente importadora.

-Australia: está logrando una progresiva adaptabilidad del cultivo a su extenso territorio. Está desarrollando nuevas variedades con mejoras en los aspectos sanitarios y fisiológicos que le provean flexibilidad para adaptarse a las distintas rotaciones de cultivos. Australia dirige sus exportaciones (alrededor de 0,2 millones de t.) a nichos específicos (como por ejemplo trigo candeal orgánico). El candeal australiano se caracteriza por su excelente condición física, con bajos % de humedad de grano, alta proteína (superior al 13%) y elevada vitreosidad (superior al 80%).

Los principales países y regiones **importadoras** de trigo candeal son aquellas con una larga cultura de consumo de diversos productos elaborados con esta materia prima:

-Norte de África: los países de esta región lo consumen como cuscús (grano sin pericarpio/ sémola vaporizado durante varias horas) en platos típicos y en algunos países como Marruecos se destaca el consumo de panes elaborados con sémola de trigo candeal. El volumen importado anual ronda los 3 millones de t.

-Unión Europea: realiza compras anuales de trigo candeal “premium” de alrededor de 2 millones de t. para solucionar problemas de baja proteína y menor tenacidad de gluten procedentes de Canadá, Estados Unidos, Australia y México. Posee una alta capacidad de molienda y procesamiento ( $21000 \text{ t. día}^{-1}$ ), obteniendo más de 7 millones de t. de sémola por año. En Italia, Francia, España y Grecia existen alrededor de 170 molinos fideeros, de los cuales un 80% se encuentran en Italia. Como la competencia por la superficie en relación a otros cultivos es alta y además el consumo de pasta y sémola de candeal está en aumento, todo indica que la UE continuará como importador neto.

-América Latina: existe una demanda creciente en Venezuela (segundo consumidor de pastas a nivel internacional), Perú y Chile, cubiertas por Canadá (0,5 millones de t. anuales). Desde hace algunos años Argentina ha entrado en el mercado sudamericano, comenzando a abastecer de sémola a Brasil y de pastas a Chile (Lezcano, 2011).

Italia lidera el consumo mundial de pasta  $26 \text{ Kg hab. año}^{-1}$ , seguido por Venezuela y Túnez ( $12,3$  y  $11,9 \text{ Kg hab. año}^{-1}$  respectivamente). En nuestro país, el consumo es de  $7,9 \text{ Kg hab. año}^{-1}$ , cifra que lo ubica entre los principales consumidores de la región (IPO, 2011).

### **3. Propiedades nutricionales y beneficios del trigo candeal y sus derivados**

Con el crecimiento poblacional la agricultura moderna enfrenta el desafío de asegurar que la producción de cultivos satisfaga la demanda creciente de alimentos. El trigo candeal es materia prima para alimentos que proveen las calorías y nutrientes en muchas regiones del mundo. Desde el punto de vista nutricional, es fuente de energía, carbohidratos, proteínas y fibras. Su endosperma rico en almidón representa un 70-80% del peso total del grano, mientras que un 8-20% del mismo es proteína (McKevith, 2004; Liu, 2007).

En los últimos años la llamada dieta mediterránea ha cobrado impulso como una herramienta saludable para mejorar la nutrición y reducir el sobrepeso. Esta dieta incorpora una abundante variedad de alimentos de origen vegetal: pastas, verduras, frutas, panes, cereales, granos enteros, papas, legumbres, nueces y semillas. El aceite de oliva es la principal fuente de lípidos e incorpora productos lácteos (sobre todo queso y yogur). El consumo de carne principalmente es a base de pescado. Las aves se consumen en cantidades bajas a moderadas, y los huevos a menudo aparecen en el menú, mientras que la carne roja se consume sólo en ocasiones (Willett et al., 1995).

La pasta, como parte de la dieta mediterránea, es un excelente alimento de bajo índice glucémico, que posee además varias ventajas. Es un producto no perecedero, puede ser consumido a cualquier edad e incorpora a la dieta vitaminas y minerales beneficiosos para la salud. Además, pueden elaborarse comidas sabrosas fáciles de preparar y manipular y en general tienen bajo costo (National Pasta Association, 2015).

#### **4. Evolución del trigo candeal bajo el mejoramiento genético moderno**

La larga historia del mejoramiento de trigo candeal ha permitido que el germoplasma cultivado se pueda diferenciar por características morfológicas y de adaptabilidad a distintos ambientes. A mediados del siglo XX una clasificación taxonómica fue propuesta para identificar "tipos" de candeales (antiguamente llamados "proles") (De Cillis, 1964):

**-Tipos europeos**, adaptados a regiones con climas continentales, relativamente fríos, fundamentalmente el este de Europa. En general poseen requerimientos de vernalización. Los inmigrantes alemanes introdujeron estos tipos en América del Norte.

**-Tipos mediterráneos/africanos**, difundidos en la región del Mar Mediterráneo europea y del norte de África. Poseen necesidades de agua intermedias y altas tasas de crecimiento.

**-Tipos sirio-palestinos**, provenientes del Medio Oriente semiárido, con bajos requerimientos de agua en todas sus fases fisiológicas y precocidad.

**-Tipos abisinios (etíopes)**, morfológicamente diversos.

A través de los siglos XX y XXI, los programas de mejoramiento han producido variedades elite, específicas para regiones en donde la agricultura está altamente tecnificada. En trigo candeal, como en otros cereales autógamos, el paso inicial en el

mejoramiento involucró una etapa donde se seleccionaron plantas entre las poblaciones locales cultivadas ("landraces"), seguida de cruzamientos entre las líneas promisorias, para luego realizar selección por características relevantes (ej. rendimiento, calidad, resistencia a enfermedades), aprovechando la segregación en las distintas generaciones.

Históricamente, las actividades más importantes en mejoramiento en trigo candeal han sido realizadas en:

-Italia, desde comienzos del siglo XX (Bozzini et al., 1998; Pecetti y Annicchiarico, 1998) con la investigación y mejoramiento realizado por Nazareno Strampelli, precursor de la revolución verde (Salvi et al., 2013);

-Norteamérica, fundamentalmente en Dakota del Norte (Joppa y Williams, 1998), California (Dubcovsky, 2004) y Canadá (Dexter, 2008);

-Sudamérica, fundamentalmente Argentina y Chile (Jensen, 2005);

-Dos centros internacionales de investigación: el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), ubicado en México (Abdalla et al., 1993; Pfeiffer et al., 2000) y el Centro Internacional de Investigación Agropecuaria en Áreas Áridas (ICARDA), coordinado en la actualidad desde Marruecos (<https://www.icarda.org>).

Las actividades iniciales en mejoramiento de trigo candeal, llevadas a cabo durante las primeras décadas del siglo pasado consistieron en identificar un número relativamente pequeño de "selecciones mejoradas" a partir de la gran variabilidad presente en las poblaciones locales de Cercano Oriente. En particular, los mejoradores italianos exploraron la variabilidad de poblaciones del norte de África (Libia y Argelia) y de Cercano Oriente. Se desarrollaron un buen número de variedades en aquel período, particularmente de buena calidad de grano. Una de ellas fue el cultivar (cv.) Senatore Capelli, de origen africano, de muy buena calidad, adaptado a los ambientes mediterráneos, pero de elevada altura, ciclo vegetativo largo y susceptible a las enfermedades más comunes del cultivo.

Como resultado de los cambios en las prácticas agronómicas, especialmente la utilización masiva de los fertilizantes nitrogenados, los genotipos seleccionados de las poblaciones locales mostraron problemas de producción excesiva de biomasa y ciclos vegetativos excesivamente largos para los ambientes mediterráneos. Ello dio lugar a mayor susceptibilidad vuelco y royas en estadios tardíos de cultivo (post llenado de

grano). A partir de la segunda mitad del siglo XX los mejoradores de trigo candeal tuvieron como objetivo principal la reducción de altura de los cultivares, aumentar la productividad a través de genotipos de ciclo vegetativo más corto, incrementar la capacidad de macollaje y fertilidad de espiga. Uno de los eventos más importantes en el mejoramiento de trigo candeal ocurrió cuando fue posible transferir el hábito de crecimiento semienano, causado por el gen *Rht1*, localizado en el cromosoma 4B, proveniente de la variedad de trigo pan Norin 10.

Las estrategias de mejoramiento desarrolladas en este período en CIMMYT, Italia y otros países del Mediterráneo crearon un pool génico de elite adaptado a condiciones de clima templado-cálido, en general de ciclo vegetativo corto, insensibles al fotoperiodo y alta productividad ante mejoras en las condiciones ambientales. Por el contrario, los materiales desarrollados en América del Norte fueron seleccionados para poseer sensibilidad al fotoperiodo, característica deseable para aquellos ambientes.

Al comparar la variabilidad genética presente en las poblaciones locales y el germoplasma elite mejorado, se observa que este último ha tenido su origen en un número bajo de accesiones "fundadoras" o "ancestrales", principalmente para aquellos cultivares elite que tienen su origen en materiales del CIMMYT o ICARDA. Sin embargo, Pfeiffer (2001) demostró que las variedades liberadas recientemente por el CIMMYT incrementaron la ganancia genética en rendimiento, gracias al desarrollo de diferentes ideotipos de planta. No se han detectado aumentos en el índice de cosecha, sino aumentos de peso de todos los órganos aéreos de la planta y una mayor variabilidad en las fechas de floración y madurez, asociadas a mayor número de granos por espiga y espigas m<sup>-2</sup>.

## **5. Historia, evolución y situación actual del trigo candeal en Argentina**

El primer trigo sembrado en la Argentina, a mediados del siglo XVI en cercanías de la actual ciudad de Santa Fe, se especula que fue trigo candeal traído por los conquistadores españoles. Esto no deja de ser sólo un hecho anecdótico, porque luego el trigo más se difundido, al principio en una escala muy reducida y posteriormente en forma masiva fue el trigo pan.

La historia del mejoramiento del trigo candeal en nuestro país comienza con la introducción para su cultivo de algunas poblaciones de este cereal. Estas fueron introducidas por los inmigrantes, principalmente italianos, a principios del siglo XX. Estas poblaciones fueron posteriormente la base de germoplasma para los primeros trabajos

de mejoramiento. Durante aquellos años la investigación realizada sobre esta especie se limitaba a ensayos comparativos de rendimiento y otros específicos para evaluar resistencia a carbones-carries. Se identificaba a este cereal con la denominación **candéal** o **candéal común** y era considerado como una variedad más en la lista de trigos pan evaluados. Por cuestiones culturales y ambientales, el cultivo se instaló dentro de la Subregión Triguera IV (Zarrilli, 2010) en el sur de la provincia de Buenos Aires, fundamentalmente en los partidos de Tres Arroyos, Adolfo Gonzalez Chaves, San Cayetano y Coronel Dorrego y la región circundante a los mismos; conocida en la actualidad como “Región Candevalera” (Jensen y Carbajo, 2001).

A partir de 1920, con la finalidad de mejorar la calidad de la semilla utilizada, un grupo de productores de la zona de Tres Arroyos, nucleados en la Cooperativa de Seguros La Previsión, comenzaron las primeras tareas de mejoramiento de la especie mediante el proceso de selección de plantas sobre las poblaciones traídas por los inmigrantes italianos a la región (Memoria Institucional de la Chacra Experimental Integrada Barrow, 1998).

En 1940 se iniciaron las primeras combinaciones genéticas, mediante la realización de cruzamientos artificiales entre las selecciones locales y diferentes materiales introducidos provenientes de Estados Unidos, Italia y Rusia. Sin embargo, estas combinaciones no permitieron modificar demasiado la muy limitada variabilidad genética debido a la similitud entre los materiales utilizados. Las primeras selecciones se realizaron sobre la base de aspectos agronómicos, sanitarios y de productividad; pero sin tener en cuenta la calidad de los granos.

Las variedades obtenidas en el país, desde el inicio del mejoramiento hasta principios de la década del 60, tuvieron características agronómicas muy similares entre sí y se caracterizaban por un ciclo vegetativo intermedio-corto, contar con resistencia a roya de la hoja (*Puccinia triticina*) y buen comportamiento a carbones. Sin embargo, poseían algunos defectos como excesiva altura, falta de resistencia a roya del tallo (*Puccinia graminis*), susceptibilidad a heladas, sequía, arrebató y vuelco. Afortunadamente, estos nuevos materiales tuvieron un buen nivel y homogeneidad en su calidad, lo que permitió al país comenzar a exportar grano y captar mercados exigentes como el europeo, principalmente el italiano.

En el año 1962 se crea el Laboratorio de Calidad Industrial de Granos de la Chacra Experimental Integrada Barrow, único hasta la actualidad en nuestro país para

la evaluación de calidad de trigo candeal. Se comienzan pruebas rudimentarias con la finalidad de brindar apoyo al programa de mejoramiento desarrollado en la experimental.

Un cambio importante en el rumbo del mejoramiento se produjo en los inicios de 1960, mediante el programa de apoyo al mejoramiento de trigo pan y candeal para América del Sur brindado por el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT) de México. El CIMMYT aportó una mayor variabilidad genética respecto de la utilizada hasta el momento y sus materiales se caracterizaban por llevar genes de enanismo y una alta fertilidad de espiga. La introgresión del nuevo germoplasma favoreció la tarea del mejoramiento en algunos aspectos, puesto que permitió incrementar la productividad del cultivo y mejorar la sanidad respecto de las royas (Kohli y Martino, 1998; Kohli, 2014). Sin embargo, planteó un nuevo enfoque frente a otras enfermedades y ciertos parámetros de calidad, que debieron superarse posteriormente.

En la década del '80, el área del cultivo disminuyó considerablemente por dos razones principales. La primera fueron dos campañas con una severa epidemia de golpe blanco (*Fusarium spp.*) (1976-77 y 1977-78) y el reemplazo del cultivo por trigo pan, en aquellos momentos de mejor comportamiento ante esta enfermedad. La segunda causa fue el reemplazo de las variedades "tradicionales" de excelente calidad industrial por variedades modernas de mayores rendimientos y calidad discreta. Esto provocó que Italia, el principal importador de sémolas, suspendiera sus compras y provocara el desaliento de la producción en nuestro país.

La caída en la producción comprometió el abastecimiento de la industria fideera nacional, que se vio obligada en alguna oportunidad a importar materia prima. Para lograr la recuperación del cultivo y satisfacer su abastecimiento, algunas empresas molineras alentaron la producción mediante el sistema de contratos con los productores. Estos establecían el compromiso de comprar toda su producción más un sobreprecio respecto de trigo pan, con las correspondientes bonificaciones y/o rebajas por calidad.

A pesar de las circunstancias por las que atravesaba el cultivo de trigo candeal, se continuaron volcando esfuerzos en busca de nuevos logros. Estos se concretaron con la difusión de nuevas variedades, mejorando la calidad de la producción, aunque debe señalarse que frente al nuevo esquema (contratos) también se prestó mayor atención en la tecnología de producción.

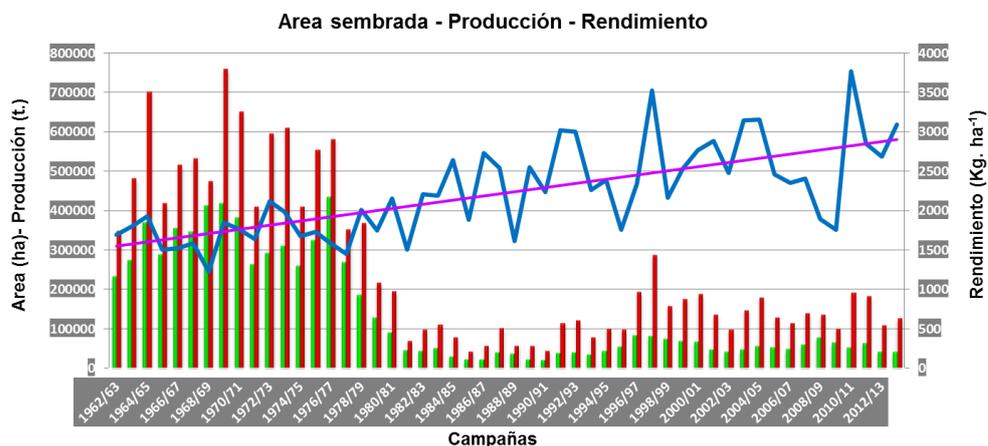
A partir del siglo XXI las variedades inscriptas cuentan con mayor productividad sin relegar características de calidad.

Al analizar la evolución del cultivo en Argentina (Figura 1) es interesante destacar que el rendimiento ( $\text{Kg. ha}^{-1}$ , línea color fucsia) mantiene una tendencia creciente. Este comportamiento es el resultado de la investigación para el mejoramiento, la aplicación de tecnología de insumos y procesos en el manejo del cultivo.

Las principales empresas fideeras del país utilizan instalaciones propias para la molienda del trigo candeal y, como se mencionó, adquieren el cereal a productores contratados. En las últimas campañas se obtuvieron entre 100.000-250.000 toneladas de candeal según estadísticas oficiales del Ministerio de Agroindustria de la Nación (Datos Abiertos del Ministerio de Agroindustria, 2015). Los datos que maneja el sector industrial reflejan valores superiores de producción, cercanos a las 300000 t. (Weimann, 2014). De cualquier manera, se observa una tendencia al aumento de producción y molienda; y esta guarda relación con importantes inversiones y capacitaciones realizadas por la industria en estos últimos años (Lezcano, 2011).

La producción actualmente se reparte entre tres provincias: Buenos Aires, Tucumán y San Luis. Como se mencionó anteriormente, la provincia de Buenos Aires lidera con amplitud la producción de este trigo (un 85% de la producción nacional), considerado a nivel comercial como especialidad.

En la Figura 1 se puede observar la evolución histórica de este cultivo.



**Figura 1:** Evolución del trigo Candeal en Argentina: Área de Siembra, Producción Total y Rendimiento. Barras verdes: Área sembrada (ha), barras rojas: Producción total (t.). Línea azul: Rendimiento ( $\text{Kg. ha}^{-1}$ ), línea fucsia: tendencia de rendimiento. Fuente: elaboración propia con datos estadísticos del Ministerio de Agroindustria de la Nación, 2015.

En el contexto nacional e internacional previamente descrito, el principal desafío del mejoramiento es la obtención de variedades con buena producción y alta calidad, capaces de satisfacer las exigencias de los importadores y que permitan lograr el mejor producto final posible.

## **Propuesta de trabajo**

El presente trabajo (tesis doctoral) fue propuesto como continuidad de los estudios de diversidad genética iniciados por el grupo de Biotecnología Vegetal (Trigo candeal) del CERZOS (CCT-CONICET Bahía Blanca) en colaboración con los tres criaderos de trigo candeal de nuestro país: ACA Semillas, Buck Semillas S.A. y la EEAI INTA Barrow (convenio MAIBA-INTA). Se posee una colección de germoplasma de trigo candeal (*T. turgidum ssp. durum*) de base amplia y se busca asociar información molecular con caracteres fenotípicos agronómicos y de calidad mediante la utilización del mapeo por asociación. Se espera que este trabajo permita la localización de regiones genómicas (QTL) que afectan a estos caracteres complejos y la identificación de marcadores moleculares asociados a rendimiento, calidad y adaptación para su utilización práctica en programas mejoramiento.

## **Hipótesis de trabajo**

1. Las regiones genómicas asociadas al contenido de proteína y fuerza de gluten presentan un alto grado de desequilibrio de ligamiento debido a la fuerte presión de selección impuesta al trigo candeal argentino.

2. El mapeo por asociación permitirá identificar genes/QTLs asociados a contenido de proteína y fuerza de gluten.

3. La evaluación y caracterización de un número elevado de materiales genéticos diversos permitirá encontrar variantes alélicas que actúen positivamente sobre el contenido de proteína y la fuerza de gluten.

## **Objetivos**

En función de las hipótesis se plantean los siguientes objetivos:

**1.** Determinar el grado de desequilibrio de ligamiento presente en el genoma de trigo candeal y la estructura poblacional en una colección de germoplasma. Para ello se propone:

**a)** Seleccionar y amplificar marcadores de tipo SNP, ampliamente distribuidos en el genoma, en la colección de materiales vegetales en estudio.

**b)** Analizar el desequilibrio de ligamiento y determinar la estructura poblacional utilizando los marcadores mencionados en el punto anterior y otros obtenidos por el grupo de trabajo (STS, SSR y SNP).

**2.** Realizar estudios de mapeo por asociación sobre la mencionada colección de germoplasma (cultivares y líneas avanzadas, argentinas y extranjeras) a fin de identificar variantes alélicas en marcadores neutros o genes asociadas al contenido de proteína y fuerza de gluten. Para ello se propone:

**a)** Evaluar el fenotipo de los materiales en ambientes contrastantes del área del cultivo.

**b)** Identificar marcadores moleculares que se encuentren asociados a los caracteres de calidad en estudio mediante diferentes métodos de mapeo por asociación.

# Capítulo 1: Fenotipado de caracteres agronómicos y de calidad de la colección de germoplasma de trigo candeal en ambientes del sur bonaerense.

## 1. Introducción

### 1.1. Determinación del rendimiento y calidad en trigo candeal

En la búsqueda de elementos que contribuyan a manejar o mejorar genéticamente de manera más eficiente el rendimiento de un cultivo se necesita entender el modo en que el mismo es determinado.

En el trigo, dos componentes forman el rendimiento (**número de granos m<sup>-2</sup>** y **peso de los granos**). Numerosas evidencias han demostrado que es el número de granos el que mejor explica las variaciones en el rendimiento (Calderini et al., 1999). Es lógico pensar que cuanto mayor sea el número de granos, mayor será el rendimiento del cultivo y es por ello que las prácticas de manejo se diseñan en función de maximizar el número de granos por unidad de área. El mejoramiento apunta a desarrollar cultivares de trigo que aprovechen los recursos ofrecidos (naturales y de manejo) eficientemente para generar una elevada cantidad de granos por superficie.

El número de granos por unidad de área se construye durante diferentes estadios del cultivo demostrando la complejidad del sistema que se está analizando. Existe un período crítico para la definición del número de granos. El lapso que media desde 20 días pre-floración y 10 post-floración es de suma importancia para la generación del número de granos por unidad de área (Abbate et al., 1995; Fischer, 1985; Savin y Slafer, 1991; Slafer y Andrade, 1993). Por consiguiente, el establecimiento de un mayor número de granos (y en consecuencia de un mayor rendimiento) dependerá del estado del cultivo al iniciar el período crítico y las condiciones ambientales que disponga el cultivo durante ese período (Slafer, et al., 2004).

Los principales factores meteorológicos que inciden sobre la cantidad de granos en la producción de trigo en el sur bonaerense, en secano, son la temperatura (mínima, media y máxima) y la disponibilidad de agua para asegurar la supervivencia de los frutos. Si las temperaturas son elevadas pre (Wardlaw et al., 1989; Tashiro y Wardlaw, 1990; Ugarte et al., 2007, Yang et al., 2017) y post anthesis (Henry y

Kettlewell, 1996; Ferris et al., 1998; Ugarte et al., 2007) provocan disminuciones en el rendimiento debido a un acortamiento en las etapas de desarrollo de los granos.

El componente **peso de los granos** se define en una etapa más acotada del ciclo. Este período está comprendido entre la floración y la madurez fisiológica del cultivo (cese de la acumulación de materia seca en el grano con un 37% de humedad en grano). El peso final del grano está determinado por la tasa de acumulación de materia seca y la duración del período de llenado, por lo tanto, el peso final dependerá de la potencialidad genética de cada cultivar y de las condiciones ambientales durante el período de llenado.

Nuevamente, la temperatura y la disponibilidad hídrica durante el período de llenado son dos de los factores de mayor incidencia. Aumentos en la temperatura media durante este período determinarán un incremento en la tasa de acumulación de materia seca en grano, acompañada de una reducción más que proporcional en la duración de esta etapa, disminuyendo, en consecuencia, el peso final de los granos. Con relación a la disponibilidad hídrica, una baja disponibilidad de agua durante el período de llenado disminuye el tiempo de acumulación de materia seca, con la consecuente reducción del peso de grano (Slafer et al., 2004).

En condiciones de campo, la variación en el contenido de proteína a lo largo del tiempo y entre regiones se ve asociado positivamente con las altas temperaturas durante el llenado de grano (Smith y Gooding, 1996; 1999).

Las asociaciones negativas entre contenido de proteína y rendimiento podrían ser el resultado de un efecto dilución de los componentes nitrogenados cuando la deposición de carbohidratos se ve favorecida (Cox et al., 1986; Jenner et al., 1991). De acuerdo con Campbell et al. (1981), los mayores valores de proteína en grano se encuentran bajo condiciones adversas o no ideales para la formación y llenado de grano, ya que la fotosíntesis es más sensible a condiciones de crecimiento desfavorables que la acumulación proteica. Esta dinámica suele ocurrir en el sur bonaerense, en donde aquellos sitios con mayores potenciales de rendimiento muestran menores contenidos de proteína en grano (y viceversa), para una serie de 12 años de evaluación de ensayos (Larsen et al., 2016b). Sin embargo, no es una regla universal, ya que esta correlación también depende de la fertilidad del suelo, momento de aplicación de fertilizantes nitrogenados (Zamora, 2016) y el nivel de rendimiento alcanzado (Stoddart y Marshall, 1990).

Como ha sido mencionado previamente, los parámetros más importantes que afectan a la calidad industrial en la fabricación de pastas son la calidad de gluten y el color amarillo de la sémola. Aun cuando las condiciones ambientales juegan un papel significativo en estos caracteres, la investigación ha demostrado que se hallan bajo un fuerte control genético (Guzmán et al., 2016). Estudios en variedades comerciales argentinas en el sur de la provincia de Buenos Aires durante varios años ha demostrado de que los genotipos analizados se caracterizan por tener, en general, un gluten de elevada calidad (Molfese et al., 2016).

## 1.2. Calidad en trigo candeal

La calidad del producto final, siendo el más importante la pasta, comienza con la calidad de la materia prima. La calidad del grano producido está fuertemente determinada por el genotipo, y modificada en menor o mayor medida por el ambiente de cultivo (localidad, condiciones meteorológicas, prácticas y manejo agronómicos).

No es posible proponer una definición sencilla y amplia de la calidad de trigo candeal, ya que la misma cambia en función del eslabón de la cadena industrial y del destino final de la mercadería (Troccoli et al., 2000). Además, la calidad es un concepto dinámico, cambiante a lo largo del tiempo, en respuesta a los adelantos tecnológicos (variedades, manejo agronómico, tipos de molienda, secado). En la Tabla 1 se resume los principales parámetros de calidad de trigo candeal en función de cada uno de los integrantes de la cadena comercial.

**Tabla 1.** Aspectos principales de calidad para los distintos actores de la cadena de trigo candeal (modificado de Troccoli et al., 2000).

<i>Calidad de trigo candeal para:</i>					
<b>Criadero-Semillero</b>	<b>Productor</b>	<b>Acopiador</b>	<b>Industria Molinera</b>	<b>Industria fideera</b>	<b>Consumidor</b>
Pureza varietal	Rendimiento	Contenido de proteína	Rendimiento de sémola	Contenido de proteína	Calidad de cocción
Poder germinativo	Estabilidad de rendimiento y calidad	Contenido de gluten	Contenido de cenizas	Contenido de gluten	Apariencia
	Contenido de proteína/gluten	Humedad del grano	Uniformidad de grano	Calidad de gluten	Relación calidad/precio
		Peso hectolitrico	Peso hectolitrico	Tamaño de partícula de sémola	Seguridad alimentaria
			Humedad del grano	Color amarillo de sémola	

Como se mencionó previamente, el trigo candeal es un cultivo destinado principalmente al consumo humano. Sus características particulares (por ejemplo, el tamaño de grano, dureza y color amarillo brillante) hacen de este cereal la mejor materia prima para la elaboración de pastas secas. Por ende, es deseable que una

variedad de trigo candeal sea de buena calidad; debe poseer endosperma vítreo y duro, alto contenido de proteína y pigmento amarillo y una composición de proteína en gluten balanceada. El contenido y la composición de la proteína en grano han sido objetivos principales de los programas de mejoramiento.

### **1.2.1. Contenido de proteína del grano**

El contenido de proteína es uno de los principales caracteres de calidad tanto en trigo pan como en candeal, y es determinante de la calidad del producto final (pan o fideo).

El aspecto de grano vítreo y con textura dura está fuertemente asociado con el contenido de proteína y se correlaciona con un rendimiento de sémola alto (excepto para granos chuzos). Las sémolas con alta proteína tienen un número bajo de partículas almidonosas, y se hidratan en consecuencia de forma pareja durante el mezclado, produciendo fideos fuertes y elásticos. El contenido de proteína también está relacionado al aspecto visual de la pasta (color, fisuras, textura de la superficie) y sus cualidades durante la cocción. La razón por la cual un alto contenido de proteína incrementa la calidad de la sémola es debido a que las cadenas de polipéptidos son más numerosas y las posibilidades de interacción entre las proteínas para formar una red son mayores (Seghezzi y Molfese, 1999). Se ha comparado la misma variedad de trigo con diferentes contenidos de proteína y se estableció que contenidos crecientes de proteína mejoraban la calidad de cocción (Dexter et al., 1983). Según Dexter et al. (1980), el contenido de proteína puede ser el responsable del 30-40% de la variabilidad en la calidad de cocción de la pasta. Los aumentos en el contenido de proteína mejoran la tolerancia a la sobrecocción, incrementan la firmeza y reducen la pegajosidad de la pasta (D'Egidio et al., 1990; Del Nobile et al., 2005; Sissons et al., 2005b; Samaan et al., 2006; Sissons, 2008).

La elevada influencia de factores ambientales, el manejo de cultivo y la asociación negativa del contenido de proteína con el rendimiento han dificultado su incremento de proteína mediante mejoramiento tradicional, es un carácter complejo, controlado por varios genes a lo largo del genoma de trigo (Pagnotta et al., 2005). Según estos autores, una dificultad adicional ha sido la escasa variabilidad genética en el rango proteico existente entre los cultivares elite de trigo candeal. Esto contrasta con lo que sucede en especies silvestres diploides y tetraploides emparentadas.

La importancia del estudio de las proteínas del grano de trigo se debe a su valor tecnológico y nutricional. El trigo es el único de los cereales que posee harina/sémola con la habilidad para formar masas para la fabricación de pan y pastas. Esta propiedad particular es conferida por las proteínas de reserva del endosperma del grano, capaces de construir durante el amasado una estructura denominada gluten. El gluten, por definición, es la masa viscoelástica remanente luego de eliminar por lavado el almidón de una masa.

### 1.2.2. Proteínas no formadoras de gluten

Las proteínas que no forman gluten representan 20% del total de proteínas del grano. Están compuestas fundamentalmente por **albúminas** (solubles en agua) y **globulinas** (solubles en solución salina), siendo más abundantes las primeras, y **proteínas solubles en cloroformo-metanol**. Estas últimas de muy bajo peso molecular (<20 kDa).

Como están localizadas principalmente en el embrión y en la capa de aleurona, son removidas durante la molienda, por lo que no son importantes para el consumo humano ni para la determinación de las propiedades cualitativas.

Las albúminas y globulinas se acumulan desde el inicio y hasta 20 días después de la antesis y luego se mantienen en un nivel constante (Triboï et al., 2003). Cumplen funciones enzimáticas inhibiendo o promoviendo la germinación (Payne y Rhodes, 1982).

### 1.2.3. Proteínas del Gluten

Las proteínas del gluten representan entre 75-80% de las proteínas totales del grano de trigo, ricas en los aminoácidos prolina y glutamina. Típicamente al gluten se lo divide en dos fracciones: proteínas solubles en alcohol (**gliadinas**) y proteínas insolubles en alcohol (**gluteninas**). Las gliadinas consisten en proteínas monoméricas y se separan en grupos  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  y  $\omega$  por electroforesis en poliacrilamida a bajo pH (Woychik et al., 1961). Representan alrededor del 40% de las proteínas totales. Las gluteninas son proteínas poliméricas estabilizadas por enlaces disulfuro entre cadenas. Estos enlaces deben ser reducidos para que las subunidades puedan ser analizadas con más detalle. Luego, se liberan dos grupos principales de polipéptidos: las subunidades de alto peso molecular (HMW) y de bajo peso molecular (LMW). Al igual que las gliadinas, constituyen un 40% de las proteínas del trigo. La separación de

las subunidades de glutenina según su peso molecular se realiza por electroforesis en gel de poliacrilamida. Cada genotipo produce un patrón electroforético definido y diferente a otros por el número, movilidad e intensidad, lo cual muchas veces es utilizado para la identificación varietal.

Existen otros tipos de clasificaciones de las proteínas del gluten, de acuerdo a sus características estructurales (Shewry et al., 1984), tamaño, puntos isoeléctricos (Jackson et al., 1983) y funcionalidad (Kasarda, 1999). Para el caso particular de las subunidades LMW, existe una clasificación basada en el aminoácido terminal (D'Ovidio y Masci, 2004).

La cantidad de gluten presente en la masa está directamente relacionada al contenido de proteínas en el grano (Cuniberti et al., 2012). Por otra parte, la cantidad de proteína en grano responde mayormente al ambiente en donde se desarrolla el cultivo y al manejo que recibe el mismo (fundamentalmente la fertilización nitrogenada). Trabajos realizados en nuestro país indican que todos los genotipos incrementan su contenido de proteína en grano ante un aumento de la fertilización nitrogenada, sobretodo en aplicaciones tardías (Bergh et al., 1998; Bergh et al., 2000; Bergh et al., 2003; Zamora, 2016). La variación genética en el contenido de proteína es mucho menos importante que la variación debida a las condiciones ambientales de crecimiento del cultivo, lo cual dificulta el mejoramiento de este carácter.

Por el contrario, la calidad de las proteínas presentes en el gluten es una característica mayormente dependiente del genotipo, y por lo tanto más fácilmente modificable a través del mejoramiento genético. Las distintas combinaciones de variantes alélicas para los genes que codifican las proteínas han demostrado ser las responsables de las diferencias en la calidad reológica de las masas entre los cultivares (Pflüger, 2003).

**Como concepto general se podría decir que para obtener pastas de alta calidad se necesita un grano de trigo candeal con un contenido de proteína los más elevado posible y un gluten fuerte** (Feillet, 1988; Dexter y Matsuo, 1977; Dexter y Matsuo, 1980 Seghezzi y Molfese, 1999; Ames, 2003).

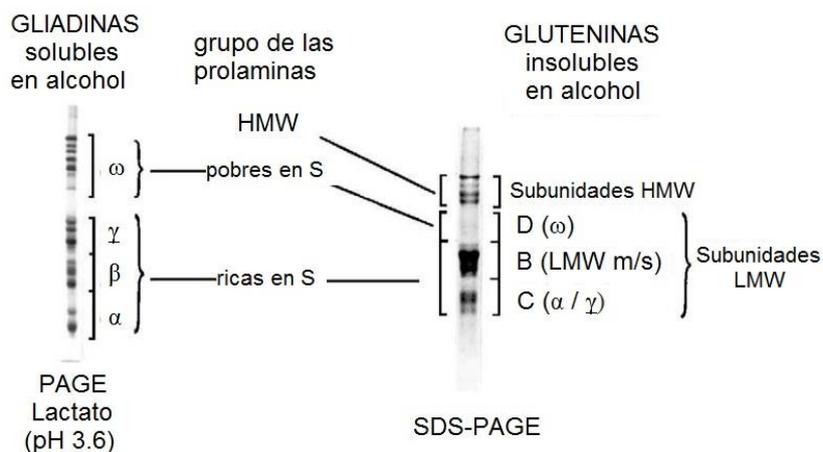
#### **1.2.3.1. Bioquímica de las proteínas del gluten**

Thomas B. Osborne (1907) desarrolló una clasificación de las proteínas del grano de trigo basada en la solubilidad en solventes específicos: albúminas en agua,

globulinas en soluciones salinas, prolaminas en mezclas etanol-agua y glutelinas en soluciones ácidas o básicas. A las prolaminas de trigo las llamo gliadinas. A las glutelinas en trigo se las conoce como gluteninas. Sin embargo, es importante destacar que, cada una de estas fracciones es una mezcla compleja de diferentes polipéptidos, y que existen solapamientos entre los diferentes grupos, principalmente entre gliadinas y gluteninas. La mayor diferencia entre las gliadinas y gluteninas radica en la capacidad de las segundas de formar puentes disulfuro intermoleculares.

Mientras las gliadinas son proteínas monoméricas funcionalmente (formadas por un solo polipéptido), las gluteninas (proteínas poliméricas) están formadas por múltiples cadenas de polipéptidos unidos entre sí por puentes disulfuro. Esta estructura polimérica es responsable del alto peso molecular de las gluteninas y de su insolubilidad parcial.

En la Figura 2 se resume la clasificación y nomenclatura de las proteínas del gluten separadas por electroforesis en gel SDS-PAGE (Shewry et al., 2003).



**Figura 2:** Clasificación y nomenclatura de las proteínas de gluten de trigo separadas por electroforesis en gel SDS-PAGE a bajo pH. Las subunidades de gluteninas clase D de bajo peso molecular (*Low Molecular Weight*, LMW) son componentes minoritarios y no están claramente ubicados en esta separación. Tomado de Shewry et al., 2003.

La estructura y combinación de las prolaminas determina las dos propiedades fundamentales del gluten: elasticidad y extensibilidad. En trigo candeal, los glútenes blandos, pegajosos y muy extensibles están asociados a un alto contenido de gliadina, que es cohesiva, pero con baja elasticidad y ocasionan una pobre firmeza del fideo. Aquellos que sean firmes, elásticos y moderadamente extensibles poseen un alto

contenido de gluteninas y tienen la tendencia a mostrar una buena calidad de cocción (Seghezzo y Molfese, 1999).

En la mayoría de los cereales, las prolaminas y glutelinas están codificadas por varias familias de genes. Durante la evolución han ocurrido duplicaciones, translocaciones, inserciones y otros re-arreglos cromosómicos. Estos cambios genéticos han generado un elevado nivel de polimorfismos proteicos inter e intra especie. Las variaciones que pueden observarse en los geles los patrones de proteínas se deben a la existencia de variantes alélicas en cada locus. Los estudios genéticos indican que los genes que codifican las proteínas de reserva presentan una herencia mendeliana codominante simple (Metakovsky et al., 1986; Payne et al., 1981; Payne et al., 1987a). La localización cromosómica de los genes de proteínas de trigo se estableció, utilizando principalmente materiales aneuploides del cultivar de trigo pan Chinese Spring (Lafiandra et al., 1984; Noma et al., 2016) y sus cruzamientos (Payne et al., 1987b; Wang et al., 2016).

#### **1.2.3.2. Proteínas del gluten: relaciones entre genética, polimorfismo y calidad. Antecedentes.**

Las gliadinas son codificadas por genes presentes en los loci *Gli-1* ( $\gamma$  y  $\omega$ ) y *Gli-2* ( $\alpha$  y  $\beta$ ), localizados en el brazo corto del grupo de cromosomas 1 y 6, respectivamente.

La mayoría de las subunidades de gluteninas de bajo peso molecular (LMW-GS) están codificadas por el complejo de loci *Glu-3*, estrechamente ligado a los loci *Gli-1*, mientras que las subunidades de gluteninas de alto peso molecular (HMW-GS) son codificadas por pares de genes en los loci *Glu-1*, localizados en los brazos largos de los cromosomas 1A y 1B. Otros loci menores han sido reportados sobre el brazo corto de los cromosomas 1A y 1B, conteniendo genes de componentes de subunidades menores de gliadinas y gluteninas (Ruiz et al., 2005).

Los estudios que asocian las proteínas del gluten con las características de la calidad de cocción comenzaron con Damidaux et al. (1978), quienes analizaron la composición de gliadinas en un grupo de variedades de trigo candeal, cubriendo un rango amplio de calidades. Estos autores encontraron que la presencia de gliadina del tipo  $\gamma$  45 se asociaba a una mejor calidad en comparación a aquellas que poseían la variante alélica gliadina del tipo  $\gamma$  42. Los genes codificantes para estas proteínas

están presentes en el locus *Glu-B1* y se asocian con los genes de gluteninas de LMW presentes en el locus *Glu-B3*. Particularmente, al gen codificante para la gliadina del tipo - $\gamma$  45 se lo asociaba a los genes codificantes para el tipo de subunidades B de gluteninas de bajo peso molecular; las LMW-2; mientras que el gen codificante para gliadina del tipo - $\gamma$  42 era asociado a un grupo distinto de gluteninas de LMW, designado como LMW-1. Estudios posteriores demostraron que las gliadinas del tipo - $\gamma$  45 y 42 sólo actúan como marcadores genéticos y que las LMW-GS son las verdaderas responsables de causar diferencias en la calidad; con LMW-1 y LMW-2 asociadas a mala y buena calidad, respectivamente (Payne et al., 1984; Pogna et al., 1988).

Por otro lado, los loci *Glu-A3* y *Glu-B2* también contribuyen a la heterogeneidad observada. Cada uno de estos loci son polimórficos. Nieto-Taladriz et al. (1997) analizaron la composición de LMW-GS en una colección de 88 cultivares de trigo candeal y detectaron ocho alelos en el locus *Glu-A3*, nueve alelos en el locus *Glu-B3* y dos alelos en el locus *Glu-B2*, proponiendo una nueva nomenclatura para los mismos. En un trabajo posterior, Carrillo et al. (2000) examinaron los efectos de las variantes alélicas identificadas por Nieto-Taladriz et al. (1997) en la calidad de sémola mediante el test de sedimentación SDS, mixograma y alveograma. Este trabajo hizo posible establecer un ranking de calidad de los homeoalelos presentes en los tres loci y confirmó que las variantes alélicas asociadas al locus *Glu-B3* tienen mucho mayor efecto sobre la calidad del gluten que los alelos *Glu-A3* y *Glu-B2*. Además, este estudio demostró que aquellos cultivares que poseían el componente de gliadina- $\gamma$  45 podía asociarse con seis alelos diferentes en el locus *Glu-B3* y esta variabilidad podría explicar las variaciones en calidad de los cultivares con  $\gamma$  45 reportados por distintos grupos de investigación (Ruiz et al., 2005).

Los trabajos realizados acerca del rol de las HMW-GS respecto a la calidad del trigo candeal no son tan concluyentes. Esto puede deberse al hecho que los cultivares analizados han mostrado un rango limitado de variabilidad en el locus *Glu-B1* y la mayoría de ellos poseen el alelo nulo en el locus *Glu-A1*. Se han obtenido resultados inconclusos y contrastantes (Oak y Dexter, 2006). Sin embargo, existen indicios de que las variantes en los loci *Glu-1* pueden explicar las diferencias en fuerza de gluten, aunque en menor medida que las causadas por variaciones de las LMW-GS (Turchetta et al., 1995; Brites y Carrillo, 2001; Sissons et al., 2005a).

Estudios recientes de QTLs asociados a características de calidad de sémola y pasta (Zhang et al., 2008; Patil et al., 2009) permitieron la identificación de otros loci además de los loci mayores para gluteninas previamente identificados. Zhang et al. (2008) identificaron QTLs que afectan la firmeza de la pasta y las pérdidas durante la cocción sobre los cromosomas 5A y 7B. En ambos casos, estos QTLs se superponen con otros para contenido de proteína y gluten húmedo. Patil et al. (2009) identificaron QTLs asociados a parámetros de mixograma y contenido de proteína y sugirieron que, junto con el cromosoma 1B, los cromosomas 4B, 7A y 7B deberían ser estudiados para mejorar la fuerza del gluten. La introgresión de estos QTLs junto a alelos favorables para gluteninas superiores puede resultar en el mejoramiento de la calidad del trigo candeal.

En un trabajo del grupo de biotecnología del CERZOS, Conti et al. (2011), encontraron dos QTLs altamente significativos para contenido de proteína en los cromosomas 3BS y 7BL: *QGpc.cerz-3BS* (SSR *Xgwm493*) y *QGpc.cerz-7BL* (comprendido entre SSRs *Xcfa2040* y *Xbarc1073*), utilizando una población conformada por ocho variedades de trigo candeal argentinas y 93 RILs (UC1113xKofa) provenientes del programa de mejoramiento de la Universidad de Davis, California. Dicha población fue evaluada en tres localidades del sur bonaerense (Cabildo, Barrow y Balcarce), en dos años consecutivos (2006 y 2007). El alelo positivo para *QGpc.cerz-3BS* proviene de la línea UC1113, pero tiene efectos negativos sobre el rendimiento, peso de mil granos y peso hectolítrico. Por el contrario, *QGpc.cerz-7BL* no posee efectos pleiotrópicos sobre el rendimiento u otros caracteres de calidad comercial y sería de utilidad en programas argentinos de mejoramiento que deseen utilizarlo en MAS. Respecto a la calidad del gluten, el principal QTL identificado fue *Qsv.cerz-1BL*, localizado sobre el brazo cromosómico 1BL. Este QTL coincidió con el marcador proteico *Glu-B1*, donde el alelo de Kofa incrementó el volumen de sedimentación. Fue identificado en todos los ambientes evaluados, mostrando un fuerte efecto genético. Se han informado interacciones entre los loci *Glu-B1* y *Glu-B3*, difiriendo en sus efectos según los distintos fondos genéticos (Ito et al., 2011; Ito et al., 2015; Langner et al., 2017).

En 2013, Kumar et al., publicaron un trabajo en el cual hallaron un QTL mayor para calidad de gluten (volumen de sedimentación del test SDS) responsable del 90% de la variación fenotípica y 93% de la variación genotípica en una población de 156 líneas doblehaploides de trigo candeal. Dicho QTL (*QGs.ndsu-1B*) fue detectado en el

cromosoma 1BS, en una región de 7,3 cM flanqueado por un marcador DARt (convertido a marcador STS: *STS-wPt2395*) y un marcador SSR (*Xwmc85*), y no presentó interacciones con otros QTLs ni con el ambiente.

Amallah et al. (2016), en un estudio de validación de SSRs sobre una colección de genotipos de CIMMYT, ICARDA y marroquíes, encontraron variantes alélicas asociadas positivamente con el contenido de proteína: *Xgwm550d* (cromosoma 1B), *Xwmc522a'* (cromosoma 2AS), *Xgwm299a* (cromosoma 2BS), *Xgwm499a* (cromosoma 5BL), y *Xgwm344a* (7BL), con efectos significativos sobre el peso de mil granos y peso hectolítrico. Respecto a la calidad de gluten, utilizando la técnica de sedimentación con SDS, encontraron asociaciones positivas entre los SSRs *Xgwm550c* (cromosoma 1B) and *Xgwm499d* (cromosoma 5BL) y el aumento en el valor fenotípico del volumen de sedimentación.

#### **1.2.4. Medición del contenido de proteína y de la calidad del gluten**

En la actualidad, las industrias han adoptado formas indirectas de evaluar la calidad de la sémola durante el amasado a través de pruebas reológicas. Estos métodos utilizan el mixógrafo, farinógrafo y alveógrafo (entre otros); evalúan las propiedades viscoelásticas de las proteínas del gluten (fuerza y extensibilidad) y tienen buena correlación con la firmeza y elasticidad de la pasta cocida (Peña, 2000).

Sin embargo, en los programas de mejoramiento, estas pruebas son aplicables únicamente en generaciones avanzadas (F6 en adelante). En generaciones tempranas (F2 a F5) no se dispone de suficiente volumen de grano para la molienda y el amasado. Además, el alto costo y elevado consumo de tiempo necesarios para la evaluación de una elevada cantidad de muestras torna inviable este tipo de pruebas. Este mismo concepto es aplicable a su utilización en estudios de mapeo genético, en donde se evalúan poblaciones de individuos de gran tamaño (Reif et al., 2011).

Como consecuencia, se han desarrollado diferentes tests físicos de calidad para predecir la fuerza de gluten, que utilizan un volumen de muestra mucho menor. A estas evaluaciones se las llama comúnmente "predictoras" y es necesario que muestren una fuerte correlación con los análisis de calidad a mayor escala. Uno de ellos es el test de sedimentación con sodio-dodecil-sulfato (SDS), de heredabilidad media a alta (Clarke et al., 2000), siendo adecuado para comparar trigos según fuerza de gluten y calidad de pasta luego de la cocción (Dexter et al., 1980). Ames et al.

(2003), demostraron que los cultivares con gluten fuerte y bajo contenido de proteína en grano tuvieron volúmenes de SDS mayores que aquellos genotipos de gluten débil y alto contenido de proteína. Aquellos genotipos con gluten más fuerte (de mejor calidad) obtuvieron los mayores volúmenes de sedimentación. Estos autores observaron que la influencia del nitrógeno aplicado como fertilizante (a distintas dosis) afectó a todos los genotipos de forma similar (sin evidencias de interacción cultivar-fertilizante). El volumen de sedimentación fue mayor a mayor dosis de N para todos los cultivares.

Normalmente, el gluten que se forma luego del lavar la masa con solución salina representa el 80% de las proteínas del trigo. El contenido de proteína es un estimador rápido y aproximado, aunque no exacto, de la cantidad de gluten probable en una muestra de trigo. Las diferencias pueden deberse a que la proteína puede estar desnaturalizada por un almacenaje inadecuado o por secado del grano a altas temperaturas, haciendo que no formen gluten (Cuniberti, 2001).

La proteína en grano es un parámetro relativamente fácil y rápido de medir, de forma indirecta, utilizando equipos NIR (Near Infrared Reflectance), que determinan con exactitud la cantidad de proteína y la humedad de la muestra (Cuniberti y Mir, 2012). Estos equipos están ampliamente difundidos entre los acopiadores y sector molinero de la cadena de trigo candeal y son calibrados periódicamente mediante el método Kjeldahl para nitrógeno orgánico (Bradstreet, 1954).

## **2. Materiales y Métodos**

### **2.1. Material Vegetal**

El Laboratorio de Biotecnología del CERZOS-CONICET posee una colección de 170 genotipos (accesiones) de origen diverso obtenidos de distintos programas de mejoramiento nacionales y extranjeros. Esta colección (también referida en adelante como “población de MA”) constaba de 133 genotipos para el primer año de ensayos a campo (2011) y se vio ampliada al momento del segundo año de evaluación a campo (2014) a 170 genotipos. El detalle de las accesiones puede observarse en la Tabla AT3 del Apéndice. Los genotipos provinieron de programas de mejoramiento de distintos países Argentina (n=60), Italia (n=31), CIMMYT (n=11), Hungría (n=1), EEUU (n=5), Francia (n=18), Oeste de Asia y Norte de África (región WANA, n=14), Austria (n=1), Rusia (n=1), Chipre (n=3) y Chile (n=25). Dentro de las accesiones de origen

argentino, 36 pertenecieron al programa público de mejoramiento de trigo candeal de INTA: EEAI Barrow (prefijos “Bonaerense INTA” o “CBW”) y EEA Bordenave (prefijo “VF”); y los restantes a empresas privadas: 17 genotipos a Buck Semillas S.A. y siete a la Asociación Cooperativas Argentinas (ACA).

En el período 2010-2014 se sembró la población de MA en la Estación Experimental Agropecuaria INTA Barrow para renovación de pureza, multiplicación e incremento de volumen de semilla. En primer lugar, se buscó garantizar la pureza (>95%) de cada uno de los genotipos participantes, eliminando todas las plantas que no cumplieren con la descripción botánica particular de cada uno de los participantes. Para ello, se sembraron parcelas pequeñas, de 2-4 surcos de 5 m de longitud, a baja densidad. Por otra parte, se seleccionaron plantas para la futura extracción de ADN. Éstas fueron trilladas a mano para evitar cualquier tipo de mezcla. Finalmente, el volumen de semilla de mayor pureza fue incrementándose, hasta llegar a la cantidad requerida para sembrar los ensayos a campo.

## 2.2. Ensayos a campo

En las campañas trigueras 2011 y 2014 se realizaron ensayos a campo en tres localidades del sur bonaerense: el **Criadero de Cereales ACA en Cabildo**, la **EEAI Barrow** y el Campo Experimental del **Criadero Buck Semillas S.A.** en **Pieres**. Dichas localidades presentan características agro-climáticas muy diferentes entre sí.

El diseño experimental utilizado fue en alpha-lattice (Patterson y Williams, 1976) con dos repeticiones (bloques incompletos, 17x8 en 2011 y 10x17 en 2014). La unidad experimental de cada uno de los ensayos fue la parcela, de tamaño variable según sitio experimental.

En 2011 se evaluaron 133 genotipos, mientras que en 2014 la población de MA se amplió y se evaluaron 170 genotipos. En cada campaña, a fin de asegurar una correcta implantación a campo, la semilla utilizada en la siembra fue tratada con fungicida e insecticida siguiendo las recomendaciones del fabricante. Luego del tratamiento, a fin de ajustar la cantidad de semilla a utilizar y lograr una densidad de 300 plantas m<sup>-2</sup> en todas las parcelas, se determinó el peso de mil granos y el poder germinativo de cada uno de los genotipos participantes. La siembra, cosecha y todas las labores de manejo de los ensayos fueron efectuadas de forma mecánica, utilizando la maquinaria y el personal disponible en cada uno de los sitios experimentales. El

manejo de los ensayos se realizó siguiendo las recomendaciones agronómicas para el cultivo de trigo candeal según la ubicación de los mismos; apuntando a eliminar limitantes de desarrollo por disponibilidad de nutrientes y competencia con malezas. Una vez que los ensayos sobrepasaron la madurez, fueron cosechados utilizando cosechadora mecánica autopropulsada de parcelas experimentales.

### **2.2.1. Criadero de Cereales ACA Cabildo**

El Criadero de Cereales ACA Cabildo se encuentra ubicado sobre la Ruta Provincial N°51, a unos 30 Km de la ciudad de Bahía Blanca y 15 Km al SO de la localidad de Cabildo, provincia de Bs. As. (Latitud 39°36'S, Longitud 61°64'O). El clima de la región es templado semiárido, con precipitaciones medias anuales de 650 mm (250-280mm desde julio a diciembre) y una temperatura media anual de 15,5°C (16,7°C desde julio a diciembre). Se caracteriza por poseer suelos de textura franco-arenosa, buen drenaje, no anegadizos, de reacción neutra no salinos y susceptibles a la erosión (mayormente eólica) y bajos contenidos de materia orgánica. Es esperable que en esta región se dé un potencial de rendimiento de trigo bajo a moderado, usualmente con elevados contenidos de proteína en grano y condiciones no predisponentes para la aparición de royas.

En Cabildo se sembraron parcelas de 8,40 m<sup>2</sup> (7 surcos distanciados a 0,20 m entre surco x 6,00 m de longitud de surco), mientras que la superficie de parcela cosechada fue de 5,50 m<sup>2</sup> (cosecha de 5 surcos centrales y eliminación de bordes frontal y trasero de cada parcela).

### **2.2.2. EEAI Barrow (Chacra Experimental Integrada Barrow, CEI Barrow)**

La EEAI Barrow está ubicada en el centro-sur bonaerense, sobre la Ruta Nac. N°3, Km 487 (Latitud 38°20'S, Longitud 60°13'O; 120m s.n.m.). Los suelos del campo experimental son del tipo Argiudol petrocálcico, de textura franco arcillosa, con una profundidad efectiva limitada por la presencia de tosca a 50 cm. Se considera que es una región sub-húmeda, con 750 mm de precipitación media anual (250-350 mm desde julio a diciembre) y una temperatura media anual de 14,9°C (13,5°C desde julio a diciembre) (datos de la Estación Meteorológica Barrow (1923-2016)). La región que comprende a la EEAI Barrow se caracteriza por potenciales de rendimiento de trigo moderados a altos, con contenidos de proteína en grano moderados-altos.

En la EEAI Barrow se sembraron parcelas de 8,06 m<sup>2</sup> (7 surcos distanciados a 0,18 m entre surco x 6,40 m de longitud de surco), mientras que la superficie de parcela cosechada fue de 5,00 m<sup>2</sup> (cosecha de 5 surcos centrales y eliminación de bordes frontal y trasero de cada parcela).

### **2.2.3. Campo Experimental Buck Semillas S.A., Pieres**

El Campo Experimental de Buck Semillas S.A. utilizado en estos ensayos se ubica cercano a la localidad de Pieres, en el SE de la provincia de Bs. As (Latitud 37°46'S, Longitud 58°18'O). Es una región sub-húmeda a húmeda, con precipitaciones anuales medias que superan los 900 mm (aprox. 440 mm desde julio a diciembre) y temperatura anual media de 14,7°C. Los suelos son excelentes para uso agrícola, sin limitantes de profundidad y con elevados contenidos de materia orgánica. En esta región el rendimiento potencial de trigo es alto, siendo esperable menores contenidos de proteína en grano y una mayor posibilidad de ocurrencia de enfermedades.

En Pieres se sembraron parcelas de 5,88 m<sup>2</sup> (7 surcos distanciados a 0,20 m entre surco x 4,20 m de longitud de surco), mientras que la superficie de parcela cosechada fue de 4,20 m<sup>2</sup> (cosecha de 7 surcos completos y eliminación de bordes frontal y trasero de cada parcela).

En las Tablas AT1 y AT2 del Apéndice se describen las condiciones meteorológicas (precipitaciones (mm) y temperatura media mensual (°C)) y las condiciones de manejo de los ensayos en cada una de las localidades para 2011 y 2014.

### **2.3. Fenotipado**

Mediante la realización de los ensayos a campo fue posible fenotipar una amplia cantidad de caracteres fenológicos, agronómicos y de calidad. Para la realización de esta tesis se tomaron cinco caracteres: **días a espigazón** ("dEsp"), **rendimiento** (Kg ha<sup>-1</sup>), **peso de mil granos** (g., "TKW"), **contenido de proteína en grano** (%,"PROT") y **fuerza de gluten** (valor SDS en mm, "SDS"). En 2011 no fue posible tomar la fecha de espigazón en la localidad de Pieres.

La fecha de espigazón se tomó en el estadio Z5.5 de la escala de crecimiento de cereales de Zadoks (Zadoks et al., 1974); es decir, cuando al menos el 50% de las plantas de la parcela mostraron la mitad de la espiga visible. Los **días a espigazón** se

obtuvieron realizando la diferencia entre la fecha de espigazón de cada genotipo y la fecha de emergencia del ensayo.

El **rendimiento** se obtuvo luego de cosechar mecánicamente cada parcela en forma individual (luego de eliminar ciertos sectores de la misma para evitar el efecto borde) y se lo expresó en Kg ha<sup>-1</sup>.

El **peso de mil granos** (g.) se determinó pesando tres repeticiones de 100 granos sobre una muestra al azar de cada unidad experimental.

El **contenido de proteína** (%) se determinó por el método NIRS, utilizando el equipo DS 2500® (FOSS, Hillerod, Dinamarca) del Laboratorio de Calidad de Granos de la EEAI Barrow, sobre una muestra limpia de granos de cada parcela (30g.). Este método no es destructivo y el equipo realizó 7 repeticiones por cada medición. El valor arrojado fue el promedio de las 7 mediciones, sobre la base de 13,5% de humedad.

El equipo NIRS se calibra anualmente con muestras patrón enviadas por la Cámara de Cereales de Bahía Blanca y se verifica su funcionamiento una vez por semana.

Para la evaluación de la fuerza de gluten se utilizó el test de sedimentación del **dodecil sulfato de sodio (SDS)**. La determinación se realizó en el Laboratorio de Calidad de Granos de la EEAI Barrow y es una adaptación del Método de la American Association of Cereal Chemistry, AACC 56-70 de 1984, para trigos argentinos de glútenes fuertes. El método consiste en medir el volumen de sedimentación de una suspensión de harina integral en una solución de ácido láctico - SDS. El agregado del detergente SDS, facilita la ruptura de las células del endosperma y la dispersión de las proteínas, permite la utilización de harina integral y la detección de materiales con glútenes de buena calidad.

De cada una de las parcelas se realizó una molienda integral de 20 g. de grano limpio utilizando el molino ciclónico experimental de molienda integral Cyclotec 1093® (FOSS, Hillerod, Dinamarca) con una malla de 0,5 mm. Para el análisis se pesó 1,0g. (precisión a la tercera cifra decimal) de la harina obtenida de cada muestra en una probeta de 25 ml rotulada. Sobre la harina se agregaron 8 ml de agua destilada con colorante (azul de bromofenol) y se agitó a cada probeta individualmente en un vórtex de alta velocidad (35 Hertz) durante 20 segundos. Se dejó reposar 10 minutos y se repitió la agitación en vórtex durante 10 segundos. Luego de un segundo reposo de 5

minutos en posición vertical se agregó a cada probeta 12 ml de la mezcla denominada stock, preparada al momento del test. En base a una solución de ácido láctico 90%:agua destilada (1:8 v/v) y otra de SDS al 2% mezclados en proporción 1:48, respectivamente (ácido láctico 1:8 : SDS 2%). Luego de la adición de la solución stock se taparon las probetas y fueron colocadas en agitador de balanceo durante 40 segundos. Se dejó reposar 5 minutos y nuevamente se las colocó en el agitador de balanceo por 40 segundos. Al cabo de 10 minutos de reposo en posición vertical se midió la altura del sedimento desde la base de la probeta a la línea de interfase entre líquido-sólido (ml) y se expresó el resultado en mm de altura del sedimento mediante la escala de la Tabla 2. El valor máximo que puede obtenerse es 20 ml. Cuanto mayor sea el volumen de sedimentación, mayor será la fuerza del gluten y por ende, mejor calidad.

**Tabla 2.** Escala de conversión de mL a mm para el test de sedimentación del dodecil sulfato de sodio (SDS).

LECTURA PROBETA (mL)	CONVERSION (mm)	LECTURA PROBETA (mL)	CONVERSION (mm)
0,5	2	10,5	52
1	5	11	54
1,5	8	11,5	57
2	10	12	59
2,5	12	12,5	62
3	14	13	64
3,5	17	13,5	67
4	20	14	69
4,5	22	14,5	72
5	24	15,0	74
5,5	27	15,5	77
6	30	16	79
6,5	32	16,5	82
7	35	17	84
7,5	37	17,5	87
8	39	18	90
8,5	42	18,5	92
9	44	19	95
9,5	47	19,5	97
10,0	49	20,0	99



**Figura 3.** a-b: Vista general (a) y frontal parcial (b) del ensayo en la EEAI Barrow en 2011. c) Cosecha mecanizada de parcelas del mismo ensayo. d-e: Equipo NIRS FOSS DS 2500® para determinación de contenido de proteína, con la muestra en el interior previo al análisis (d) y (e) mostrando los resultados obtenidos en la pantalla de la notebook conectada al equipo. f-h: Adaptación del método AACC 56-70 1984 para trigos argentinos de glútenes fuertes. f) Muestras de harina integral en probetas al inicio del procedimiento, (g) en el agitador de balanceo luego del agregado del colorante y la solución stock y (h) reposo vertical final al momento de la medición de la altura del sedimento.

#### 2.4. Análisis de datos fenotípicos

Se exploraron las medidas estadísticas resumen para cada uno de los caracteres fenotípicos evaluados, para los ambientes en forma conjunta y para cada ambiente en particular, en cada año (2011 y 2014). Se consideraron los parámetros de Normalidad con el test Shapiro-Wilk y Kolmogorov-Smirnov. También se evaluó la correlación entre las variables fenotípicas. Esto fue realizado con el software Infostat® (Di Rienzo et al, 2016). Además, se examinó la homocedasticidad de las varianzas

(test de Levene) para cada variable considerada en cada año con el software SAS 9.0® (SAS Institute Inc., 2002).

Los efectos del genotipo y el ambiente se evaluaron mediante un modelo lineal mixto (PROC MIXED) con el software SAS 9.0®, dentro de un modelo de máxima probabilidad restringida (REML). El análisis se realizó por año y por ambiente, considerando a las repeticiones (Rep) y a los bloques incompletos (BI) dentro de las repeticiones (Rep), como factores aleatorios y el genotipo (Genot) como factor fijo. En caso de haber encontrado homocedasticidad en los errores, se realizó un modelo mixto considerando a las repeticiones (Rep) dentro de las localidades (Loc) y a los bloques incompletos (BI) dentro de las localidades y repeticiones como factores aleatorios; y a las localidades (Loc), genotipo (Genot) y su interacción (Loc\*Genot) como factores fijos. Las diferencias entre medias para los genotipos se determinaron mediante el test de Tukey, con un nivel de significancia del 5%.

La heredabilidad ( $h^2$ ) en sentido amplio se estimó como la razón entre la varianza genética y fenotípica ( $\sigma^2_{\text{genotípica}} / \sigma^2_{\text{fenotípica}}$ ), utilizando el software R, versión 3.1.1 para Windows (R Core Team, 2016), y su interfase R Studio versión 0.99.903. Se empleó el paquete *lme4* (Bates et al., 2015), siguiendo la metodología propuesta por Merk et al. (2014), disponible en <http://articles.extension.org/pages/61006>. Dicha metodología tiene en cuenta a las varianzas bajo un modelo mixto, en donde:

$h^2 =$	(	$\delta^2$ Genotipo				)
		$\frac{\delta^2 \text{ Genotipo}}{N^\circ \text{ Loc}}$	$+$	$\frac{\delta^2 \text{ Genotipo} * \text{Loc}}{N^\circ \text{ Loc}}$	$+$	

### 3. Resultados y Discusión

#### 3.1. Ensayos de campo

La campaña triguera 2011 se caracterizó por regímenes pluviométricos cercanos a la normal en las localidades de Barrow y Pieres (Apéndice, Tabla AT1). Cabildo tuvo una precipitación anual muy inferior a la media (366,5 mm vs. 638 mm, respectivamente) y durante el ciclo del cultivo (238 mm). El período clave para la definición del rendimiento de trigo en nuestra región va desde principios de octubre a principios de diciembre. El mes de octubre, la baja pluviometría y los vientos

desecantes, intensificaban las condiciones de estrés en los cultivos (Borda, 2011), lo que posiblemente impactó en mayor medida a la localidad de Cabildo.

En noviembre se produjeron precipitaciones muy superiores a la media mensual de las tres localidades, lo que pudo haber revertido el déficit de octubre. Sin embargo, en Cabildo nuevamente se produjo un déficit hídrico en diciembre. Teniendo en cuenta la baja capacidad del suelo para retener agua, es probable que las situaciones de escasez de lluvias durante octubre y diciembre hayan provocado los bajos rendimientos observados en esta localidad. Se alcanzaron rendimientos máximos cercanos a 1400 Kg ha<sup>-1</sup> (Apéndice, Tabla AT4).

Por otra parte, si bien en Barrow y Pieres también fueron observados déficits hídricos en octubre 2011, esta situación fue compensada por las abundantes precipitaciones de noviembre (190,1 y 211 mm respectivamente), sumado a un diciembre lluvioso en ambas localidades. Teniendo en cuenta que la colección de CERZOS evaluada es diversa, con germoplasma foráneo y de distintas épocas de mejoramiento, se considera que el rendimiento promedio de los ensayos en ambas localidades alcanzó valores adecuados (3490 y 4725 Kg ha<sup>-1</sup> respectivamente) (Apéndice, Tabla AT4).

En nuestra región, las precipitaciones de fines de noviembre y diciembre son fundamentales para asegurar un buen peso de mil granos. Los ensayos mostraron un buen peso de mil granos para los ambientes evaluados (promedio 42,0 g. en Cabildo, 50,8 g. en Barrow y 43,7 g. en Pieres) con diferencias marcadas entre los genotipos participantes (entre 22 y 28 g., según localidad).

El porcentaje de proteína en grano promedio fue mayor en Cabildo, intermedio en Barrow y menor en Pieres (14,6%, 13,4% y 11,9% respectivamente), de acuerdo a lo esperado en nuestra región y en coincidencia con la literatura; los mayores contenidos de proteína en grano ocurren en aquellos sitios que poseen condiciones ambientales limitantes para la formación del grano, ya que la producción y translocación de compuestos como los carbohidratos es más sensible a las condiciones adversas de crecimiento que la acumulación de proteínas (Campbell et al., 1981).

Se considera que los ciclos vegetativos de los genotipos evaluados estuvieron en valores promedio similares a otros ensayos de trigo candeal realizados en la región

(valores entre 75-90 días a espigazón) (Larsen et al., 2012). Se observaron diferencias atribuibles al genotipo en cada sitio donde se registró la fecha de espigazón (Tablas AT4 y AT5 del Apéndice).

Los valores promedio de SDS fueron muy similares entre las localidades evaluadas. Sin embargo, dentro de cada sitio experimental, se evidenciaron amplios rangos de variabilidad en los valores obtenidos, abarcando prácticamente, toda la escala de medición del parámetro (10 a 93 mm).

La Figura 4 muestra que los datos de 2011 de rendimiento, peso de mil granos y contenido de proteína se ajustan a una distribución normal según el test de Shapiro-Wilk, mientras que los de fuerza de gluten muestran picos hacia la derecha. Los días a espigazón poseen una distribución sesgada en ciertas categorías.

La campaña triguera 2014 fue diferente de la 2011 desde el punto de vista meteorológico. Toda la región sur bonaerense se vio afectada por excesos hídricos debido a las abundantes precipitaciones, y, en ciertos casos, inundaciones. Los regímenes pluviométricos fueron de 978,6 mm en Cabildo, 1269,9 mm en Barrow y 1359,0 mm en Pieres (Tabla AT1 del Apéndice). Para el caso particular de la EEAI Barrow, el 2014, con 1269,9 milímetros, se constituye en el record de pluviometría anual desde 1924 a la fecha. Ocurrieron inundaciones en agosto y octubre en toda la región (Borda, 2014).

Si bien la campaña 2014 no se caracterizó por tener temperaturas extremas (días de mucho frío y/o calor) se puede observar que las temperaturas mínimas y máximas medias siempre estuvieron por encima del registro histórico (Larsen y Jensen 2015b; Borda, 2014). Esta situación, sumada a la alta humedad, provocó mayor incidencia de enfermedades (fundamentalmente royas) (Larsen y Jensen, 2015a).

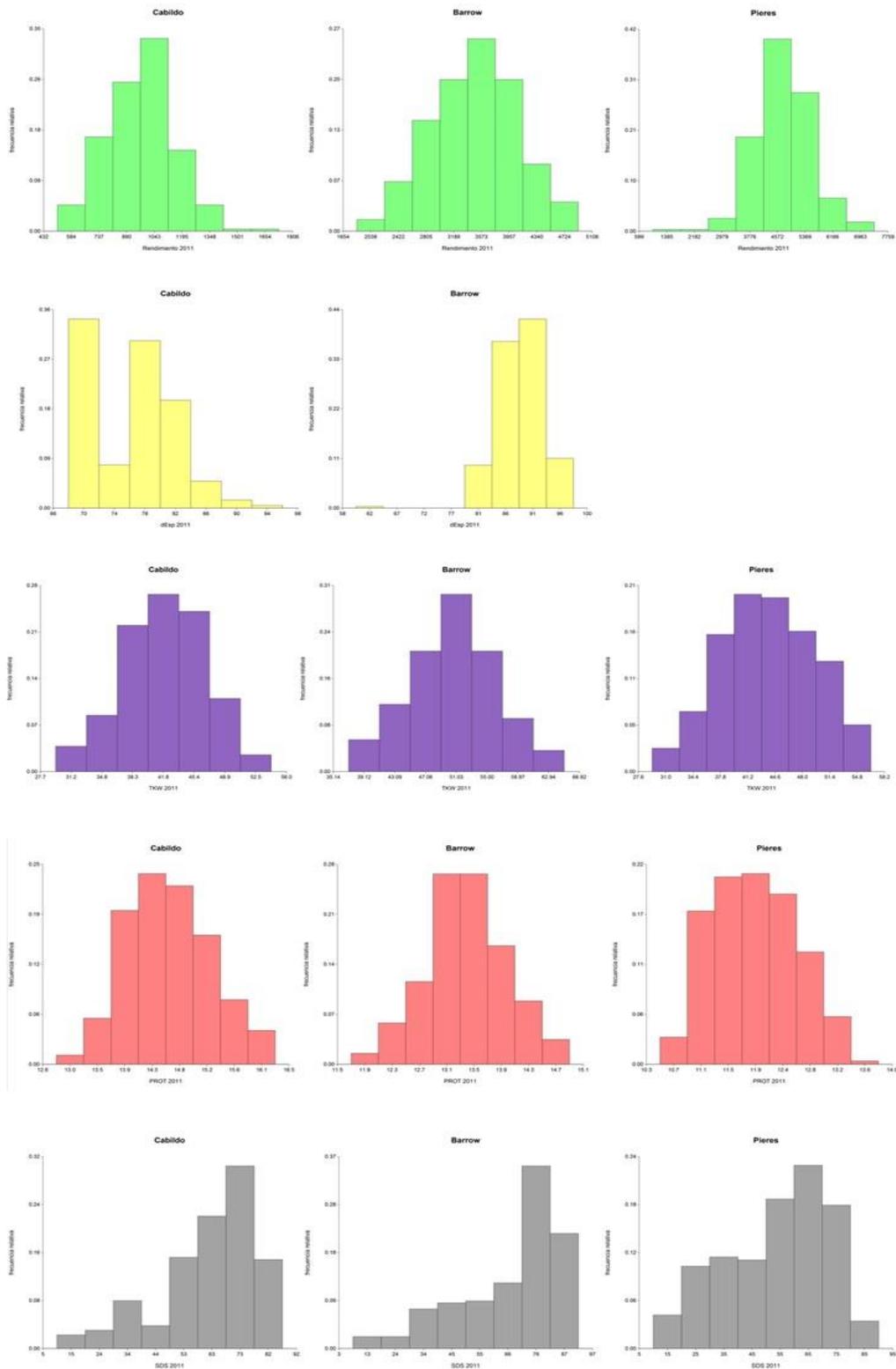
Las altas temperaturas durante el período de octubre a diciembre causaron un adelantamiento en el desarrollo en cultivos de cosecha fina (Borda, 2014). Esto quedó en evidencia al obtener pesos de mil granos promedio inferiores a lo normal para trigo candeal (32,1 a 36,2 g. en las tres localidades).

Los rendimientos y contenidos de proteína promedio fueron similares en las tres localidades: Cabildo: 3249 Kg ha<sup>-1</sup>, 13,0%; Barrow: 3545 Kg ha<sup>-1</sup>, 12,2%, Pieres: 3283 Kg ha<sup>-1</sup>, 12,4%. Esta situación atípica evidenció las similares condiciones meteorológicas entre los tres ambientes evaluados. De allí los buenos rendimientos en

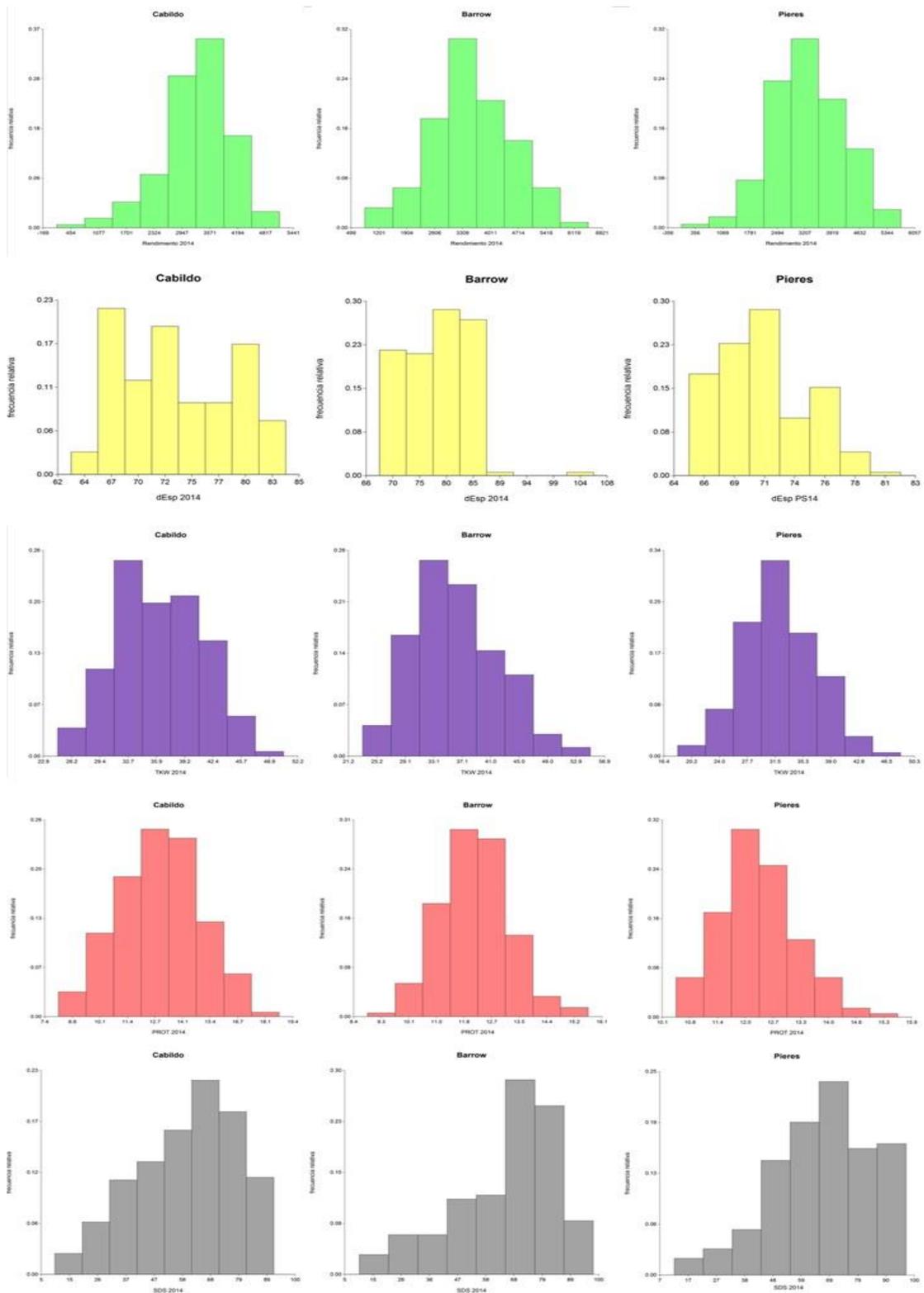
el SO bonaerense (Cabildo) (Tabla AT5 del Apéndice). En 2014 se observaron rangos más amplios entre los contenidos de proteína que en 2011 (9,9 a 16,5% en 2014 vs. 10,8 a 16,2% en 2011), posiblemente debido al mayor lavado de N en el perfil de suelo, lo que provocó mayor diferencia entre réplicas del mismo genotipo.

Nuevamente, los días a espigazón y la fuerza de gluten, tuvieron la menor influencia ambiental. Las mayores temperaturas provocaron un leve adelantamiento de la fecha de espigazón, al igual que en otros ensayos llevados a cabo durante 2014 (Larsen y Jensen, 2015b). Al igual que en 2011, los valores de SDS promedio rondaron los 59-66 mm. Dentro de cada sitio experimental, se evidenciaron amplios rangos de variabilidad en los valores obtenidos, abarcando prácticamente, toda la escala de medición del parámetro (10 a 96 mm).

La Figura 5 muestra la distribución de los datos fenotípicos para 2014. Nuevamente, el RTO, TKW y PROT se ajustan a una distribución aproximadamente normal según el test de Shapiro-Wilk. Los resultados del test SDS muestran una distribución continua, inclinada a la derecha, mientras que los días a espigazón reflejan el cierto sesgo en el carácter para algunas categorías.



**Figura 4.** Histogramas de los caracteres fenotípicos y frecuencias de los ensayos de 2011. Orden de izquierda a derecha: Cabildo-Barrow-Pieres. Rendimiento (verde), días a Espigazón (amarillo), Peso de mil granos (violeta), Contenido de proteína (rosa), Fuerza de gluten (gris).



**Figura 5.** Histogramas de los caracteres fenotípicos y frecuencias de los ensayos de 2014. Orden de izquierda a derecha: Cabildo-Barrow-Pieres. Rendimiento (verde), días a Espigazón (amarillo), Peso de mil granos (violeta), Contenido de proteína (rosa), Fuerza de gluten (gris).

## 3.2. Análisis estadístico de los datos fenotípicos

### 3.2.1. Modelo Lineal Mixto

Los modelos estadísticos mixtos permiten modelar la respuesta de un estudio experimental u observacional como función de factores o covariables cuyos efectos pueden considerarse tanto como constantes fijas o variables aleatorias. En general, un efecto es considerado como fijo si los niveles del factor asociado han sido arbitrariamente determinados por el investigador mientras que se trata como aleatorio si los niveles en el estudio pueden ser considerados como una muestra aleatoria de una población de niveles para el factor (Balzarini et al., 2013).

En esta tesis, los resultados de los ensayos a campo y determinaciones de calidad fueron utilizados para calcular los estimadores de las medias bajo un MLM (Tablas AT4 y AT5 del Apéndice). En las Tablas AT6 del Apéndice, se muestran los resultados de este análisis estadístico para cada uno de los caracteres fenotípicos evaluados en este trabajo. Es importante destacar que el factor Genotipo siempre fue altamente significativo en cada año y localidad ( $p < 0,0001$ ).

Fue posible agrupar a los ambientes teniendo en cuenta la homocedasticidad de varianzas (test de Levene) para PROT 2011, SDS 2011 y SDS 2014 (Tablas AT7, Apéndice). Para la campaña 2011, PROT y SDS tuvieron diferencias altamente significativas entre localidades, genotipos y su interacción ( $p < 0,01$ ); mientras que en 2014 el parámetro SDS evidenció diferencias altamente significativas ( $p < 0,01$ ) por Genotipo y la interacción Genotipo\*Localidad y significativas ( $p < 0,05$ ) por Localidad.

Por otra parte, fue de interés obtener una medida de la magnitud (y dirección) de la asociación o covariación de cada par de variables fenotípicas. El coeficiente de correlación de Pearson es una medida de la magnitud de la asociación lineal entre dos variables que no depende de las unidades de medida de las mismas. En la Tabla 3 se presentan los coeficientes de correlación de Pearson y su probabilidad de error asociada.

**Tabla 3.** Correlaciones entre rendimiento, días a espigazón (dEsp), peso de mil granos (TKW), proteína en grano (PROT) y fuerza de gluten (valor SDS) en los seis ambientes evaluados. (\*) asociación significativa, (\*\*) asociación altamente significativa.

		Rendimiento				dEsp			TKW		PROT
		dEsp	TKW	PROT	SDS	TKW	PROT	SDS	PROT	SDS	SDS
2011	<b>Cabildo</b>	0,40**	0,21*	ns	ns	ns	0,54**	ns	ns	ns	ns
	<b>Barrow</b>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,24*	0,21*	ns
	<b>Pierres</b>	s/d	ns	-0,33**	ns	sd	sd	sd	ns	ns	ns
2014	<b>Cabildo</b>	-0,62**	ns	-0,31**	ns	0,28**	0,57**	ns	-0,28**	ns	ns
	<b>Barrow</b>	0,31**	0,55**	-0,59**	ns	0,38**	-0,41**	ns	-0,33**	ns	ns
	<b>Pierres</b>	ns	0,39**	-0,42**	ns	ns	ns	ns	-0,21**	ns	ns

Resulta interesante observar que el mayor coeficiente de correlación en magnitud negativa se da entre el rendimiento y el contenido de proteína (Tabla 3). La actividad enzimática de aquellas enzimas involucradas en la fotosíntesis (principalmente Rubisco) y deposición de fotoasimilados es menor a medida que aumenta la temperatura, (Jenner et al. 1991; Pleijel et al., 1999; Fernandez-Figares et al. 2000), comportamiento que no afecta a la deposición proteica en grano en magnitudes tan altas. También, la correlación negativa puede darse a causa de diluciones en los compuestos nitrogenados al aumentar las deposiciones de carbohidratos (sobretudo en aquellos genotipos de alto rendimiento (Cox et al. 1986, Jenner et al. 1991).

La duración del ciclo emergencia-espigazón se asoció con el rendimiento de distintas maneras en Cabildo y Barrow. En Cabildo 2014, a mayor duración de ciclo vegetativo, menor rendimiento; posiblemente por las condiciones climáticas de 2014.

Los coeficientes de correlación restantes tuvieron valores absolutos bajos, aunque significativos, similar a lo encontrado por Maccaferri et al. (2010a).

La variable fuerza de gluten medida a través del test de SDS no se asoció a ninguno de los otros parámetros evaluados, coincidiendo con trabajos previos (Peña et al., 2000). Esto es interesante porque demuestra que la calidad de gluten no se asocia a la cantidad de proteína (y por ende a la cantidad de gluten), sino que son conceptos de calidad diferentes, complementarios e independientes. De acuerdo a lo expuesto por Peña et al. (2000) el test de sedimentación con SDS sería el mejor test a micro-escala para evaluar la fuerza de gluten y la aptitud fideera y panadera del trigo candeal.

La correlación negativa entre el rendimiento y el contenido de proteína ha demostrado ser un obstáculo clave en los programas de mejoramiento de trigo que deseen incrementar rendimientos y % de proteína (Bathia y Rabson, 1987; Kunert et al., 2007; Suprayogi et al., 2009). En consecuencia, deberían identificarse QTLs

implicados en el control de la calidad de grano y que sean independientes del rendimiento.

En este trabajo, se encontró que existe variación en los parámetros fenotípicos determinados debidas al genotipo en cada una de las localidades (Tabla AT6 del Apéndice).

### 3.2.2. Heredabilidad

Para desarrollar nuevos cultivares de trigo, es de fundamental importancia que los mejoradores conozcan la heredabilidad de los distintos caracteres para realizar mejoramiento de la manera más eficiente posible (Baker et al., 1971). Los caracteres de calidad y rendimiento están influenciados tanto por el genotipo como por el ambiente debido a la naturaleza poligénica de los mismos (Gaines et al., 1996; Novoselovic et al., 2004). Además, existen interacciones entre el genotipo y el ambiente que dificultan el progreso genético en los caracteres cuantitativos (Barnard et al., 2002). La heredabilidad en el sentido amplio se define como la razón entre la varianza genotípica y la varianza fenotípica, aceptando que los efectos genotípicos y ambientales conformarán el fenotipo. Por lo tanto, la heredabilidad es el resultado combinado de las condiciones de la población y ambientales. Por otro lado, es de gran importancia conocer las correlaciones entre los caracteres para tener éxito en la selección en los programas de mejora.

**Tabla 4.** Extracto de Tabla AT8 (Apéndice) con resultados de heredabilidad en sentido amplio ( $h^2$ ) de los caracteres rendimiento (RTO), días a espigazón (dEsp), peso de mil granos, (TKW) contenido de proteína (PROT) y fuerza de gluten (SDS) para las campañas 2011 y 2014 en 133 genotipos.

	2011 y 2014				
	RTO	dEsp	TKW	PROT	SDS
	Varianza				
Genotipo*Loc	0	0.831	3.274	0.12261	31.344
Genotipo*Año	0	1.5576	2.078	0.05949	40.72
Genotipo	9.06E+04	19.9716	12.554	0.14531	218.19
Loc	7.60E+05	20.9594	6.163	0.57097	11.12
Año	3.39E+04	27.5789	53.33	0.32054	1.899
Rep en Loc*Año	2.35E-01	0.7131	5.261	1.49833	188.909
Residual	1.09E+06	5.9594	13.525	1.13429	61.38
<b>Heredabilidad (<math>h^2</math>)</b>	<b>0.332</b>	<b>0.907</b>	<b>0.741</b>	<b>0.359</b>	<b>0.842</b>

En la Tabla 4 se muestran los resultados de heredabilidad para los caracteres fenotípicos evaluados en esta tesis para los dos años de ensayo. Fue posible observar que todos los caracteres estuvieron influenciados, en menor o mayor magnitud, por el genotipo y el ambiente. La duración del ciclo vegetativo (dEsp) mostró la mayor  $h^2=0,907$ ; seguido por la fuerza de gluten (valor SDS)  $h^2=0,842$ . El TKW tuvo una  $h^2$  de 0,741, mientras que el RTO y PROT presentaron las  $h^2$  más bajas (0,332 y 0,359 respectivamente). Es importante destacar que, si se toma a cada campaña por separado, los valores de  $h^2$  cambian, sobretodo para RTO ( $h^2$  2011= 0,024;  $h^2$  2014= 0,547), PROT ( $h^2$  2011= 0,756;  $h^2$  2014= 0,277) y TKW ( $h^2$  2011= 0,873;  $h^2$  2014= 0,685).

En el presente trabajo, la varianza en PROT debida al Genotipo representó un 3,77% de la varianza total para el caracter. Las mayores magnitudes en la varianza correspondieron a los factores Localidad, Año y Réplica dentro de la interacción Loc\*Año. Esto evidencia, de acuerdo a lo discutido previamente, que el contenido de proteína en grano en el sur bonaerense está altamente influenciado por el ambiente. El sitio geográfico, las condiciones climáticas particulares en cada sitio y año, el manejo del cultivo (elección del lote, condiciones de fertilidad de suelo, fecha de siembra, manejo de la fertilización, etc) son algunos de los posibles factores que provocarían la variabilidad observada en contenido de proteína para el cultivo en general y en estos ensayos en particular. El valor de  $h^2$  de proteína en grano encontrado en esta tesis fue inferior a otros trabajos: 0,51-0,70 (Suprayogi et al., 2009); 0,47-0,64 (Blanco et al., 2012); 0,43 (Battenfield et al., 2016).

Novaro et al. (1997) y Mariani et al. (1995) demostraron que el efecto del ambiente, comparado al genotípico, es preponderante para rendimiento y contenido de proteína en grano. En la mayoría de las investigaciones, el carácter rendimiento tiene  $h^2$  intermedias a bajas. Sin embargo, existe una amplia variabilidad en el valor de heredabilidad para RTO. Por ejemplo Maccaferri et al., 2008, estimaron un valor de  $h^2=0,67$ , trabajando con una población de RILs. Abinasa et al. (2011) y Argüello et al. (2016) obtuvieron valores de  $h^2$  similares al encontrado en este trabajo (0,45 y 0,27 en trigo candeal y trigo pan respectivamente). Lopes et al. (2014) (trigo pan) y Mengistu et al. (2016) (landraces tetraploides) hallaron valores superiores a los encontrados en esta tesis: 0,71-0,74 y 0,64, respectivamente. Al igual que el contenido de proteína, el rendimiento es un caracter fuertemente influenciado por el ambiente en la región candealera, posiblemente por los mismos factores ambientales.

En múltiples estudios para las características de calidad en trigo candeal se ha reportado que la  $h^2$  para TKW es intermedia a alta, indicando una preponderancia de los factores genéticos en la determinación del peso del grano. Ketata y Sellami (1984) concluyeron que el peso del grano de trigo era afectado por el ambiente en menor medida que otros caracteres. En esta tesis, la varianza debido al factor Año fue la de mayor magnitud en el TKW, en concordancia con lo expuesto anteriormente y observado en las Tablas AT4 y AT5 del Apéndice. De todas formas, se puede considerar que el valor de  $h^2$  obtenido para ambas campañas fue alto. Investigaciones orientadas al manejo de cultivo de trigo han reportado valores de  $h^2$  levemente inferiores para el TKW ( $h^2 \sim 0,60$  Argüello et al., 2016; Battenfield et al., 2016), mientras que trabajos recientes orientados al mejoramiento han estimado valores que comprenden al encontrado en la presente investigación ( $h^2=0,64$  en Hu et al., 2015;  $h^2=0,84$  en Mecha et al., 2016 y Mengistu et al., 2016).

Los días a espigazón mostraron una heredabilidad alta, en concordancia con lo encontrado por Maccaferri et al., 2008 ( $h^2=0,95$ ); Abinasa et al., 2011 ( $h^2=0,86$ ); Lopes et al., 2014 ( $h^2=0,85$ ); Mecha et al., 2016 ( $h^2=0,81$ ). El ambiente estaría modulando este carácter, pero la mayor responsabilidad por la variación en el mismo sería debida al genotipo.

Por último, la varianza debida al genotipo fue la más alta al evaluar la fuerza de gluten a través del volumen de sedimentación, la cual parece estar bajo control genético, como ha sido observado previamente (Matsuo et al., 1982; Autran et al., 1986; Michelena et al., 1995; Boggini et al., 1997; Novaro et al., 1997; Robert, 1997; Ames et al., 1999; Rharrabti et al., 2003). Se ha comprobado que el test de SDS muestra menor interacción que otro método para evaluar calidad de gluten (como el mixógrafo), lo que sugiere que el test de SDS es confiable para la evaluación de líneas en programas de mejoramiento (Dexter y Matsuo, 1980). De hecho, Rharrabti et al. (2003) aseguraron que el ambiente influencia a todos los parámetros de calidad, excepto al volumen de sedimentación.

## **Capítulo 2: Diversidad genética y estructura poblacional de la colección de germoplasma de trigo candeal.**

### **1. Introducción**

#### **1.1. El mejoramiento vegetal**

El mejoramiento vegetal o fitomejoramiento, en un sentido amplio, es el arte y la ciencia de alterar o modificar la herencia de las plantas para obtener cultivares (variedades o híbridos) mejorados genéticamente, adaptados a condiciones específicas, de mayores rendimientos económicos y de mejor calidad que las variedades nativas o criollas dentro de un contexto socialmente sustentable. En otras palabras, se buscan crear plantas cuyo patrimonio hereditario esté de acuerdo con las condiciones, necesidades y recursos de los productores agropecuarios, de la industria y de los consumidores, o sea de todos aquellos que producen, transforman y consumen productos vegetales (Allard y Montoya, 1980).

El mejoramiento vegetal es la evolución forzada por el hombre y en los ambientes modificados por el hombre. Es un proceso lento y continuo, y radica en seleccionar genotipos superiores a partir del reconocimiento de fenotipos superiores. El éxito del proceso depende del control genético de la característica (número de genes involucrados), relaciones interalélicas (dominancia o aditividad) y del grado de influencia ambiental (heredabilidad).

La unidad básica de la mejora es la variabilidad. Para desarrollar variedades que expresen caracteres deseables es necesario identificar los sistemas genéticos que los controlan. Para ello es necesario la evaluación y caracterización del germoplasma disponible (fenotipado y genotipado).

#### **1.2. El método tradicional de mejora**

Las nuevas variedades, en especies autógamas, se crean mediante introducciones, selecciones o hibridación. Las introducciones se producen cuando directamente se inscribe una variedad proveniente de otro país sin ningún tipo de cambios. Cuando la variabilidad existente no alcanza para lograr los resultados esperados, el mejorador recurre a la creación de variabilidad mediante el cruzamiento entre parentales seleccionados (hibridación). La selección consiste en elegir el mejor

genotipo entre los existentes (por ejemplo post-hibridación); este proceso si se realiza generación tras generación, va produciendo la modificación de las frecuencias alélicas, y la consecuente reducción de la variabilidad original.

Cuando las poblaciones de individuos son fenotípicamente muy parecidas, el mejorador se encuentra con problemas para desarrollar la selección. El rendimiento, un carácter complejo y de variación continua, ha avanzado lentamente en las últimas décadas. Se ha logrado su incremento mediante el refinamiento de los diseños experimentales a campo, el incremento del tamaño de las poblaciones utilizadas y la reducción del tiempo entre generaciones.

### 1.3. Herramientas moleculares aplicables al mejoramiento tradicional

El desarrollo de diferentes técnicas moleculares en los últimos 30 años ha permitido conocer la información genética que los organismos portan. Los marcadores moleculares permiten detectar variaciones (polimorfismos) en la secuencia de ADN entre dos o más individuos, modifiquen éstas o no su fenotipo. Se originan a partir de diferentes clases de mutaciones en el ADN, tales como sustituciones (puntos de mutación) rearreglos (inserciones y deleciones) o errores en la replicación de las repeticiones en secuencias en tándem de ADN.

Los marcadores moleculares pueden ser definidos en forma amplia como "perfiles de ADN que brindan información acerca del genotipo". En la actualidad es posible la automatización en el uso de los marcadores, éstos pueden ser utilizados como herramientas eficientes de selección por los mejoradores (selección asistida por marcadores moleculares, "SAM" o "MAS" (sigla en inglés). Los marcadores moleculares son ampliamente utilizados debido a su abundancia y no son afectados por el ambiente ni el estado de desarrollo de la planta.

Cuando un marcador polimórfico puede discriminar entre un genotipo homocigoto y uno heterocigoto es llamado marcador **codominante**, en cambio, se llama marcador **dominante** a aquel que es incapaz de diferenciar un genotipo heterocigoto. El polimorfismo en un marcador codominante es ocasionado por una diferencia en el tamaño de los fragmentos o bandas visualizadas en el gel, mientras que un marcador dominante sólo aparece como presencia o ausencia de banda. Las diferentes formas de un marcador, visualizadas como bandas en un gel son consideradas alelos de este marcador, por lo cual, mientras un marcador codominante

puede tener múltiples alelos, en uno dominante sólo existen dos formas alélicas posibles.

### **1.3.1. Clasificación de marcadores moleculares**

Los marcadores de ADN se clasifican según la metodología utilizada para identificarlos.

**1.3.1.1. Por hibridación:** se identifican hibridando segmentos de ADN en el genoma. Comprende marcadores del tipo de RFLP y VNTR.

**1.3.1.1.1. RFLPs:** el análisis de polimorfismos de la longitud de los fragmentos de restricción (RFLPs) fueron los primeros marcadores de ADN utilizado por biólogos moleculares-poblacionales (Parker et al., 1998). Este método expresa diferencias específicas del ADN reconocidas por enzimas de restricción particulares (endonucleasas). Cada una de las endonucleasas (de origen bacteriano), reconoce y corta solamente una secuencia específica de bases nitrogenadas en el ADN (4-8 pares de bases), siempre y cuando éstas no estén protegidas (metiladas). La técnica tiene varias etapas: extracción de ADN, digestión con enzimas de restricción, separación de los fragmentos por electroforesis en agarosa o acrilamida, transferencia del ADN a una membrana de nitrocelulosa, hibridación de la membrana con una sonda molecular radioactiva y exposición de la membrana a una película de rayos X. Es una técnica muy laboriosa, de alto costo, con un grado de polimorfismo intermedio a bajo, requiere la extracción de grandes cantidades de ADN de gran pureza, la disponibilidad de información y sondas específicas, utiliza radioactividad y demora mucho tiempo; la técnica tiene las ventajas de ser un marcador codominante, consistente, de alta repetibilidad y muy útil en la construcción de mapas comparativos.

**1.3.1.1.2. VNTRs:** llamados minisatélites, son variaciones en el número de repeticiones en tándem (Variable Number of Tandem Repeats). Estas secuencias repetitivas de ADN son adyacentes y se encuentran en número variable. Esta variación le permite tener alto grado de polimorfismo. La técnica es similar a la de RFLP pero varía el tipo de sonda utilizada.

**1.3.1.2. Por amplificación de ADN:** también llamados marcadores de PCR, ya que se basan en la reacción en cadena de la polimerasa o PCR (Polymerase Chain Reaction), permite amplificar pequeñas muestras de ADN. La técnica de PCR comprende una etapa de desnaturalización del ADN (92-95°C), seguida por otra de ligamiento de

oligonucleótidos iniciadores o “primers” (35-65°C), y luego una extensión de las cadenas amplificadas, en donde actúa la taq polimerasa (72°C). Los primers o cebadores son diferentes según el fragmento de ADN a amplificar. Es una metodología sencilla, de menor costo, menor consumo de tiempo y requiere pequeñas cantidades de ADN.

**1.3.1.2.1. RAPDs:** se basa en la amplificación al azar de polimorfismos de ADN (Random Amplified Polymorphic DNA). Esta técnica utiliza primers de secuencia arbitraria, (aproximadamente 10 pares de bases) para la amplificación de ADN. Es la técnica de menor costo, facilidad y rapidez para la obtención de resultados. Sin embargo, es un marcador dominante, con baja reproducibilidad entre laboratorios, no transferible entre cruzamientos y especies y con un grado de polimorfismo menor a los otros marcadores de PCR.

**1.3.1.2.2. AFLPs:** Los AFLPs (polimorfismos de longitud de los fragmentos amplificados) son marcadores que combinan la digestión de dos enzimas de restricción, generalmente Mse I que reconoce y corta 4 pares de bases y Eco RI que reconoce y corta 6 pares de bases dentro de una secuencia, la ligación de adaptadores específicos, dos amplificaciones selectivas de fragmentos con primers específicos que reconocen esos adaptadores y la separación de los fragmentos por electroforesis en acrilamida. Los polimorfismos se basan en la diferencia entre genotipos en la distribución de los sitios de restricción y en la amplificación diferencial de los fragmentos, por lo que tienen una alta capacidad para detectar variabilidad genética a nivel de ADN, resultando en un alto número de polimorfismo y elevado número de marcadores encontrados en un mismo gel. No se requiere ninguna información previa de la secuencia para su obtención y producen una gran cantidad de bandas polimórficas; la técnica es altamente reproducible y existen kits estandarizados. Sin embargo, requiere gran número de pasos para producir resultados. Las bandas observadas en los geles de AFLPs son clasificadas como presencia o ausencia de cada individuo y el análisis se desarrolla como un marcador dominante.

**1.3.1.2.3. SSRs (o microsatélites):** Son secuencias simples repetidas de ADN formadas de 1 a 4 pares de bases, por ejemplo, mononucleótidos (TT)<sub>n</sub>, dinucleótidos (AT)<sub>n</sub>, o tetranucleótidos (AAGG)<sub>n</sub>. Los polimorfismos entre individuos se basan en la diferente longitud de los fragmentos amplificados debido a la variación en el número de repeticiones. Es por esto que son marcadores codominantes. Los microsatélites han tomado ventaja sobre otros marcadores genéticos como los AFLPs, RAPDs,

RFLPs, debido a que: i) tienen el más alto grado de polimorfismo; ii) segregan de manera mendeliana y son codominantes; iii) la presencia de un solo locus genético por microsatélite hace que la lectura de las bandas sea clara y fácil de interpretar y iv) son selectivamente neutros. Para trabajar con SSR es necesario conocer la secuencia de la región a analizar y diseñar primers específicos que amplifiquen la región repetitiva (el microsatélite). Los SSR son frecuentemente ortólogos para diferentes especies e incluso géneros, lo que permite hacer estudios comparativos entre especies o géneros de un mismo grupo.

**1.3.1.2.4. STSs:** (Sequence-Tagged Site) son secuencias de ADN cortas (200-500 pares de bases) que tienen una ubicación determinada en el genoma y cuya secuencia es conocida. Se utilizan primers específicos. Es por esta razón que son útiles para construir mapas físicos y genéticos a partir de secuencias. Cuando los loci STS contienen polimorfismos génicos se transforman en marcadores muy valiosos, es decir, loci que sirven para seleccionar alelos de forma muy precisa. Se utilizan en la secuenciación (shotgun), especialmente para ayudar en el ensamblaje de secuencias.

**1.3.1.2.5. SNPs:** Estos son polimorfismos originados por variaciones de un solo nucleótido en la secuencia de ADN (Single Nucleotide Polymorphism). Los SNPs pueden agruparse según el tipo de sustitución del nucleótido como transiciones (C/T o G/A) o transversiones (C/G, A/T, C/A, o T/G). Como el nucleótido es la unidad más pequeña de la herencia, los SNPs serían forma más pequeña de marcador molecular. También representan el tipo más frecuente de polimorfismo, y el número potencial de estos marcadores es muy alto (Rafalski, 2002a, b). Los SNPs son estables durante la evolución y se originan a partir de mutaciones (Lopez et al., 2005). Su baja tasa de mutación los transforma en excelentes marcadores para el estudio de caracteres genéticos complejos y la comprensión de la evolución de los genomas (Syvanen, 2001).

Los SNPs, en la práctica son bialélicos. Esto, que en principio podría ser una desventaja comparado a otros marcadores (por ejemplo SSRs), se ve compensado por la abundancia de los SNPs en los diferentes genomas. En humanos, para que una variante sea considerada un SNP real, debe tener una ocurrencia en al menos el 1% de la población. Los SNPs pueden ser aplicados en la construcción de mapas genéticos de alta densidad y la asociación con desórdenes genéticos (humanos y animales). Son muy importantes para el mapeo genético de caracteres agronómicos (animales y cultivos), el clonado posicional basado en mapeo, la detección de

asociaciones marcador-caracter a través de mapeo por ligamiento y de desequilibrio de ligamiento (DL) y la evaluación de relaciones genéticas entre individuos.

El ADN se hereda en tramos largos o bloques que se separan sólo por eventos de recombinación durante la meiosis. A causa de esto, los grupos de SNPs que están ubicados en proximidad física sobre el mismo bloque tienden a heredarse conjuntamente como un único grupo. Un **haplotipo** puede definirse como una combinación de alelos en loci cercanos que tienden a heredarse juntos (Rafalski, 2002b) y se pueden considerar grupos de SNPs para definir un haplotipo, más aún cuando éstos están próximos físicamente.

La frecuencia de los SNPs varía dentro de cada genoma. Los SNPs pueden estar en regiones codificantes o no codificantes del genoma y en distintas frecuencias en diferentes regiones genómicas. Esta distribución diferencial se da debido a diferencias en la tasa de recombinación, densidad de genes, patrón de transmisión y presión de selección. Aquellas regiones genómicas con bajas tasas de recombinación poseen en general niveles de polimorfismos reducidos (Rafalski y Morgante, 2004). Las regiones sujetas a fuerte selección balanceada (es decir, es posible que más de dos alelos o haplotipos sean mantenidos), como aquellas que contienen genes de resistencia a enfermedades, muestran la mayor diversidad (Kuang et al., 2004).

La abundancia de SNPs varía en función de la tasa de mutación y en combinación con la selección positiva, negativa o neutral para regiones ligadas a esas mutaciones.

La selección, ya sea natural o por mejoramiento conduce a la remoción de secuencias deletéreas de una población y el aumento de secuencias beneficiosas. Una presión selectiva se dará en torno a la secuencia seleccionada (fenómeno llamado "hitch-hiking"), a menos que se dé la separación durante la recombinación en la meiosis. Por lo tanto, es probable que fuertes presiones de selección contribuyan a generar regiones genómicas con diversidad genética reducida y menor cantidad de SNPs.

Esta hipótesis se fundamenta bajo la observación de que, en la mayoría de los organismos estudiados a la fecha, los SNPs prevalecen en regiones no codificantes del genoma. Estas mutaciones teóricamente deberían afectar al fenotipo solamente si son causantes de un cambio en la regulación de la expresión génica, alterando el

patrón de expresión de las regiones transcritas cercanas. Aquellos SNPs asociados a genes funcionales son **Nucleótidos de Caracteres Cuantitativos o Cualitativos (QTNs)**, asociados con los efectos fenotípicos de distintos alelos. (Edwards et al., 2007).

### 1.3.1.2.5.1. Ventajas de los SNPs

A diferencia de los marcadores multialélicos, el análisis bialélico de los SNPs puede hacerse mediante la automatización. Varios miles de SNPs pueden analizarse simultáneamente a través de la utilización de microarrays de ADN. Por lo tanto, utilizando tecnologías modernas, la efectividad del análisis de SNPs puede ser varias veces superior a otros métodos.

Por ejemplo, en el genoma de trigo pan, la densidad de SNPs va desde 1 cada 370 pb (Prokunier et al., 2003) a 1 cada 540 pb (Somers et al., 2003). La elevada cantidad de loci con SNPs en el genoma proporciona la posibilidad de confeccionar mapas genéticos de alta densidad basados en estos marcadores.

La comparación de los SNPs vs. otros tipos de marcadores moleculares puede observarse en la Tabla 5.

**Tabla 5.** Comparación de diferentes metodologías de análisis de polimorfismos en el ADN en trigo (tomado de Khlestkina y Salina, 2006).

Marcadores	RFLP	SSR	SNP	RAPD	AFLP	ISSR
Possibilidad de etiquetar un locus	Si	Si	Si	Sólo luego de conversión	Sólo luego de conversión	Sólo luego de conversión
Tipo de herencia	Codominante	Codominante	Codominante	Dominante	Dominante	Dominante
Metodología principal	Hibridación	PCR	Más de 20 tipos	PCR	PCR	PCR
Índice de diversidad promedio (PIC)	0,30±0,26	0,63±0,15	0,27±0,23	-	-	-
Proporción de marcadores polimórficos respecto del total	Baja	Alta	Alta	Baja	Promedio	Relativamente alta
Frecuencia en el genoma de trigo	Alta	Relativamente alta (alrededor de 1 cada 10000 pb)	Muy alta (alrededor de 1 cada 500 pb)	Muy alta	Alta	Alta
Necesidad de desarrollo preliminar	Si	Si (costoso)	Si (costoso)	No	No	No
Intercambio entre laboratorios, bases de datos disponibles	Si	Si	Si	No	No	No
Possibilidad de automatización del proceso	No	Si	Si	No	No	No
Possibilidad de automatización de análisis de los datos	No	No	Si	No	No	No
Costo del análisis por muestra	Alto	Moderado	Variable	Bajo	Moderado	Bajo

La elevada frecuencia de SNPs en el genoma de trigo, el advenimiento de la secuenciación a gran escala y la posibilidad de automatización de procesos y análisis de los datos han hecho posible el descubrimiento (Winfield et al., 2012) y amplificación masiva de marcadores SNP (Rife et al., 2015), y el posterior desarrollo de tecnologías basadas en marcadores SNP. Estas abarcan desde evaluaciones individuales escalables (basadas en PCR) como KASP® (Allen et al., 2011; LGC, Herts, UK) y TaqMan® (Applied Biosystems™, Foster City, CA, USA) hasta arrays (“chips”) de contenido fijo de SNPs de alta densidad (ej. Illumina 90K iSelect array) (Wang et al., 2014; Illumina, San Diego, CA, USA).

En 2015 se creó un array de ultra-alta densidad perteneciente a la empresa Affymetrix, el array **Affymetrix Axiom**® de 820.000 SNPs (Winfield et al., 2015). A pesar de que este array representa un cambio en el genotipado de trigo, su formato no es totalmente apto debido a los costos del genotipado. Además, la mayoría de los marcadores presentes en el array fueron diseñados para diferenciar polimorfismos entre el trigo hexaploide y especies relacionadas silvestres. Por lo tanto, son poco útiles para los intereses de los mejoradores de trigo, enfocados en su mayoría en germoplasma cultivado. Para superar esos inconvenientes, la empresa utilizó los datos del array de 820K genotipando un rango diverso de germoplasma de trigos hexaploides, tetraploides y algunos ancestros, e identificaron un set informativo de 35143 SNPs útiles para los mejoradores. Para confirmarlo, la empresa diseñó y sintetizó un microplaca de 384 arrays, llamada “**Wheat Breeders Array**” para maximizar la escala del genotipado, desarrollando algoritmos y el software apropiados para permitir un rápido procesamiento y análisis reduciendo los tiempos computacionales.

Los 35143 marcadores se encuentran espaciados en los genomas de trigo A, B y D, de los cuales 35042 SNPs están mapeados física o genéticamente: genoma A: 10819 marcadores, genoma B: 12932 y genoma D: 11291 marcadores. Todos los marcadores seleccionados para la confección del Wheat Breeders Array son polimórficos. Se incluyeron SNPs codominantes, que permiten diferenciar entre homocigotas y heterocigotas. Los marcadores polimórficos del array pueden encontrarse en el sitio web: <http://www.cerealsdb.uk.net/> creado por el Grupo de Genómica Funcional de la Universidad de Bristol, Reino Unido.

Recientemente, Allen et al. (2016) utilizaron el Wheat Breeders Array para genotipar una amplia colección de germoplasma de trigos hexaploides (naturales y

sintéticos), tetraploides, landraces, cinco poblaciones de mapeo de distintos parentales y estrategias de cruzamiento y germoplasma sujeto a mutagénesis. Esta evaluación arrojó resultados positivos, lo que hace a este array una herramienta útil para investigación y mejoramiento, por ejemplo, en estudios genómicos de asociación amplios (GWAS) y selección genómica.

#### **1.4. Aplicaciones del Desequilibrio de Ligamiento (DL) y Mapeo por Asociación (MA) en cultivos**

Muchas veces los términos “**desequilibrio de ligamiento**” (DL) y “**mapeo por asociación**” (MA) se han utilizado como sinónimos en la literatura. Según Gupta et al. (2005), el MA se refiere a la **asociación entre un marcador en un locus con un carácter fenotípico**, mientras que el término DL hace referencia a la **asociación no al azar entre dos marcadores, o dos genes/QTLs**. Por lo tanto, **el MA es en realidad la aplicación del DL**. En otras palabras, dos marcadores en DL representan la asociación no al azar entre alelos, pero no necesariamente están correlacionados o asociados con un fenotipo en particular; mientras que el MA implica una inferencia estadística y hace referencia a la covarianza entre un marcador (o haplotipo) y un fenotipo de interés.

También existen diferencias entre los términos “**ligamiento**” y “**desequilibrio de ligamiento**”, a menudo confundidos. **Ligamiento** se refiere a la **herencia correlacionada de loci a partir de la conexión física en un cromosoma**, mientras que el DL se refiere a la **correlación entre alelos en una población** (Flint-García et al., 2003). A pesar de que un ligamiento estrecho entre alelos presentes en un cromosoma generalmente se traduce en un alto DL, puede existir un DL significativo entre loci distanciados, aún ubicados en distintos cromosomas. **La existencia de un elevado DL es el resultado de fuerzas que afectan a las poblaciones, como selección, mutación, forma de apareamiento, estructura poblacional, etc.**

Tanto el **mapeo de QTL** (llamado también “**mapeo tradicional**”, “**de pedigree**”, “**de familia**”) y el MA se basan en el DL. En el primero, el DL se genera a partir del diseño del cruzamiento, mientras que en el MA el DL es el reflejo de la colección de germoplasma en estudio (Stich y Melchinger, 2010), y no implica cruzamientos. En una población de mapeo de QTL, el DL sólo se ve influenciado por la recombinación, mientras que en el MA el DL se ve influenciado por otras fuerzas que afectan a la genética de poblaciones (mencionadas previamente), así como por la recombinación.

El concepto de DL fue descrito por primera vez por Jennings en 1917, y su cuantificación ( $D$ ) fue desarrollada por Lewontin en 1964 (Abdurakhmonov y Abdukarimov, 2008).  $D$  o  $D'$  (versión estandarizada de  $D$ ) es la diferencia entre las frecuencias gaméticas o haplotipos observados y las frecuencias gaméticas o haplotipos esperados bajo equilibrio de ligamiento.

$$D = P_{AB} - P_A P_B \quad (1)$$

En donde  $P_{AB}$  es la frecuencia de los gametos que llevan el alelo A y B en dos loci;  $P_A$  y  $P_B$  son el producto de frecuencias de los alelos A y B, respectivamente.

Se han propuesto varios estadísticos para medir el DL. Los más utilizados,  $D'$  (Lewontin, 1964) y  $r^2$ , el cuadrado de la correlación entre dos loci (Hill y Robertson, 1968), evidencian distintos aspectos del DL y se comportan distinto en condiciones diferentes.  $D'$  sólo considera la historia recombinacional, mientras que  $r^2$  indica tanto las historias recombinacional y mutacional (Flint-Garcia et al., 2003):

$$D' = |D| / D_{\max} \quad (2)$$

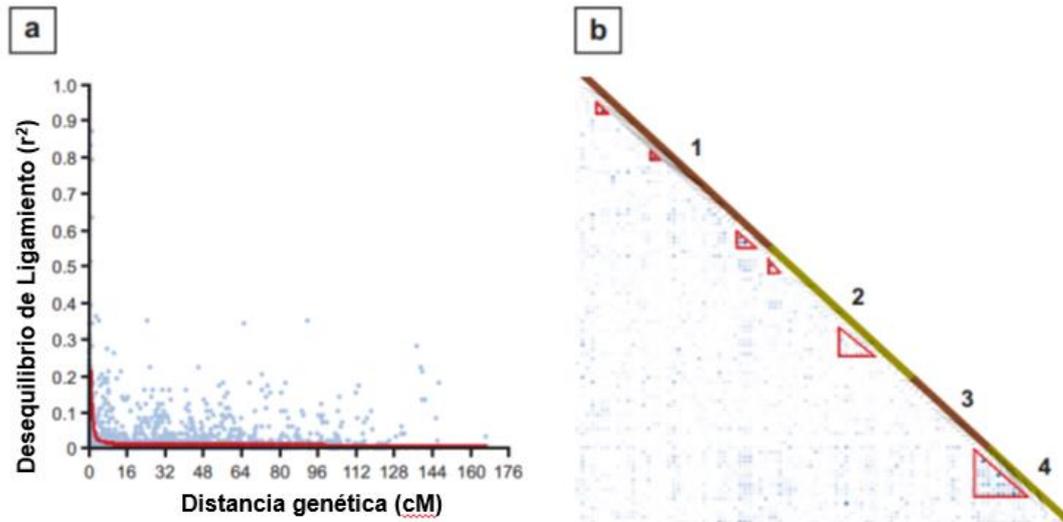
$$D_{\max} = \min (P_A P_b, P_a P_B) \text{ si } D > 0;$$

$$D_{\max} = \min (P_A P_B, P_a P_b) \text{ si } D < 0$$

$$r^2 = D^2 / P_A P_a P_B P_b \quad (3)$$

$D$  es un valor limitado porque su rango está determinado por las frecuencias alélicas.  $D'$  fue desarrollado para normalizar  $D$  con respecto al máximo valor posible de las frecuencias alélicas y darle un rango entre 0 y 1 (Zhu et al., 2008). El estadístico  $r^2$  tiene una esperanza de  $1/(1+4Nc)$ , en donde  $N$  es el tamaño efectivo de la población y  $c$  es la tasa de recombinación, y también varía entre 0 y 1 (Hill y Robertson, 1968). En la actualidad la mayoría de los estudios de mapeo por DL en plantas eligen utilizar el valor  $r^2$ , ya que proporciona información acerca de la correlación entre marcadores y el QTL de interés (Flint-Garcia et al., 2003; Gupta et al., 2005). Típicamente se consideran valores de  $r^2$  de 0,1 o 0,2 como umbrales mínimos para la asociación significativa entre pares de loci y para describir la distancia genética o física máxima en la cual el DL es significativo (Zhu et al., 2008).

$D'$  y  $r^2$  son valores que se miden de a pares entre loci polimórficos, y se dificulta obtener estadísticas resumen del DL a lo largo de una región (Gupta et al., 2005). Existen dos maneras de visualizar la extensión del DL y las regiones genómicas o haplotipos significativamente en DL. Los gráficos de dispersión del DL se utilizan para estimar la tasa a la cual el DL disminuye a través de la distancia genética o física (Figura 6 a). La caída promedio en el DL del genoma completo puede estimarse graficando los valores de DL, a partir de un set de datos de cobertura del genoma completo versus la distancia. Como alternativa, se puede estimar la extensión del DL para una región en particular que posee un gen/QTL de interés previamente identificado a través del mapeo de QTL. Estos gráficos de puntos son útiles para determinar el umbral promedio de distancia efectiva por encima del cual se espera que exista DL significativo (normalmente 0,5 para  $D'$  y 0,1-0,2 para  $r^2$ ), basado en una curva no lineal logarítmica trazada a través de los puntos (datos) del gráfico (Bressegello y Sorrells, 2006). Las matrices de desequilibrio o "Heatmaps" de DL son muy útiles para visualizar el arreglo lineal del DL entre sitios polimórficos dentro de una distancia física corta como un gen, en un cromosoma o en un genoma entero (Figura 6 b) (Flint-Garcia et al., 2003). Estos heatmaps están formados por bloques triangulares codificados vía colores, en donde la diagonal representa a los loci ordenados y los pixeles son coloreados con distintas intensidades, mostrando pares de marcadores con DL significativo tomando como valores al  $D'$  o  $r^2$ . Por ejemplo, en la Figura 6 b, mayor tamaño de bloque triangular y mayor intensidad de color azul, mayor nivel y extensión de DL en loci adyacentes. Ello significa que no ha habido recombinación desde que se formó el bloque de DL (Abdurakhmonov y Abdugarimov, 2008). Estas representaciones gráficas sirven para poder determinar el número óptimo de marcadores para detectar asociaciones significativas entre marcador-carácter y la resolución a la cual es posible mapear un QTL.



**Figura 6.** Ejemplo de visualización del DL. Lino (*Linum usitatissimum* L). **a.** Gráfico de puntos mostrando la caída del DL ( $r^2$ ) versus la distancia genética (cM). Representa una medida promedio del DL en el genoma. **b.** “Heatmap” de la variación del DL entre pares de loci polimórficos de cuatro grupos de ligamiento. Aquellos bloques en DL significativo están en resaltados en rojo. La distribución del DL es heterogénea entre grupos de ligamiento. (Tomado de Soto-Cerda y Cloutier, 2012).

## 1.5. La variación en el DL como efecto de factores biológicos

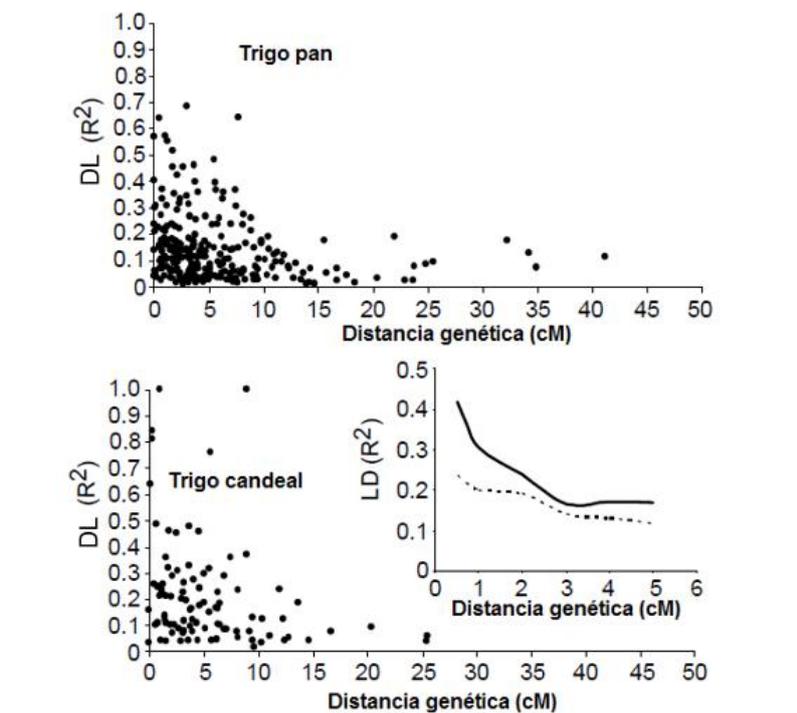
### 1.5.1. Recombinación

Varios factores biológicos tienen influencia sobre la fuerza del DL y su distribución a lo largo del genoma. Muchas de las regiones genómicas evidencian tasas de recombinación que difieren significativamente de la tasa promedio de recombinación. A estas regiones se las ha llamado “puntos calientes” (“hotspots”) y “puntos fríos” (“coldspots”) para regiones de alta y baja recombinación, respectivamente. El DL está fuertemente influenciado por estas diferentes tasas de recombinación en el genoma; es por ello que se generan los bloques de DL. Se han reportado diferencias en la tasa de recombinación entre cromosomas pequeños y grandes (Stapley et al., 2010), así como entre las distintas partes de un mismo cromosoma; en donde las regiones centroméricas muestran mayores niveles de DL. Los genomas de especies vegetales han mostrado variación en el DL entre cromosomas, para cultivos como cebada (*H. vulgare*), maíz (*Z. mays*), tomate (*S. lycopersicum*), trigo pan (*T. aestivum*) y trigo candeal (*T. turgidum* ssp. *durum*) (Malysheva-Otto et al., 2006; Robbins et al., 2011; Yan et al., 2009; Zhang et al. 2010;

Sommers et al., 2007) en donde el DL osciló desde menos de 1 cM a más de 30 cM ( $r^2 > 0,1$ ). La investigación para la determinación de la variación del DL en un genoma en particular debería ser estimada a través de una escala adecuada de marcadores para cada cromosoma. En la Figura 7 se observa el DL para las especies de trigo pan y candeal.

### 1.5.2. Modo de reproducción

La forma de reproducción provoca profundos efectos en el DL (Myles et. al, 2009). La autofecundación (plantas autógamas) reduce las oportunidades de recombinaciones efectivas, ya que los individuos tienden a tener mayor proporción de loci homocigotas que en las especies de fecundación cruzada (plantas alógamas) (Flint-Garcia et al., 2003). En especies autógamas, como arroz (*O. sativa*), arábida (*A. thaliana*) y trigo pan (*T. aestivum*) (Garris et al., 2005; Nordborg, 2000; Zhang et al. 2010), el DL tiene mayor extensión en comparación con las alógamas, como maíz (*Z. mays*), vid (*V. vinifera*) y centeno (*S. cereale*) (Li et al., 2011; Myles et al., 2009; Tenailon et al., 2001). Como resultado, los polimorfismos genéticos tienden a correlacionarse, y se espera que el DL se mantenga sobre largas distancias genéticas o físicas (Gaut y Long, 2003). Debido a que el DL cae más rápidamente en especies de fecundación cruzada, se espera que en las mismas se puedan realizar mapeos más finos y sea más fácil el clonado posicional de genes candidatos.



**Figura 7:** Extensión del DL en trigo candeal y pan. La caída del DL se visualiza a través del gráfico del DL ( $r^2$ ) en función de la distancia genética (cM). El gráfico más pequeño indica el DL promedio para trigo candeal (línea llena) y trigo pan (línea punteada). Tomado de Somers et al., 2007.

### 1.5.3. Germoplasma

El germoplasma juega un rol clave en la variación del DL, ya que su extensión está influenciada por el nivel de diversidad genética capturada bajo la población de estudio. En general, a mayor diversidad genética el DL cae más rápido, como consecuencia de una recombinación histórica más amplia.

Las poblaciones con una caída rápida o lenta en el DL pueden ser útiles para el MA, dependiendo de los objetivos del estudio. En consecuencia, las poblaciones con diversidad genética estrecha y alto DL pueden ser utilizadas para un mapeo preliminar, con poca cantidad de marcadores. El mapeo fino requiere poblaciones de estudio con mayor diversidad genética, asumiendo que los factores genéticos causales son lo suficientemente similares a lo largo de los diferentes grupos de germoplasma.

## 1.6. La variación en el DL como efecto de factores evolutivos

### 1.6.1. Selección

El interés inicial en el DL surgió a partir de preguntas que se formularon acerca de cómo actúa la selección natural. Si los alelos en dos loci están en desequilibrio de ligamiento y ambos afectan positivamente a la aptitud reproductiva (“fitness”), la respuesta a la selección en uno de estos locus sería acelerada, afectando al otro. Por lo tanto, la selección positiva incrementará el DL entre y en las proximidades de los loci seleccionados, fenómeno conocido como “hitch-hiking” (Slatkin, 2008). Aún si el segundo locus es selectivamente neutral, la selección aplicada al primero incrementará el DL entre ellos. El nivel de DL entre los loci permanecerá constante en el tiempo, dependiendo de la distancia genética la tasa de recombinación y el tamaño efectivo de población ( $N$ ).

La selección artificial tiene gran impacto sobre el DL. En los cultivos, se observan grandes bloques con alto DL, en especial en aquellas regiones que portan genes de interés agronómico. Los cuellos de botella (“bottlenecks”) a causa de la domesticación, seguidos por altas presiones de selección para ambientes específicos

y caracteres agronómicos o de calidad han modificado la arquitectura del genoma en muchos cultivos, reduciendo la **diversidad genética** y creando **estructuras de población**, las cuales serían los principales factores afectando el poder del MA.

### **1.6.2. Estructura de población**

La selección afecta al genoma y al DL en loci específicos. La estructura de población afecta al DL a lo largo del genoma. El poder del MA puede reducirse significativamente como consecuencia de la estructura de población (Balding, 2006). La **estructura de población ocurre cuando existe una distribución desigual de alelos entre subpoblaciones de diferentes ancestros**. Cuando estos subgrupos son muestreados para construir un panel de líneas para MA, la mezcla intencional o no intencional de individuos con diferentes frecuencias alélicas crea el DL. Ello genera casos de asociaciones consideradas como falsos positivos. La ocurrencia de estas asociaciones espurias es marcadamente elevada en aquellos genes relacionados a la adaptación, porque muestran relaciones positivas con las variables ambientales bajo las cuales evolucionaron, y como resultado, las regiones genómicas que llevan estos genes podrían presentar una diferenciación poblacional más marcada. Muchos modelos estadísticos tienen en cuenta el efecto potencial de la estructura de la población. Se utilizan algoritmos como los desarrollados por Pritchard y Rosenberg (1999), implementados en el software STRUCTURE (Hubisz et al., 2009; Pritchard et al., 2000). Otros métodos se basan en Análisis de Componentes Principales (PCA o ACP) (Price et. al, 2006) y Análisis de Coordenadas Principales y Clustering Modal (PCoA-MC) (Reeves & Richards, 2009).

### **1.6.3. Deriva génica, cuello de botella poblacional y flujo génico**

El efecto de la deriva génica en poblaciones pequeñas resulta en la pérdida consistente de combinaciones alélicas raras que aumentan el DL (Flint-Garcia et al., 2003). La deriva génica puede crear DL entre loci cercanos. El efecto es similar a tomar una muestra pequeña de una población grande. El muestreo de pocos individuos puede crear DL aún si dos loci están en equilibrio de ligamiento. (Slatkin, 2008).

El DL puede generarse si la población ha experimentado una reducción en su tamaño, llamado cuello de botella ("bottleneck"), acompañado de deriva génica (Flint-Garcia et al., 2003). Luego de un cuello de botella, algunos haplotipos se perderán, y

en general el DL aumenta. Las especies que por primera vez colonizan ambientes foráneos normalmente atraviesan cuellos de botella poblacionales, y varios estudios en humanos sostienen que la gran extensión en el DL es el resultado de un cuello de botella en la historia de nuestra especie (Schmegner et al., 2005).

Al comparar a las especies antecesoras silvestres con los cultivos actuales se evidencia que, aproximadamente un 80% de la riqueza alélica se ha perdido como consecuencia de los cuellos de botella debidos a la domesticación en maíz (Wright & Gaut, 2005), 66% en trigo (Haudry et al., 2007), 40-50% en girasol (Liu y Burke, 2006), 10-20% en arroz (Zhu et al., 2007). El mejoramiento vegetal no siempre está dirigido a una pérdida en la variabilidad, ya que la reducción en la diversidad causada por la selección intensa puede ser balanceada con la introgresión de germoplasma nuevo (Reif et al., 2005). El flujo génico introduce nuevos individuos o gametos con distintos ancestros y frecuencias alélicas entre poblaciones. Si el apareamiento al azar tiene lugar, el DL causado por el flujo génico se rompe.

## **2. Materiales y Métodos**

### **2.1. Extracción de ADN**

Como se mencionara previamente, durante varios años se llevaron a cabo multiplicaciones a campo de la colección del CERZOS para asegurar la pureza de los materiales. Se fueron seleccionando plantas representativas de cada genotipo para su cosecha individual y siembra para la extracción de ADN.

La siembra de las semillas seleccionadas (10-15 semillas) fue realizada en vasos de plástico, dentro del invernadero del CERZOS-CCT-CONICET Bahía Blanca (Figura 8 a). A los 15-20 días se cortaron las hojas de las plántulas, se las rotuló debidamente, se introdujeron en termo con nitrógeno líquido para luego ser liofilizadas inmediatamente o conservadas en freezer a -80°C hasta su liofilización.

Las hojas fueron liofilizadas durante 72 hs en un liofilizador marca Rificor, modelo L-T4-A-B3® (Rificor, Buenos Aires, Argentina), teniendo como precaución que la temperatura de la cámara fuese <-50°C y que se produjera un vacío adecuado antes de cargar las muestras (< 10 micrones Hg). Las hojas liofilizadas se molieron en un lisador de tejidos TissueLyser II® (Qiagen, Duesseldorf, Alemania).

Para la extracción de ADN se siguió el protocolo del método del bromuro de cetilmetilamonio (CTAB) (Saghai-Marroof et al., 1984). Para ello, 100-140 mg de tejido molido fueron colocados en tubos Eppendorf de 15 ml (previamente autoclavados) y se les agregó 3,5 ml de buffer de extracción CTAB (Tris-HCl 100 mM, pH = 8,0; bromuro de cetilmetilamonio 1%, NaCl 700 mM, 2-mercaptoetanol 140 mM, EDTA 50 mM) y se incubaron a 65°C durante 90 minutos (Figura 8 b). Transcurrido ese tiempo, se los extrajo de la estufa de incubación y se los dejó enfriar por 5-10 minutos. A cada tubo se le agregaron 2 ml de solución cloroformo/octanol (24:1) y se agitó suavemente por 5 minutos. Luego, se centrifugó a los tubos a 2000 rpm durante 10 minutos. Se transfirió la fase acuosa del sistema bifásico formado a un nuevo tubo Eppendorf de 15 ml, se adicionaron 1,5 ml de cloroformo/octanol (24:1) y nuevamente se agitó suavemente a los tubos durante 5 minutos. Nuevamente se centrifugaron los tubos a 2000 rpm durante 10 minutos.

Seguidamente, se trasladó la fase acuosa del sistema bifásico formado a un nuevo tubo Eppendorf de 15 ml y se agregaron 2 ml de isopropanol y se lo mezcló con suavidad. Los tubos se volvieron a centrifugar durante 5 minutos a 2000 rpm. Como resultado, se formó una fase sólida blanda. Se quitó el sobrenadante y se agregaron 300 ul de TE (tris-EDTA) y se deja a los tubos en agitación suave durante toda la noche.

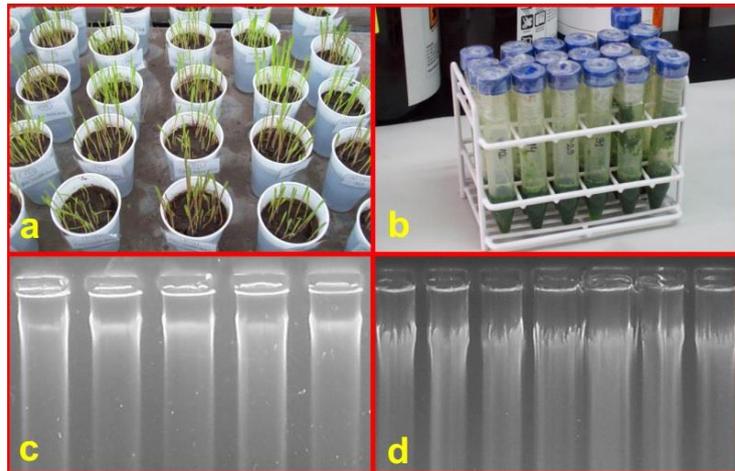
Al día siguiente se transfirió el contenido de cada tubo a un tubo Eppendorf de 1,5 ml (previamente autoclavado) y se les agregaron 17 ul de NaCl 5M y 830 ul de EtOH absoluto. Se mezcló suavemente y el ADN se comenzó a re-precipitar. Se retiró el ADN precipitado con un gancho de vidrio (esterilizado con alcohol y llama entre muestras) y se lo colocó en otro tubo Eppendorf de 1,5 ml conteniendo 1 ml de la solución "Lavado 1" (76% de EtOH, 0,2 M NaOAc), se dejó reposar por 30 minutos. Luego, con el mismo gancho de vidrio, se volvió a pasar al ADN a otro tubo Eppendorf de 1,5 ml conteniendo el 1 ml de la solución "Lavado 2" (76% EtOH, 10 mM NH<sub>4</sub>OAc) durante 10 minutos; el "Lavado 2" se eliminó y se dejó secar al pellet de ADN en flujo laminar para eliminar cualquier resto de alcohol.

Posteriormente, se agregaron 300 ul de TE a cada tubo y se adicionaron 10 ul de ARNasa (preparada previamente a la extracción) y se incubó a 37°C (baño térmico). Para la eliminación de proteínas, se agregaron 2,5 ul de proteinasa K (50 ug ml<sup>-1</sup>).

Para la cuantificación del ADN se utilizaron tubos Eppendorf autoclavados de 1,5 ml, colocando 7  $\mu$ l de ADN genómico y 693  $\mu$ l de agua destilada. La cuantificación de ADN se realizó espectrofotométricamente mediante medidas de absorbancia  $\lambda = 260$  nm (DO260) y  $\lambda = 280$  nm. Se consideró que la unidad de absorbancia  $\lambda = 260$  nm corresponde a 50  $\mu$ g/ $\mu$ l de ADN doble hebra. Por otro lado, se analizó la pureza del ADN calculando la relación Abs(260)/ Abs(280). Si esta relación toma valores comprendidos entre 1,8 y 2,0 es probable que la absorción sea causada por los ácidos nucleicos (CIMMYT, 2006). La concentración de ADN ( $\mu$ g  $\mu$ l<sup>-1</sup>) se determinó mediante la fórmula: Concentración de ADN ( $\mu$ g  $\mu$ l<sup>-1</sup>) = (DO260 x 50 (factor de dilución) x 50  $\mu$ g ml<sup>-1</sup>) /1000 (CIMMYT, 2006).

La integridad del ADN extraído se analizó mediante electroforesis en geles de agarosa (1 % P/V) en buffer TAE 1X (Tris-Acetato 40 mM, pH = 8,0 EDTA 1 mM) a una intensidad eléctrica constante de 70-80 mA. Se tomaron 5  $\mu$ l de ADN genómico y se lo mezcló con 2  $\mu$ l de buffer de siembra 6X (xilencianol 0.25 % P/V, azul de bromofenol 0,25% P/V, glicerol 30% V/V) en un volumen final de 10  $\mu$ l. Los geles se visualizaron utilizando una solución de bromuro de etidio (0,5  $\mu$ g ml<sup>-1</sup>) en un transiluminador de luz UV (BioChemiSystem, UVP Bioimaging Systems) y fotografiaron utilizando una cámara Kodak EasyShare Z7590 (Figura 8 **c** y **d**). Se realizó la re-extracción de ADN de aquellos genotipos que evidenciaron problemas de degradación, o en donde la acción de las enzimas ARNasa o proteinasa K no hubiesen sido lo suficientemente exitosas.

Una vez finalizado los procedimientos de extracción, cuantificación y análisis de la calidad de los ADNs genómicos, se armaron soluciones stock y de trabajo a diferentes concentraciones de ADN (400 ng  $\mu$ l<sup>-1</sup>, 300 ng  $\mu$ l<sup>-1</sup>, 200 ng  $\mu$ l<sup>-1</sup>, 150 ng  $\mu$ l<sup>-1</sup> y 50 ng  $\mu$ l<sup>-1</sup>).



**Figura 8:** a) Genotipos de trigo candeal en vasos de plástico en el invernadero del CERZOS 6-7 días después de la siembra. b) Tubos Eppendorf de 15 ml con tejido molido y buffer de extracción previo a la incubación. c-d: Fotografías parciales de corridas de ADN genómico en gel de agarosa con contenidos de ADN satisfactorios (c) y en exceso (d).

## 2.2. Genotipado a gran escala

### 2.2.1. Axiom® Wheat Breeder's Genotyping Array 35K

Para el genotipado a gran escala se utilizó el Axiom® Wheat Breeder's Genotyping Array de 35143 SNPs (35K) de la empresa Affymetrix (a partir de 2017 forma parte del grupo Thermo Fisher Scientific). Diluciones de ADN ( $300 \text{ ng } \mu\text{l}^{-1}$ ) de los 170 genotipos de trigo candeal fueron enviados para la hibridación con el array al Laboratorio TraitGenetics GmbH en Gatersleben, Alemania. La posibilidad de realizar este genotipado a gran escala estuvo dado por la colaboración entre la Dra. Susanne Dreisigacker, mejoradora molecular de trigo del CIMMYT, y el Dr. Pablo Roncallo, co-director de esta tesis.

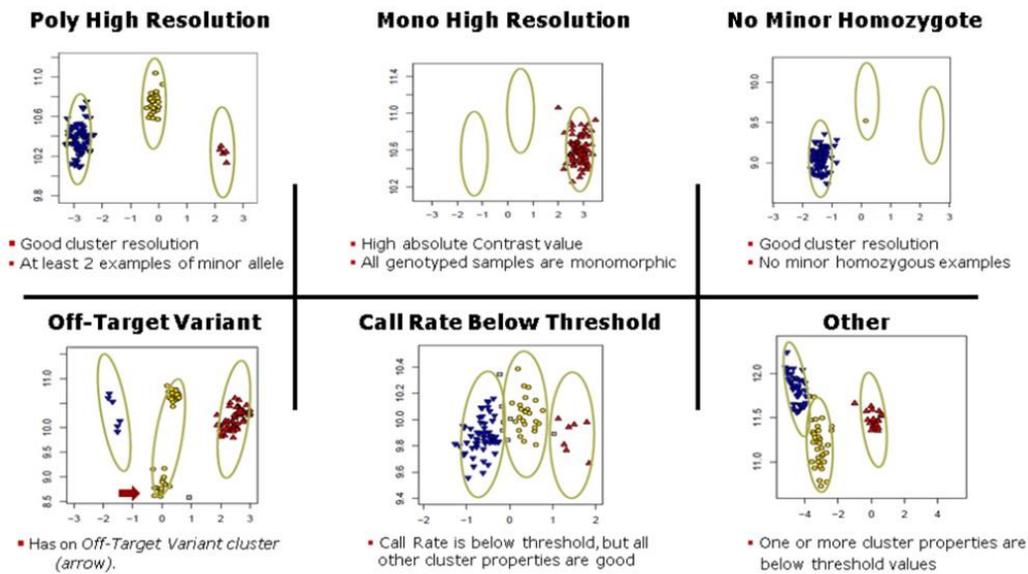
Este array fue diseñado por un grupo de expertos de la empresa Affymetrix en colaboración con el grupo liderado por el Dr. Keith Edwards, profesor de Genómica Funcional de Cereales de la Escuela de Ciencias Biológicas y miembro del Instituto Cabot de la Universidad de Bristol. Fue diseñado por un programa público de mejoramiento seleccionando 35143 SNPs del array de 820K, en un formato de placa con capacidad para 384 genotipos. Se puede consultar información sobre los marcadores involucrados en el sitio web <http://www.cerealsdb.uk.net/>.

Para explicar sintéticamente la química del sistema Axiom®, la preparación del ADN (amplificación y fragmentación enzimática post-amplificación) se realizó en el sistema automatizado Beckman Coulter Biomek FX®.

Luego, se produjo la hibridación del ADN en placas del array para 384 genotipos, con la subsecuente ligación de los nucleótidos polimórficos a las sondas marcadas con distintos fluoróforos. Después de un lavado riguroso, se amplificó la señal del colorante, mediante un esquema basado en una cámara CCD multi-color. Este proceso (hibridación-imágenes) se realizó en el instrumento GeneTitan® Multicanal. Los resultados fueron analizados y presentados a través de un algoritmo automático de agrupamiento, especialmente diseñado para alopoliploides (AxiomGT1) utilizado por el Software de la Consola de Genotipado de Axiom®. Para cada SNP presentado en un gráfico de puntos, cada genotipo fue identificado (“llamado”=“call”) con un color diferente según su condición alélica: alelo “A”: azul (homocigota), alelo “B”: rojo (homocigota) y con color amarillo al heterocigota (alelos “AB”). Los alelos de un alopoliploide como el trigo generalmente segregan solo en un sub-genoma, mientras que permanecen fijos en los sitios homeólogos de los sub-genomas restantes. El software AxiomGT1 es capaz de identificar, por lo tanto, a aquellos individuos en condición de heterocigota para un determinado SNP.

Por lo tanto, al utilizar esta plataforma de genotipado, en trigo (alopoliploide), al momento de la lectura de cada uno de los SNP, se generan seis categorías de agrupamiento (Figura 9). Para el análisis del array se utilizaron aquellos SNPs que fueron ubicados por el software en las categorías “**Poly High Resolution**” y “**No Minor Homozygote**”, como se recomienda para organismos poliploides en la Axiom® Genotyping Solution Data Analysis Guide (2011-2014).

Para la ubicación de los SNPs en un mapa genético consenso de trigo, se utilizó la información del trabajo de Allen et al. 2016 (Tabla Suplementaria N°3 en dicha publicación), quienes ubicaron 21709 marcadores en un mapa consenso sobre 21 cromosomas de trigo (genomas A, B y D).



**Figura 9.** Ejemplos de agrupamientos y descripción de las seis categorías de clasificación posibles para un poliploide como trigo. Tomado de la Axiom® Genotyping Solution Data Analysis Guide (2011-2014).

### 2.2.2. Marcadores KASP® y STS

Durante 2013 el Dr. Pablo Roncallo realizó una pasantía en el Laboratorio de Biotecnología de CIMMYT para trabajar con marcadores KASP® (LGC Limited, 2017) y STS sobre la colección de CERZOS (Roncallo et al. 2015, a y b).

En esta tesis, se utilizó la información de cinco marcadores KASP® basados en genes: *Rht-B1*, *Vrn-A1b*, *Ppd-A1a* (GS105), *Ppd-A1a*(GS100), *ubw14(Lr14a)* (Beales et al., 2007, Ellis et al. 2004; Yan et al. 2004), dos marcadores SNP polimórficos: BS00005343 y BS0022411 (ausentes en el array 35K de Affymetrix), y un marcador STS diseñado para *Ppd-A1* (Wilhelm et al., 2009).

### 2.3. Análisis de los SNPs

Con la información molecular completa, se procedió a realizar diferentes filtrados, teniendo en cuenta trabajos de MA en trigo candeal (Colasuonno et al., 2014; Maccaferri et al., 2015a; Aoun et al., 2016; Mengistu et al., 2016).

Para el array de 35K, se seleccionaron los SNPs que respondían a las categorías “**Poly High Resolution**” y “**No Minor Homozygote**”. Seguidamente, se eliminaron todos aquellos SNPs con >10% de datos fallidos o faltantes, así como

todos los SNPs monomórficos. Se filtraron todos los loci con un contenido de heterocigotas mayor al 10%, y se eliminaron todos aquellos SNPs que mapearon el genoma D en el trabajo de Allen et. al (2016). Finalmente se removieron aquellos marcadores cuyo alelo minoritario tuviera frecuencias menores al 5% para reducir la posibilidad de detectar falsos positivos.

No se eliminó a ningún cultivar de la colección CERZOS luego de realizar el filtrado de datos por genotipo.

#### **2.4. Análisis de la diversidad alélica**

En primer lugar, se exploró la variabilidad alélica de la colección según origen geográfico de los genotipos. Se utilizó el complemento de Excel GeAIEx v. 6.503 (Peakall y Smouse, 2012) <http://biology-assets.anu.edu.au/GenAIEx/Welcome.html>. Para el análisis se utilizaron SNPs del array Affymetrix, KASP y STS. La población de MA fue dividida en 8 sub-poblaciones según su origen geográfico: Argentina (n=60), Chile (n=25), CIMMYT (n=11), EEUU (n=5), Francia (n=18), Italia (n=31), WANA (n=14) y Otros ("OTH": Austria, Chipre, Hungría y Rusia; n=6) (Tabla AT3 del Apéndice).

Se determinó:

-El porcentaje de loci polimórficos en cada sub-población= (número de loci polimórficos/número total de loci) x 100

-El estadístico  $F_{ST}$  o índice de fijación (Wright, 1931, 1951), que indica la divergencia genética entre sub-poblaciones:

$F_{ST} = 1 - H_S/H_T$ ;  $H_S = H_e$  promedio entre dos sub-poblaciones (o población);  $H_T$  = proporción de heterocigotas esperados bajo la ley de Hardy-Weinberg, utilizando las frecuencias alélicas promediadas en todas las sub-poblaciones.

El  $F_{ST}$  toma valores entre 0 (no existe diferenciación genética entre sub-poblaciones) y 1 (máxima diferenciación entre sub-poblaciones). Comúnmente se toman rangos de diferenciación: 0-0,05 (baja); 0,05-0,15 (moderada); 0,15-0,25 (alta), >0,25 (muy alta).

Se efectuó el Análisis de la Varianza Molecular (AMOVA). Como medida de diferenciación genética entre accesiones se usó el estadístico  $\Phi_{PT}$  o  $\phi_{PT}$  (análogo al  $F_{ST}$ ), cuyo valor de significancia se estableció mediante la realización de 9999 permutaciones. La ventaja de este método en relación a los estadísticos clásicos de Wright ( $F_{ST}$ ) es que no utiliza frecuencias alélicas y por lo tanto evita asumir equilibrio de Hardy-Weinberg manteniendo el supuesto de independencia entre loci.

## 2.5. Estructura de población

Debido a que el DL puede afectar principalmente al análisis de la estructura poblacional, se seleccionó un subset de SNPs que tuviesen valores de  $r^2$  menores a 0,5 (SNPs con bajo DL), utilizando el software PLINK v. 1.90b3.35 64-bit (Purcell et al., 2007) <https://www.cog-genomics.org/plink2>. Este filtrado fue realizado en colaboración con investigadores del IGEVET (CONICET-UNLP) y las opciones para establecer la corrida fueron: - permitir un número extra de cromosomas (para incluir a los SNPs no mapeados), - ausencia de cromosomas sexuales y, - ventana de DL  $r^2$  0,5.

Una vez obtenida la matriz de marcadores en bajo DL, el patrón de estructura poblacional (en los 170 genotipos) fue evaluado mediante tres métodos:

1. Análisis de coordenadas principales (PCoA),
2. Método bayesiano utilizado en el software STRUCTURE, y
3. Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC).

1. El PCoA es un modelo basado en la distancia, que utiliza una matriz de disimilitud. En este trabajo, la matriz de disimilitud fue calculada con un índice Simple-Matching y un análisis factorial. El PCoA fue realizado a través del software DARwin v. 6.0.014 (Dissimilarity Analysis and Representation for Windows) (Perrier et al., 2003; Perrier y Jacquemoud-Collet, 2006). Este software genera representaciones gráficas de los planos euclídeos que preservan las distancias entre unidades.

2. El algoritmo bayesiano Markov Chain Monte Carlo (MCMC) fue implementado en el software STRUCTURE v.2.3.4 (Pritchard et al. 2000; Falush et al., 2003; Falush et al., 2007; Hubisz et al., 2009) (<http://pritchardlab.stanford.edu/structure.html>) para asignar a cada genotipo a un determinado grupo homogéneo de accesiones. Considerando un determinado valor  $K$

de grupos y cuantificando la similitud de una determinada proporción del genoma, el algoritmo calcula la probabilidad de que un individuo pertenezca a un determinado grupo. Dentro de cada grupo se asume que los alelos se encuentran en equilibrio de Hardy-Weinberg y en equilibrio de ligamiento (Pritchard et al., 2000; Kalinowski, 2011). Se seleccionó un número variable de subpoblaciones de 1 a 10, con 5 repeticiones de cada uno. Para establecer el valor  $K$  del germoplasma el software STRUCTURE realizó 50.000 repeticiones iniciales ("*iteration burn-in*": refiere a la práctica de descartar una porción inicial de una muestra de cadena de Markov, de manera que se minimice el efecto de estos valores iniciales en la inferencia *a posteriori* del parámetro) y 100.000 repeticiones de MCMC (Pritchard y Wen, 2004; Liu et al., 2016).

Los resultados arrojados por el software STRUCTURE se introdujeron en el software STRUCTURE HARVESTER disponible online (Earl y vonHoldt, 2012) (<http://taylor0.biology.ucla.edu/structureHarvester/>). El valor óptimo de  $K$  se estableció evaluando el parámetro  $\Delta K$ , establecido por Evanno et al. (2005). Para el  $K$  determinado, se utilizó la corrida que tuvo la estimación con probabilidad más alta para asignar las proporciones de clúster a los genotipos. Las accesiones con pertenencias estimadas por encima de 0,80 fueron asignadas al grupo correspondiente, mientras que aquellas por debajo de este valor fueron asignadas a un grupo mixto (Campoy et al., 2016).

3. A diferencia de las poblaciones naturales, los cultivos se han visto sometidos a cuellos de botella, selección, ausencia de panmixis, etc. Por lo tanto, se complementó el análisis del STRUCTURE con el Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC), implementado en el paquete *adegenet* 2.0 del software estadístico R (Jombart, 2008; Jombart et al., 2010).

Previo al análisis con DAPC, se requiere la identificación de grupos entre los individuos analizados. Sin embargo, estos grupos a menudo son desconocidos, o tienen un bajo nivel de confiabilidad. En este paquete de R se identifican los grupos mediante el algoritmo k-medias ("*k-means*"), el cual identifica un número determinado de grupos ( $k$ ), **maximizando la variación entre grupos**. Para identificar el número óptimo de clusters, el algoritmo k-medias es corrido secuencialmente con valores de  $k$  crecientes, y las distintas soluciones de agrupamiento son comparadas mediante el Criterio de Información Bayesiano (BIC). Idealmente, la solución óptima para el agrupamiento correspondería al menor valor de BIC. En la práctica, este valor es indicado por la formación de un arco en la curva de valores BIC en función de  $k$ .

La identificación de los clusters fue lograda implementando la función “find.clusters” del paquete. Esta función primero transforma los datos utilizando análisis de componentes principales, pidiendo al usuario que especifique el número de PC. Luego, se corrió el algoritmo “k-means” y, por defecto, provee los valores BIC para cada valor de k.

El número de componentes principales (PCs) retenidas por el análisis puede tener un impacto sustancial en el análisis. Retener demasiadas componentes respecto del número de individuos puede ser excesivo e inestable (Mohammadi y Prasanna, 2003; Jombart y Ahmed, 2011). En este trabajo, se utilizó el procedimiento de optimización de “validación cruzada” para la evaluación del número óptimo de PCs a ser retenidas propuesto por los creadores del paquete *adegenet*. Esto se implementó a través de la función “xvalDapc” del paquete, que ejecuta la validación cruzada de DAPC utilizando un número variable de PCs mientras mantiene fijas el número de funciones discriminantes (Jombart y Ahmed, 2011). Una vez determinado el número óptimo de PC a retener, se procedió al análisis de DAPC mediante la función “dapc” del paquete. El estadístico  $F_{ST}$  fue calculado entre los clústeres calculados por el DAPC utilizando el mismo paquete de R.

Basado en las funciones del análisis discriminante, con este método se determinan probabilidades de pertenencia a los clusters para cada genotipo. Estas probabilidades son calculadas de distinta manera a los coeficientes de mezcla de softwares como el STRUCTURE, aunque pueden interpretarse como las asignaciones más cercanas de los individuos a cada clúster (Jombart y Collins, 2015).

Una vez inferidos los clústeres a través de STRUCTURE y DAPC, se modificó el gráfico de Coordenadas Principales identificando a los distintos clústeres obtenidos.

También se construyeron árboles de diversidad con el software DARwin (Dissimilarity Analysis and Representation for Windows) v. 6.0.014 (Perrier et al., 2003; Perrier y Jacquemoud-Collet, 2006). Las disimilitudes fueron calculadas con los SNPs con bajo DL y la totalidad de los SNPs luego de los múltiples filtrados, mediante Simple-Matching, con 10000 iteraciones, y transformadas en distancias euclídeas. Se aplicó el método de unión entre vecinos no ponderado (“Un-Weighted Neighbour-Joining”) a las distancias euclídeas para la construcción de cada árbol.

Teniendo en cuenta los resultados obtenidos del análisis de estructura poblacional, el efecto del clúster en el fenotipo fue explorado mediante un modelo lineal mixto (PROC MIXED) con el software SAS 9.0®, dentro de un modelo de máxima probabilidad restringida (*REML*). El análisis fue realizado para la campaña 2014, dado que se contó con datos fenotípicos de los 170 genotipos. Se consideró a las localidades (Loc), genotipos (Genot), repeticiones (Rep) y a los bloques incompletos (BI) dentro de las repeticiones (Rep), como factores aleatorios y al clúster como factor fijo. Las diferencias entre medias para los genotipos se determinaron mediante el test de Tukey, con un nivel de significancia del 5%.

## **2.6. Desequilibrio de Ligamiento**

Luego de los filtrados, fue explorado el DL entre pares de marcadores mediante su valor  $r^2$  en la colección completa de CERZOS ( $n=170$ ). Para ello, se utilizó el software TASSEL v. 3.0 (Bradbury et al., 2007). Luego, se seleccionaron aquellos SNPs con una posición asignada en el trabajo de Allen et al. (2016) para estimar la caída en el DL fue realizada con el paquete *GAPIT* (Genome Association and Prediction Integrated Tools) (Lipka et al., 2012) del software R.

## **3. Resultados y Discusión**

### **3.1. Análisis de SNPs**

La Tabla 6 muestra los resultados de los múltiples filtrados realizados sobre la matriz del array 35K en 170 genotipos de la colección de germoplasma del CERZOS. Luego de los múltiples filtrados, fueron seleccionados 3734 SNPs de los 35143 SNPs originales. Se adicionó la información de 11 marcadores KASP y STS, conformando así una matriz de 3745 marcadores. En esta matriz, 2887 SNPs seleccionados del array de 35K tuvieron posición cromosómica asignada en el trabajo de Allen et al. (2016).

Para inferir la estructura de la población se seleccionaron 1000 SNPs de bajo DL ( $r^2 < 0,5$ ).

**Tabla 6.** Resumen de filtrados de los SNPs utilizados en esta tesis.

<b>Criterio</b>	<b>Umbral</b>	<b>Total</b>	<b>SNPs eliminados</b>	<b>SNPs conservados</b>
SNPs categorías PolyHighRes + NoMinorHom		35143	17629	17514
Datos perdidos	<=10%	17514	97	17417
Monomórficos		17417	5404	12013
Loci heterocigotas	<10%	12013	2302	9711
Mapeados en genoma D (Allen et al., 2016)		9711	412	9299
Frecuencia del alelo minoritario (MAF)	<0.05	9299	5565	3734
<b>11 SNPs KASP y STS</b>				<b>3745</b>
DL	$r^2 < 0.5$		2745	<b>1000</b>

### 3.2. Diversidad alélica

La diversidad alélica fue analizada teniendo en cuenta 3745 SNPs provenientes de los distintos arrays.

Al considerar el origen geográfico de las accesiones, los materiales argentinos (ARG) presentaron el mayor porcentaje de loci polimórficos, 96,77%, seguido de los italianos (ITA) con 92,44%; en tanto que los originados en CIMMYT y Otros (OTH, Austria, Rusia, Chipre y Hungría) fueron los de menor variabilidad: 67,56 y 61,07% respectivamente (Tabla 7). Se considera que el polimorfismo promedio fue elevado (80,14%).

**Tabla 7.** Porcentaje de loci polimórficos en la población analizada según sitio geográfico de registro.

<b>Subpoblación</b>	<b>% Loci polimórficos</b>
<b>ARG</b>	96.77%
<b>CHI</b>	80.16%
<b>CIMMYT</b>	67.56%
<b>EEUU</b>	72.20%
<b>FRA</b>	87.90%
<b>ITA</b>	92.44%
<b>OTH</b>	61.07%
<b>WANA</b>	83.02%
<b>Media</b>	80.14%
<b>DE</b>	4.39%

### 3.3. Diferenciación entre subpoblaciones por origen geográfico

El estadístico  $F_{ST}$  indica la divergencia genética entre subpoblaciones. La Tabla 8 muestra los resultados del estadístico. A nivel molecular, se observa que la diferenciación entre subpoblaciones según origen geográfico fue baja a moderada, con un rango de valores de  $F_{ST}$  entre 0,037 y 0,158. Se observó que los genotipos chilenos y provenientes de CIMMYT mantuvieron una mayor diferenciación con el resto de las

otras subpoblaciones, y a la vez presentaron el mayor grado de similitud entre sí ( $F_{ST}=0,037$ ). Este comportamiento está justificado al observar el pedigree de las accesiones chilenas, que provienen de cruzamientos realizados en CIMMYT (Apéndice, Tabla AT3), e integran líneas elite internacionalmente distribuidas por este centro de mejoramiento.

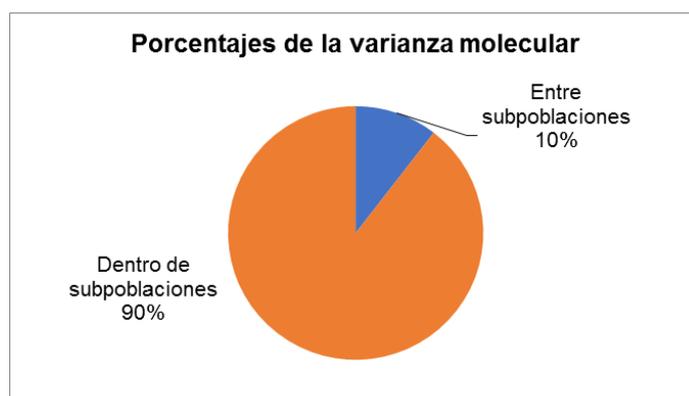
Por otra parte, la subpoblación de genotipos argentinos presentó baja diferenciación respecto al resto de subpoblaciones ( $F_{ST}$  entre 0,046 a 0,090), ya que proviene de cruzamientos entre parentales de distintos orígenes geográficos.

**Tabla 8.** Valores de  $F_{ST}$  entre subpoblaciones según registro geográfico.

ARG	CHI	CIMMYT	EEUU	FRA	ITA	OTH	WANA	
0.000								ARG
0.064	0.000							CHI
0.074	0.037	0.000						CIMMYT
0.052	0.120	0.139	0.000					EEUU
0.046	0.113	0.129	0.051	0.000				FRA
0.046	0.106	0.116	0.083	0.066	0.000			ITA
0.090	0.142	0.158	0.106	0.093	0.118	0.000		OTH
0.061	0.091	0.097	0.099	0.089	0.064	0.116	0.000	WANA

**Tabla 9.** Resumen del AMOVA.

Fuente	gl	SC	CM	Est. Var.	%
Entre subpoblaciones	7	52435.997	7490.857	268.649	10%
Dentro subpoblaciones	162	371914.356	2295.768	2295.768	90%
Total	169	424350.353		2564.417	100%



**Figura 10.** Porcentajes de la varianza molecular encontrada al analizar las subpoblaciones según origen geográfico.

### 3.4. Estructura de población de la colección de CERZOS

La estructura de la colección del germoplasma de CERZOS (n=170) fue evaluada a través de tres metodologías diferentes. Como el DL puede influir sobre la estructura de la población (Pritchard et al., 2009), dicho análisis fue realizado sobre 1000 marcadores SNPs con bajo DL ( $r^2 < 0,5$ ) en los tres métodos aplicados.

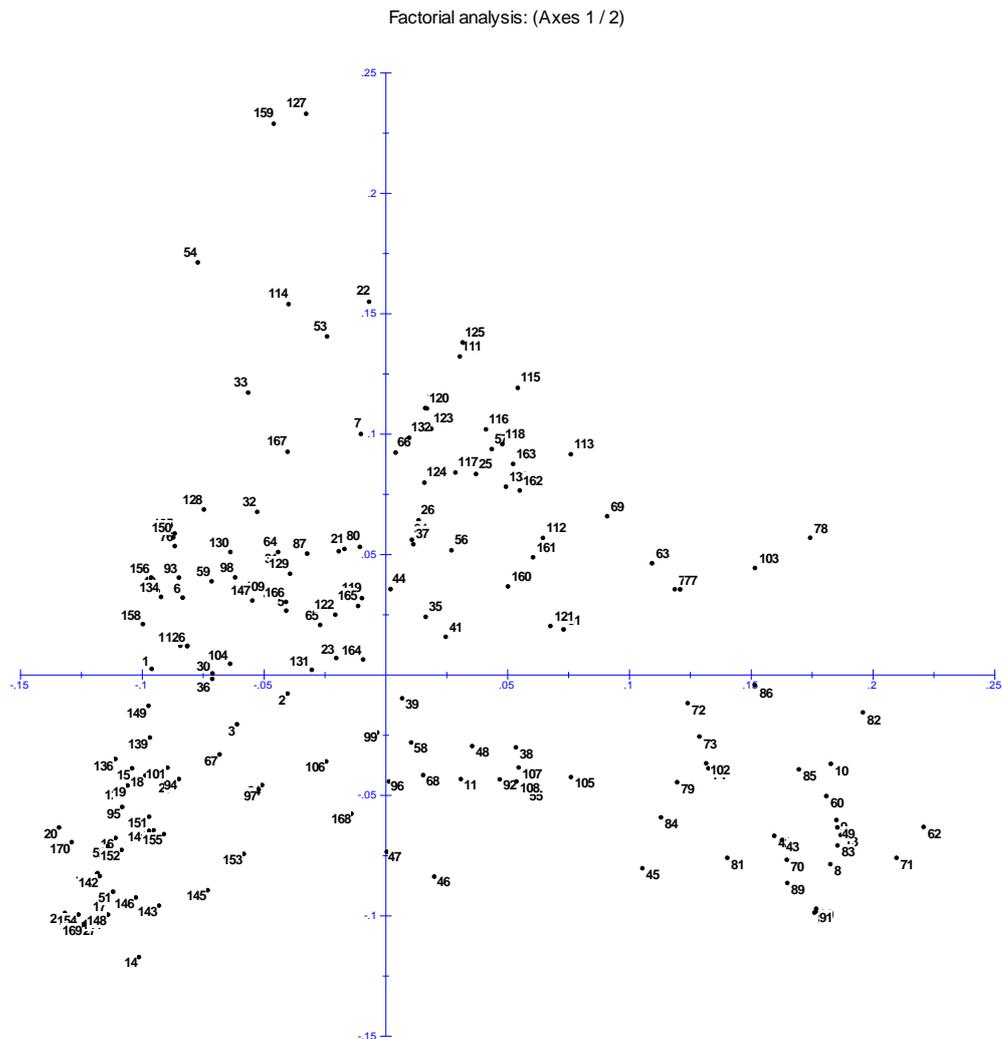
#### **3.4.1. Análisis de Coordenadas Principales (PCoA)**

El Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) es un método de escala u ordenación que comienza con una matriz de semejanzas o disimilitudes entre un conjunto de individuos y tiene como objetivo producir un gráfico de los datos de manera tal que las distancias entre los puntos sean cercanas a las disimilitudes originales. Por lo tanto, la matriz de partida de PCoA es diferente de la de Análisis de Componentes Principales que comienza con la matriz de datos inicial (Mohammadi y Prasanna, 2003).

La Figura 11 muestra el gráfico resultante del PCoA. La primera y segunda componente explicaron un 13,41% y 7,63% de la variación, respectivamente. El análisis del gráfico demostró que existen diferencias genéticas entre las distintas accesiones de la colección de CERZOS, ocupando todos los cuadrantes del gráfico.

No fue posible definir de forma rápida y sencilla agrupamientos en la población de MA a través del PCoA, sobretodo al considerar el origen geográfico de las accesiones. Este resultado concuerda con lo hallado en el AMOVA, en donde la mayor parte de la variabilidad se encontró entre los individuos y no debido a los orígenes geográficos.

Los gráficos de PCoA fueron realizados nuevamente a posteriori, teniendo en cuenta los resultados obtenidos del software STRUCTURE y el análisis por DAPC (Figuras 13 y 15, respectivamente).

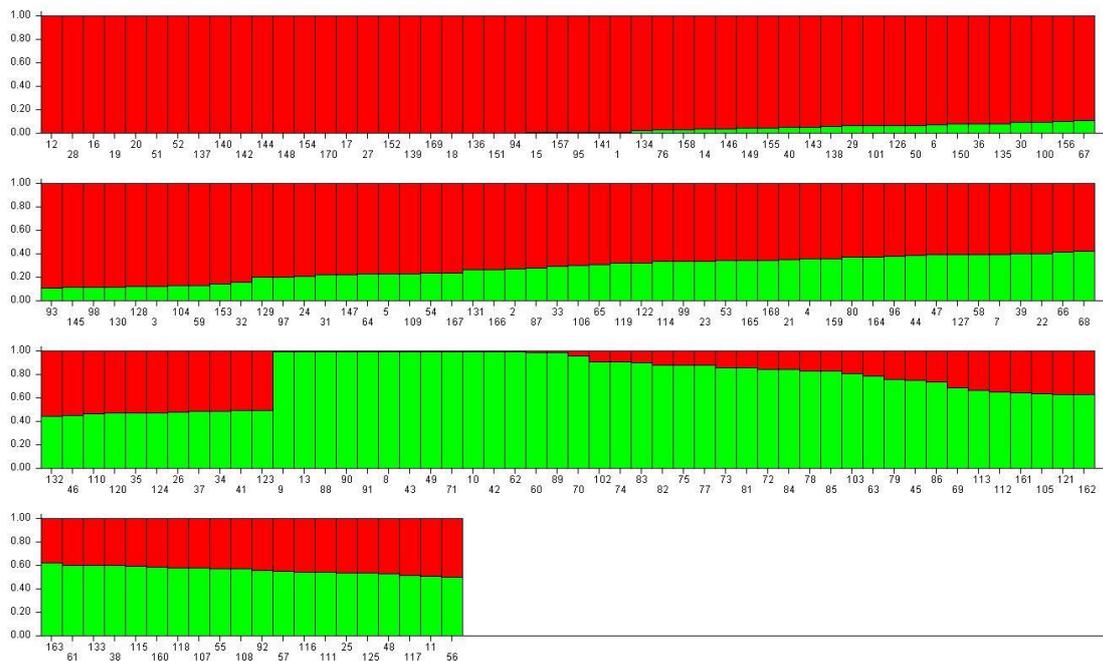


**Figura 11.** Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) utilizando 1000 SNPs con bajo DL en la colección de germoplasma del CERZOS (n=170). Se muestran la primera y segunda componente.

### 3.4.2. Análisis mediante STRUCTURE

El número más probable de clústeres fue evaluado considerando el criterio  $\Delta K$  propuesto por Evanno et al. (2005). Con este criterio se obtuvo un valor máximo para  $K=2$  (Tabla AT9 y Figura AF1, Apéndice). La Figura 12 muestra la asignación de los 170 genotipos a cada una de las dos poblaciones. En el presente trabajo, solamente 88 accesiones tuvieron probabilidades de membresía claramente identificadas en cada una de las poblaciones halladas (probabilidad > 0,80). Un elevado número de genotipos de la colección CERZOS (n=82; 48,2%) evidenciaron ascendencia mixta (valores menores a 0,80 en cualquiera de los dos clústeres). El primer clúster, contó con 60 accesiones, de las cuales un **15** fueron de origen geográfico **argentino**, Buck Platino

(1), Buck Esmeralda (3), Bonaerense INTA Facón (6), VF 0154 (20), VF 0136 (27), VF 0137 (28), B#24 (29), B#25 (30), ACA 1801F (32), CBW 0141 (36), CBW 0225 (40), CBW 0001 (50), CBW 0002 (51), CBW 0004 (52) y Bonaerense Quilacó (76); **24 chilenas**, Llareta (134), Corcolén (135), Lleuque (136), Quc 3585-2007 (137), Quc 3739-2008 (138), Quc 3104-2005 (139), Quc 3587-2007 (140), Quc 3693-2008 (141), Quc 3584-2007 (142), Quc 3738-2008 (143), Quc 3506-2007 (144), Quc 3755-2008 (145), Quc 3672-2008 (146), Quc 3694-2008 (147), Quc 3497-2007 (149), Quc 3509-2007 (150), Quc 3538-2009 (151), Quc 3730-2008 (152), Quc 3775-2008 (153), Quc 3559-2009 (154), Quc 3506-2009 (155), Quc 3427-2009 (156), Quc 3462-2009 (157) y Quc 3763-2008 (158); **10 de CIMMYT**, 65-IAT2 (14), 66-IAT2 (15), 69-IAT2 (16), 71-IAT2 (17), 73-IAT2 (18), 80-IAT2 (19), Gallareta = Altar 84 (95), Focha (100), 7100 IDSN 39 (169) y 7144IDSN 39 (170); **dos chipriotas**, Ourania (128) y Josephina (130), **una estadounidense**, UC1113 (67); **una francesa**, Arcodur (59); **dos italianas**, Duilio (12) y Portorico (126) y **cinco del WANA**, Bilik No2 (93), Marrout (94), Cham 1= Waha (98), Bha (101) y Heider//Mt/Ho (104) (Tabla AT10, Apéndice).



**Figura 12.** Estructura de población inferida de la colección de CERZOS (n=170), utilizando en software STRUCTURE con 1000 SNPs con bajo DL ( $r^2 < 0,5$ ). Gráfico de barras de las proporciones genéticas individuales para los clústeres inferidos (K=2).

Veintiocho genotipos tuvieron altas probabilidades de membresía para el segundo clúster (probabilidad > 0,80). **Ocho** de ellos de origen **argentino**, Bonaerense

INTA Cumenay (8), Bonaerense Valverde= Gerardo 516 (75), BF 1776 (77), Candeal Durumbuck (81), Taganrog Buck Balcarce (89), Taganrog Sel. BUCK (90), Taganrog Vilela Fideos (91) y Buck N°6 (102); **17 italianos**, Ciccio (9), Adamello (10), Simeto (13), Cannizzo (42), Concadoro (43), Co 1937 (49), Fortore (60), Appullo (62), Granato (70), Capeiti (71), Gerardo 575 (72), Gerardo 610 (73), Gerardo 645 (74), CRZ-1.12 (82), GAB 125 (aristas blancas) (83), Gerardo 574 (84) y Maristella (85), el **ruso** Taganrog (88); y **dos** del **WANA**, Etit 38 (78) y Haurani (103) (Tabla AT10, Apéndice).

El método  $\Delta K$  es conocido por detectar, en muchos casos, el primer nivel estructural de las poblaciones (foro del software STRUCTURE (<https://groups.google.com/forum/#!forum/structure-software>, Campoy et al., 2016). Es por esta razón que no fue posible detectar un mayor número de clústeres mediante esta metodología, y aun detectando dos clústeres, prácticamente la mitad de la colección de CERZOS no pudo ser asignada claramente a alguno de éstos u fragmentarse en otros clústeres.

El primer clúster estuvo conformado fundamentalmente por accesiones argentinas (25,0%), chilenas (40,0%), del CIMMYT (16,7%) y del WANA (8,3%). Al considerar los orígenes geográficos, el 96,0% de los genotipos chilenos, 90,9% de los mexicanos, 35,7% de los del WANA y 25,0% de los argentinos se ubicaron en este grupo.

Teniendo en cuenta la información de pedigree disponible, las accesiones del clúster 1 poseen una fuerte influencia de germoplasma CIMMYT, tanto en origen, como en cruzamientos realizados a partir de materiales mexicanos (Apéndice, Tabla AT3). Para el caso de los genotipos argentinos, VF 0154 (20), VF 0136 (27), VF 0137 (28), B#24 (29), B#25 (30), CBW 0001 (50), CBW 0002 (51), CBW 0004 (52) y Bonaerense Quilacó (76) fueron introducidas al país como líneas estabilizadas originadas en CIMMYT. Bonaerense Quilacó fue inscrita como variedad en el año 1987. Bonaerense INTA Facón (6), provino de CIMMYT como filial F4, fue seleccionada en la EEAI Barrow, e inscrita como variedad en 1997. Los cultivares Buck Platino (1), Buck Esmeralda (3), ACA 1801F (32), CBW 0141 (36) y CBW 0225 (40) fueron originados en nuestro país, utilizando parentales de origen mexicano.

Los cultivares chilenos mostraron una clara cercanía genética al germoplasma de CIMMYT; a través de sus pedigrees se pudo observar que provienen del programa

de mejoramiento de este centro internacional. La línea estadounidense UC1113 (67) también proviene de CIMMYT.

Las accesiones italianas y chipriotas del clúster 1 tienen en su pedigree parentales de origen CIMMYT. En base a la información disponible, los cultivares del WANA de este grupo probablemente sean introducciones de líneas estabilizadas originadas en México, adaptadas a los ambientes semiáridos del WANA y adoptados por los programas de mejoramiento de aquella región.

Por lo tanto, **se considera que las accesiones con altas probabilidades de membresía en el clúster 1 han tenido su origen en CIMMYT.**

Por otra parte, un 60,7% del clúster 2 fue conformado por accesiones italianas y un 28,6% de argentinas. Un 54,8% del total de los genotipos italianos formó parte de este grupo.

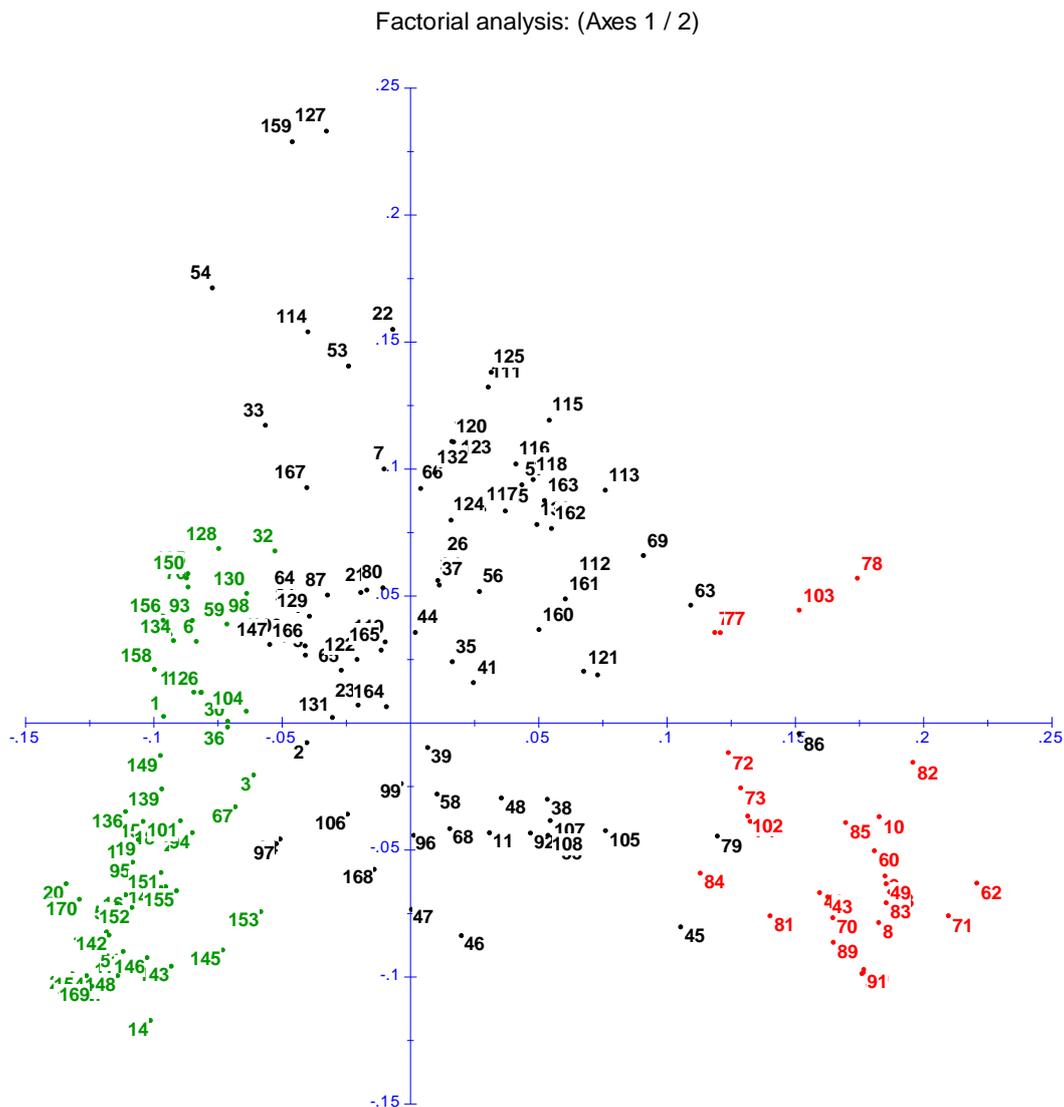
Se podría considerar a algunas de las accesiones argentinas del clúster como el resultado de la selección del Taganrog ruso (88) (también presente en este grupo) en distintos ambientes del sur de la provincia de Bs. As.: Taganrog Buck Balcarce (89), Taganrog Sel. BUCK (90), Taganrog Vilela Fideos (91). Candeal Durumbuck (81) es el resultado del cruzamiento entre Taganrog y un genotipo "Candeal", posiblemente traído por inmigrantes italianos. Bonaerense Valverde =Gerardo 516 (75) es una variedad argentina inscrita en 1980, perteneciente al grupo "Gerardo", líneas estabilizadas italianas.

Bonaerense INTA Cumenay (8) es una variedad argentina inscrita en 1995, producto del cruzamiento de Taganrog, Bonaerense Valverde y la variedad italiana Cappelli (ausente en la colección de CERZOS). Tanto Capelli como Capeiti (71) están presentes en el pedigree de muchas de las líneas y variedades italianas que integran el clúster 2. Capeiti es una variedad italiana producto del cruzamiento de Capelli, variedad italiana, seleccionada en el norte de África en 1915 y Eiti, landrace de Israel.

Este clúster podría ser caracterizado por tener la mayoría de las **accesiones italianas y aquellas con pedigree Taganrog**. Representa las primeras etapas del mejoramiento de trigo candeal, tanto en nuestro país como a nivel internacional.

Los resultados obtenidos con STRUCTURE fueron graficados a través de la representación del análisis de coordenadas principales basados en la matriz de

distancias genéticas (Figura 13). Las accesiones conformaron dos clústeres, el grupo de genotipos origen CIMMYT tuvieron coordenadas negativas en la PC 1, mientras que las accesiones del segundo clúster tuvieron valores positivos en esta componente. Los genotipos clasificados como “Mixtos” se ubicaron dispersos entre ambos grupos. Por ende, combinando PCoA con los resultados del STRUCTURE fue posible identificar gráficamente los dos grupos de extrema disimilitud genética.



**Figura 13.** Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) utilizando 1000 SNPs con bajo DL en la colección de CERZOS (n=170) con los clústeres inferidos por STRUCTURE. En verde, 60 accesiones con elevadas probabilidades de membresía en el clúster 1 ( $p > 0,80$ ), con genealogía CIMMYT. En rojo, 28 accesiones con elevadas probabilidades de membresía en el clúster 2 ( $p > 0,80$ ), accesiones italianas y con pedigree Taganrog. Los genotipos en negro pertenecen al grupo “Mixto”.

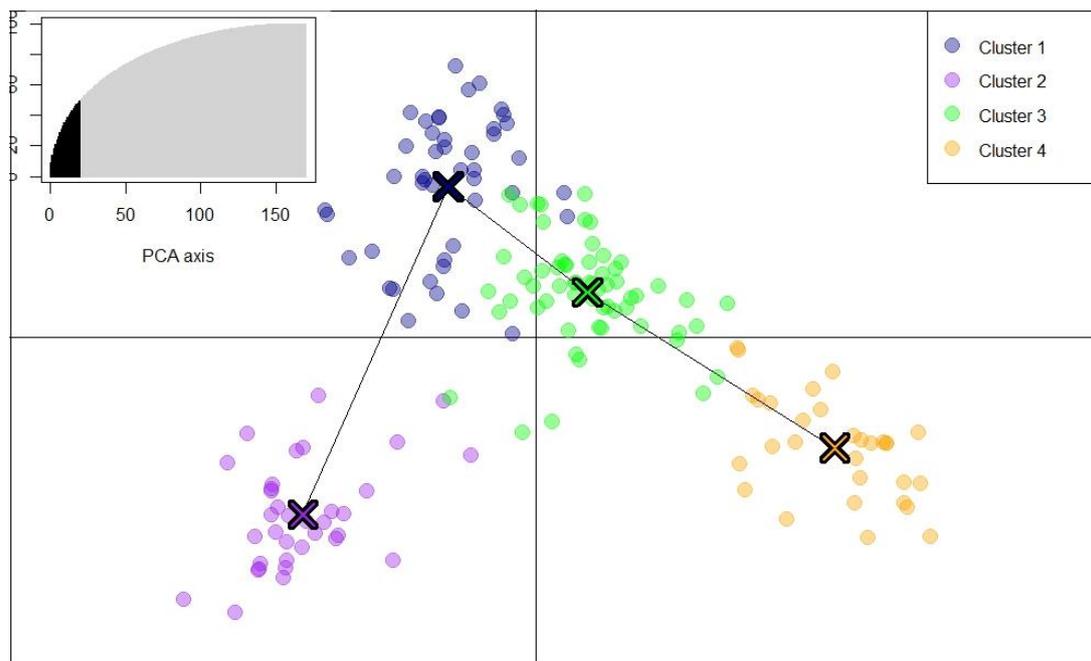
### 3.4.3. Análisis mediante DAPC

Los enfoques usuales como el análisis de componentes principales (PCA) o Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) describen la diversidad global, a menudo pasando por alto las diferencias entre grupos. El DAPC optimiza la varianza entre grupos, minimizando la varianza dentro de los grupos (Jombart y Collins, 2015).

Una de las principales ventajas del DAPC es la ausencia de cualquier hipótesis de modelo subyacente a la población, en particular con la ley del equilibrio de Hardy-Weinberg. Este método multivariado es adecuado para el análisis de una gran cantidad de SNPs a lo largo del genoma y permite la asignación de los individuos a un grupo determinado de manera cuantitativa y visual (Jombart et al., 2010; Campoy et al., 2016).

La función “find.clusters” y el algoritmo “k-means” fueron utilizados para definir el número de clústeres que maximizasen la variación entre éstos. Para evitar la pérdida de información, estos cálculos fueron realizados con 170 Componentes Principales, representando más del 98% de la varianza (Apéndice, Figura AF2). El Criterio de Información Bayesiano (BIC) fue utilizado para identificar el número óptimo de clústeres, **4**, indicado por una curvatura en el gráfico de los valores BIC en función de K (Apéndice, Figura AF3 y texto salida del software R). El número de PC retenidas para el análisis de DAPC fue calculado utilizando el método de validación cruzada implementado en la función “xvalDapc” del paquete *adegenet*. Esta función minimizó el cuadrado medio de error (MSE) al usar 20 PCs (Apéndice, Figura AF4 y texto salida del software R). Por lo tanto, el Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC, función “dapc”), fue realizado utilizando 4 clústeres obtenidos a través de BIC y 20 PCA obtenidas por “xvalDapc”, en los dos ejes principales del análisis discriminante (Figura 14).

Las mayores diferencias entre grupos fueron halladas entre los clústeres 1 y 4 ( $F_{ST}=0,105$ ) y entre los clústeres 2 y 4 ( $F_{ST}=0,143$ ). Fue posible diferenciar los grupos gráficamente utilizando las dos primeras PC, principalmente para los clústeres 1, 2 y 4 (Figura 14).



**Figura 14.** Gráfico de los 170 genotipos de la colección del CERZOS luego del Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC), utilizando 1000 SNPs con bajo DL. 20 PCs (Apéndice, Figura AF4 y texto salida de R) fueron retenidas para describir la relación entre clústeres. Las cruces indican el centro de cada clúster. La figura muestra sólo las dos primeras componentes del análisis. El gráfico en la porción superior izquierda muestra la variación explicada por las 20 PCs.

La conformación de cada clúster se observa en la Tabla 10.

**Tabla 10.** Conformación de los 4 clusters hallados mediante DAPC, teniendo en cuenta el origen geográfico de las accesiones de la colección de 170 genotipos del CERZOS.

		Origen geográfico								TOTAL
		ARG	CHI	CIMMYT	EEUU	FRA	ITA	OTH	WANA	
DAPC	Cluster 1	22	0	0	4	15	2	2	0	<b>45</b>
	Cluster 2	8	0	0	0	1	19	1	6	<b>35</b>
	Cluster 3	23	9	4	1	2	10	3	8	<b>60</b>
	Cluster 4	7	16	7	0	0	0	0	0	<b>30</b>
<b>TOTAL</b>		<b>60</b>	<b>25</b>	<b>11</b>	<b>5</b>	<b>18</b>	<b>31</b>	<b>6</b>	<b>14</b>	<b>170</b>

Los clústeres 1, 2, 3 y 4 estuvieron conformados por 45, 35, 60 y 30 accesiones respectivamente. La metodología de agrupamiento en clústeres por parte del DAPC fue consistente con la información de pedigree disponible (Apéndice, Tabla AT3).

El 98,2% de los genotipos participantes fue asignado a sus respectivos clústeres con elevados valores de probabilidad de pertenencia ( $p > 0,80$ ; Tabla AT10 del Apéndice). VF 0121 (25) mostró probabilidades similares de pertenecer a clúster 1 o 3 ( $p = 0,52201$  y  $p = 0,4776$  respectivamente). Si se toma un criterio estricto, sería un genotipo “mixto”. El análisis DAPC lo ubicó en el primer clúster. A fines prácticos, se consideró mejor ubicarlo en el clúster 1 por no disponer de información de su pedigree y por tener mayor similitud agronómica con las accesiones de este clúster que con las del clúster 3. Por otra parte, Gerardo 574 (84) y CBW 08131 (164) tuvieron valores de probabilidad de moderados a altos ( $p > 0,70$ ) al momento de ser asignados a sus clústeres (segundo y tercer clúster, respectivamente).

Argentina fue el único sitio geográfico que tuvo genotipos en todos los clústeres (36,7% en clúster 1, 13,3% en clúster 2, 38,3% en clúster 3 y 11,7% en clúster 4). Ello sería un indicador de la diversidad presente en el germoplasma local, producto de que los programas de mejoramiento nacionales se han provisto de materiales de diferentes orígenes durante las distintas etapas del mejoramiento (introducciones y cruzamientos). Por el contrario, Chile, CIMMYT y WANA presentaron genotipos en sólo dos clústeres (CHI y CIMMYT: clúster 3 y 4; WANA: clúster 2 y 3). En una situación intermedia estuvieron EEUU, Francia e Italia, aportando genotipos a tres de los cuatro clústeres. Por último, las tres accesiones de origen chipriota (dentro del grupo “OTH”), se ubicaron en el tercer clúster, mientras que el genotipo húngaro VF0121 y el austríaco Durobonus lo hicieron en el primero y el ruso Taganrog en el segundo.

El **primer clúster** estuvo integrado en su mayor parte por accesiones de origen argentino (48,9%) y francés (33,3%), seguido de genotipos estadounidenses (8,9%), italianos (4,4%) y otros (4,4%; VF 0121 (25) y Durobonus (110), mencionados previamente). El 83,3% de los genotipos franceses se ubicó en este grupo: Arbois (57), Ixos (63), Joyau (111), Biensur (112), Orlu (113), Karur (114), Neodur (115), Sachel (116), Garic (118), Byblos (119), Vivadur (120), Nautilur (121), Exeldur (123), Argeles (124) y Artimon (125). Los 22 genotipos argentinos en este clúster fueron: Buck Topacio (2), Bonaerense INTA Cariló (7), VF 0113 (22), VF 0163 (23), VF 0167 (26), CBW 0105 (33), CBW 0112 (34), CBW 0120 (35), CBW 0153 (37), CBW 0200 (38), CBW 0230 (41), CBW 0101 (54), CBW 0156 (56), Bonaerense Valverde =Gerardo 516 (76), BF 1776 (77), ACA DD150 (132), CBW 05082 (133), CBW 05024 (160), CBW 05072 (161), CBW 05080 =Bonaerense INTA Quillén (162), CBW 05081

(163) y CBW 09034 (165). Amarillo (53), Kofa (66), DGE-1 (127) y Langdon(Dic-3A)-10 (159) fueron los genotipos estadounidenses agrupados en este cluster, así como los genotipos italianos Gabbiano (69) y Duetto (117).

Los genotipos argentinos presentes en este grupo presentan la particularidad de tener en su pedigree la presencia de parentales de origen europeo no italianos (ex URSS, Alemania) y de EEUU (Lloyd, Lakota, Cando) que fueron cruzados con germoplasma de origen CIMMYT o italiano (por ejemplo Bonaerense Valverde (76)). También existe coherencia al encontrar a las líneas hermanas provenientes del mismo cruzamiento CBW 05080 =Bonaerense INTA Quillén (162), CBW 05081 (163), CBW 05082 (133) en el mismo clúster junto a sus parentales Bonaerense Valverde (76) y una línea hermana de Bonaerense INTA Cariló (7). Otras líneas provenientes del mismo cruzamiento agrupadas en este clúster fueron CBW 0101 (54) y CBW 0105 (33).

El **segundo clúster** se caracterizó por agrupar al 61,3% de las accesiones de origen italiano. La composición dentro del clúster estuvo marcada por la presencia de genotipos italianos (54,3%), argentinos (22,9%) y del WANA (17,1%). Los genotipos italianos fueron: Ciccio (9), Adamello (10), Simeto (13), Cannizzo (42), Concadoro (43), Catervo (45), Co 1937 (47), Fortore (60), Appullo (62), Granato (70), Capeiti (71), Gerardo 575 (72), Gerardo 610 (73), Gerardo 645 (74), CRZ-1.12 (82), GAB 125 (aristas blancas) (83), Gerardo 574 (84), Maristella (85) y Polesine (86). Por otra parte, las accesiones del WANA en este clúster incluyeron al grupo de los "Omrabi": Omrabi 5 (92), Omrabi 6 (105), Omrabi (107) y Omrabi 3 (108) y a Etit 38 (78) y a Haurani (103).

Aquellas accesiones italianas que integraron el clúster 2 se caracterizan por tener en su pedigree una fuerte composición e influencia del germoplasma del WANA. Existen numerosas evidencias de que gran parte del germoplasma de origen italiano derivó de selecciones y cruzamientos de landraces provenientes del oeste de Asia y Norte de África (Bozzini, 1970; D'Amato, 1989; De Vita et al., 2007).

Las variedades del WANA presentes en el clúster 2 provienen de la selección de landraces de la región (Etit 38 (78) y Haurani (103)) y el cruzamiento entre una línea de CIMMYT (Jori C-69) con Haurani (grupo "Omrabi"). Es probable que la base genética de estas accesiones junto a la selección durante el mejoramiento los haya separado de los genotipos del WANA restantes (presentes en el clúster 3).

Sólo una variedad francesa integró este clúster, Ardente (61). Esta variedad fue obtenida producto del cruzamiento de dos materiales del WANA, por lo cual parecería ser lógico que se ubique en este clúster.

Se encontraron ocho genotipos argentinos en este cuadrante: Bonaerense INTA Cumenay (8), CBW 0111 (55), Balcarceño INTA (79), Candeal Durumbuck (81), Taganrog Buck Balcarce (89), Taganrog Selección Buck (90), Taganrog Vilela Fideos (91) y Buck N°6 (102). La mayoría de estos cultivares tienen como parental a algún genotipo del grupo “Taganrog” o italiano mencionados previamente.

El cultivar Taganrog (88) tuvo su origen en el sur de Rusia, en la región cercana al mar Azov (Canadian International Grains Institute, <https://cigi.ca/>). Fue introducido en muchos programas de mejoramiento para incrementar la calidad de sémola. En nuestro país se realizaron selecciones sobre el germoplasma ruso que trajo el Ing. Backhouse a la Argentina en distintas localidades (Gutierrez y Penna, 2004).

El **clúster 3** fue el de mayor magnitud (60 accesiones) y el que menor diferenciación genética presentó en relación a los otros clústeres (valores  $F_{ST} < 0,09$ ) (Figura 14). Este clúster agrupó accesiones de todos los orígenes geográficos de la colección de CERZOS, con una importante participación de los genotipos argentinos (38,3%), y en menor medida italianos (16,7%), chilenos (15,0%) y del WANA (13,3%). Los cultivares de origen argentino incluidos en el clúster fueron Buck Platino (1), Buck Esmeralda (3), Buck Cristal (4), Buck Ambar (5), Bonaerense INTA Facón (6), VF 042 (21), B#25 (30), B#27 (31), ACA 1801F (32), CBW 0141 (36), CBW 0210 (39), CBW 0225 (40), CBW 0001 (50), Buck Granate (64), ACA 1901F (65), Bonaerense Quilacó (76), Buck Mechongué (80), Buck 33.1123.16-3-4-3 (87), ACA DD26 (131), CBW 08131 (164), ACA 2125.07 (166), ACA 4420.08 (167) y Buck 32.1375.4-3-4-1 (168).

Los genotipos pertenecientes a INIA Chile del clúster fueron: Llareta (134), Corcolén (135), Quc 3104-2005 (139), Quc 3555-2007 (147), Quc 3497-2007 (149), Quc 3509-2007 (150), Quc 3538-2009 (151), Quc 3427-2009 (156) y Quc 3763-2008 (158); mientras que los mexicanos fueron 66-IAT2 (15), 80-IAT2 (19), Gallareta =Altar 84 (95) y Focha (100). UC1113 (67) fue la única línea de origen estadounidense en este agrupamiento. También integraron el clúster dos variedades francesas, Alcalou (58) y Arcodur (59), las accesiones italianas Colosseo (11), Duilio (12), Italo (44), Cantico (EG 98/1787) (46), Core (EG 99/1851) (47), Ci 1936 (48), Creso (68), Dupri

(109), Tiziannia (122), Portorico (126), tres variedades chipriotas, Ourania (128), Hekave (129) y Josephina (130) y el 57,1% de los genotipos del WANA: Bilik No2 (93), Marrout (94), Omguer 4 (96), Cham 1 (98), Korifla (99), Bha (101), Heider//Mt/Ho (104) y Wadalmez-1 (106).

Si bien la participación en este clúster de los genotipos identificados estrictamente como "CIMMYT" es baja (6,7%); se conoce que muchas de las líneas identificadas con otro origen geográfico en realidad provienen de CIMMYT a través de la información de pedigree y a la aportada por mejoradores argentinos de trigo candeal (Ings. Agrs. Juan Ramón López, Carlos Jensen, Lisardo González, comunicación personal). Muchos de los genotipos ubicados en los clústeres 3 y 4 fueron originados en CIMMYT, y fue la adopción masiva por parte de otros programas de mejoramiento y los sucesivos cruzamientos los que hicieron que éstos fueran identificados con otro origen geográfico ("ARG", "CHI", "WANA", etc.).

Es decir que la influencia del mejoramiento genético desarrollado por el centro internacional y su adopción por parte de otros programas ha sido altamente significativa. **Para el caso particular del tercer clúster, muchos genotipos provienen de cruzamientos entre líneas de CIMMYT, o, entre líneas/variedades de cada país con líneas de CIMMYT.**

De acuerdo a la información de pedigree disponible y al realizar una búsqueda para mayor detalle en el (Genetic Resources Information System for Wheat and Triticale, <http://www.wheatpedigree.net>), se encontró que la línea estadounidense UC1113 (67) y los genotipos italianos Colosseo (11), Duilio (12), Italo (44), Cantico (46), Core (47), Creso (68), Dupri (109), Tizziannia (122) y Portorico (126) provienen de cruzamientos realizados en CIMMYT.

Los intercambios informales de germoplasma entre CIMMYT y el Cono Sur comenzados en la década de 1950 fueron formalizados a partir de 1981 con la creación del Programa Cooperativo para el Desarrollo Tecnológico Agropecuario del Cono Sur (PROCISUR) y la apertura de la Oficina Regional de CIMMYT para la investigación en trigo (Kohli et al., 2003). Estos programas, entre otros importantes beneficios, permitieron a los mejoradores de los países sudamericanos intercambiar germoplasma de manera fluida con el CIMMYT y hacer uso de las líneas para cruzamientos. De igual manera, CIMMYT ha provisto de germoplasma segregante a mejoradores argentinos de trigo candeal.

En este clúster los genotipos argentinos Bonaerense INTA Facón (6), VF 042 (21), B#25 (30), B#27 (31), CBW 0001 (50), Bonaerense Quilacó (76), Buck Mechongué (80) y Buck 33.1123.16-3-4-3 (87) provienen de cruzamientos realizados en CIMMYT. La variedad Bonaerense INTA Facón (6) fue enviada a Argentina y seleccionada a partir de F4 en la EEAI Barrow. Bonaerense Quilacó (76), proviene de una crusa realizada y seleccionada en CIMMYT, durante los primeros años post revolución verde (Ing. Carlos Jensen, comunicación personal). Consecuentemente, en este clúster se ubicaron accesiones que tienen a Bonaerense Quilacó como parental: Buck Esmeralda (3), ACA 1801F (32) y CBW 0225 (40) (éste último tiene como progenitor también a Bonarense INTA Facón).

La mayor parte de las accesiones de origen argentino de este clúster fue obtenida realizando cruzamientos en nuestro país, utilizando progenitores de origen mexicano: Buck Platino (1), Buck Esmeralda (3), Buck Cristal (4), Buck Ámbar (5), B#27 (31), ACA 1801F (32), CBW 0141 (36), CBW 0210 (39), CBW 0225 (40), Buck Granate (64), CBW 08131 (164), ACA 4420.08 (167) y Buck 32.1375.4-3-4-1 (168). Los cultivares ACA 1901F (65) y ACA DD26 (131) provienen de una crusa realizada en EEUU, en donde uno de los parentales proviene de CIMMYT.

Como fue mencionado anteriormente, las accesiones chilenas se ubicaron en el tercer y cuarto clúster del DAPC. En base a la información de cruzamientos, historial de selección y otros datos agronómicos (ciclo vegetativo, aspecto de planta) se podría considerar que los genotipos de este país sudamericano provienen de CIMMYT. Lo mismo ocurriría para las accesiones identificadas con origen WANA del clúster 3, cuyos pedigrees tienen importante composición de germoplasma CIMMYT.

El **clúster 4** estuvo conformado por accesiones argentinas (23,3%), chilenas (53,3%) y del CIMMYT (23,3%). La mayor parte de los genotipos chilenos y mexicanos se ubicaron en este clúster (64,0 y 63,3%, respectivamente).

Los cultivares argentinos del clúster fueron: VF 0154 (20), VF 003 (24), VF 0136 (27), VF 0137 (28), B#24 (29), CBW 0002 (51) y CBW 0004 (52); mientras que los provenientes de Chile fueron: Lleuque (136), Quc 3585-2007 (137), Quc 3739-2008 (138), Quc 3587-2007 (140), Quc 3693-2008 (141), Quc 3584-2007 (142), Quc 3738-2008 (143), Quc 3506-2007 (144), Quc 3755-2008 (145), Quc 3672-2008 (146), Quc 3694-2008 (148), Quc 3730-2008 (152), Quc 3775-2008 (153), Quc 3559-2009 (154), Quc 3506-2009 (155) y Quc 3462-2009 (157). Por último, las accesiones de CIMMYT

en este grupo fueron 65-IAT2 (14), 69-IAT2 (16), 71-IAT2 (17), 73-IAT2 (18), Gan (97), 7100 IDSN 39 (169) y 7144IDSN 39 (170).

Los materiales argentinos agrupados en este clúster son introducciones de líneas estabilizadas provenientes de CIMMYT. Probablemente este sea el factor más significativo que los diferencia de los cultivares argentinos del tercer clúster, en donde se observaron efectos de selección y/o cruzamientos realizados en nuestro país.

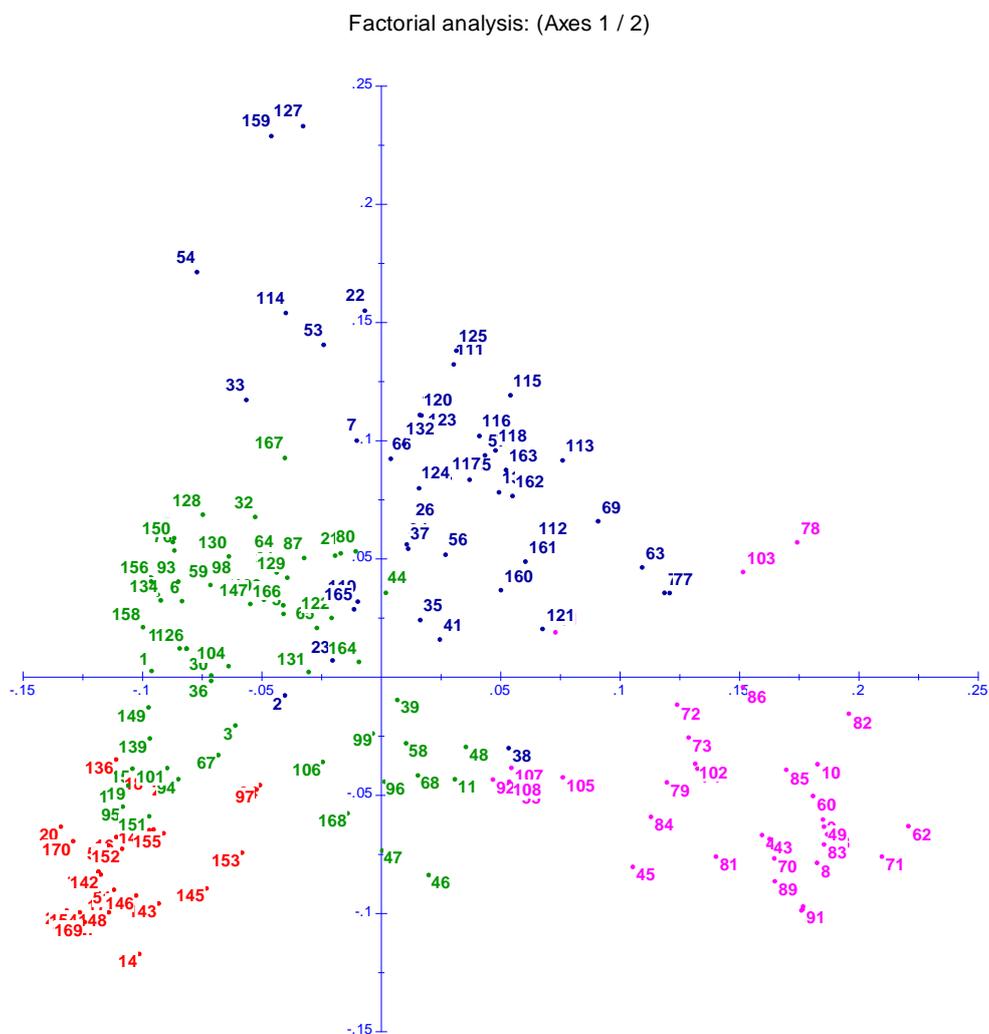
En base a la información de cruzamientos, historial de selección y otros datos agronómicos (ciclo vegetativo, aspecto de planta) se podría considerar que los genotipos chilenos provienen de CIMMYT, al igual que los agrupados en el tercer clúster. Se debería contar con mayor información por parte de los mejoradores de este país sudamericano, para encontrar las razones de separación genética de los materiales en dos clústeres (3 y 4). No obstante, la marcada similitud genética entre los cultivares de CIMMYT y Chile observada en este trabajo, confirmaría la estrecha relación de ambos programas de mejoramiento (Schulthess y Schwember, 2013). El germoplasma desarrollado por CIMMYT encuadra bien en los esquemas productivos chilenos, donde se prefieren cultivares de ciclo corto, de buena sanidad y con buena aptitud para planteos de producción bajo riego.

Luego del análisis de clústeres obtenidos por DAPC, a modo de resumen, podría considerarse que el primer clúster estuvo integrado en su mayoría por accesiones argentinas y francesas, en donde los genotipos nacionales provienen de cruzamientos entre materiales europeos no italianos/ norteamericanos con germoplasma CIMMYT e italiano tradicional. Es probable que la selección de los mismos en los ambientes del sur de la provincia de Buenos Aires los haya ubicado en este clúster. El segundo clúster fue conformado por accesiones italianas (con una fuerte influencia genética del WANA), el grupo "Omrabi" del WANA y materiales argentinos "tradicionales". En el tercer y cuarto clúster se evidenció la marcada influencia que ha tenido la introducción/ selección/ cruzamientos de materiales provenientes de CIMMYT en las distintas regiones del mundo; particularmente en el caso de América del Sur (clústeres 3 y 4) y WANA (clúster 4).

El DAPC arrojó resultados de importancia práctica al momento de programar cruzamientos, ya que esta metodología maximiza la diferencia entre clústeres. De esta manera, al separar a los genotipos en cuatro clústeres distintos entre sí, se podría

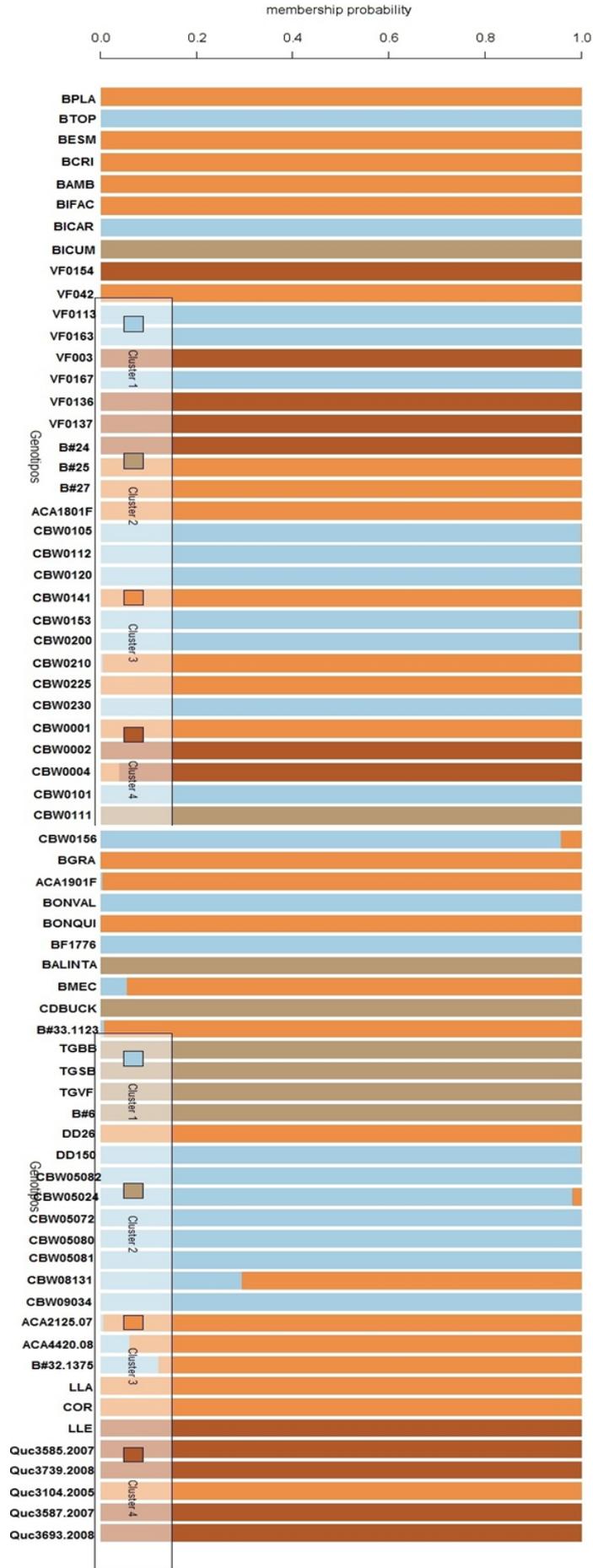
generar mayor variabilidad eficientemente en futuras hibridaciones entre accesiones que pertenezcan a distintos clústeres genéticos.

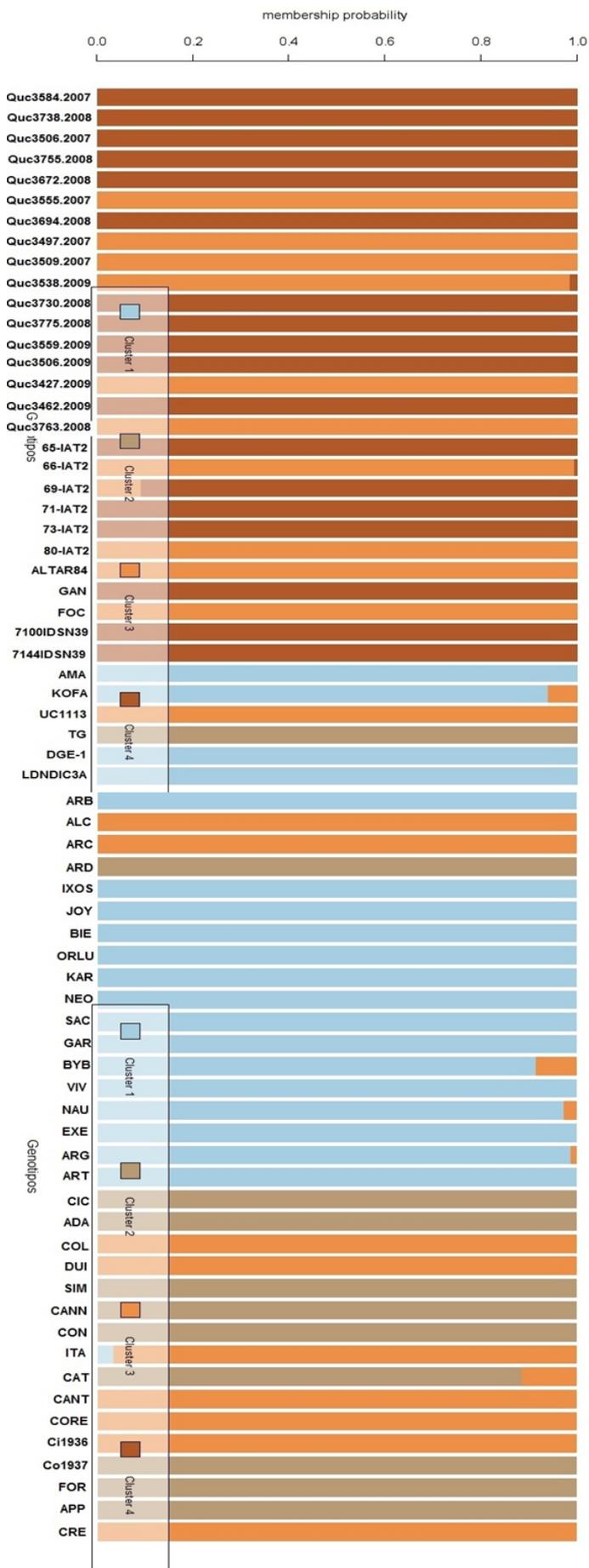
Los resultados obtenidos a través de DAPC fueron graficados a través de la representación del análisis de coordenadas principales basados en la matriz de distancias genéticas (Figura 15).

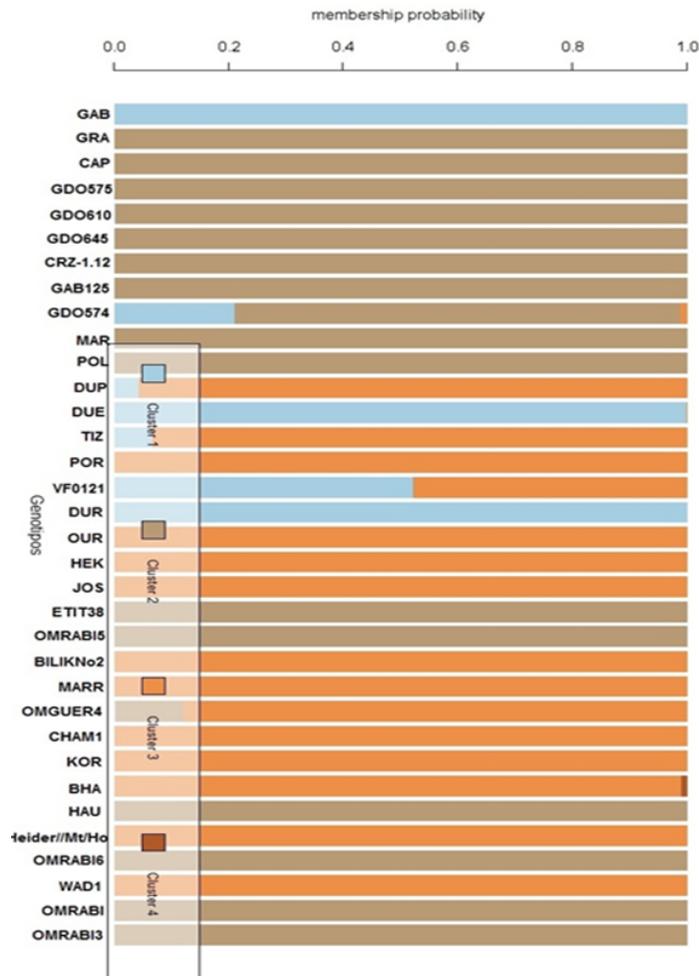


**Figura 15.** Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) utilizando 1000 SNPs con bajo DL en la colección de CERZOS (n=170) obtenidos por DAPC. En color azul, fucsia, verde y rojo, las accesiones pertenecientes a los clústeres 1, 2, 3 y 4 respectivamente.

Las probabilidades de pertenencia a cada clúster se observan en la Tabla AT10 del Apéndice, cuya representación gráfica se muestra en la Figura 16.





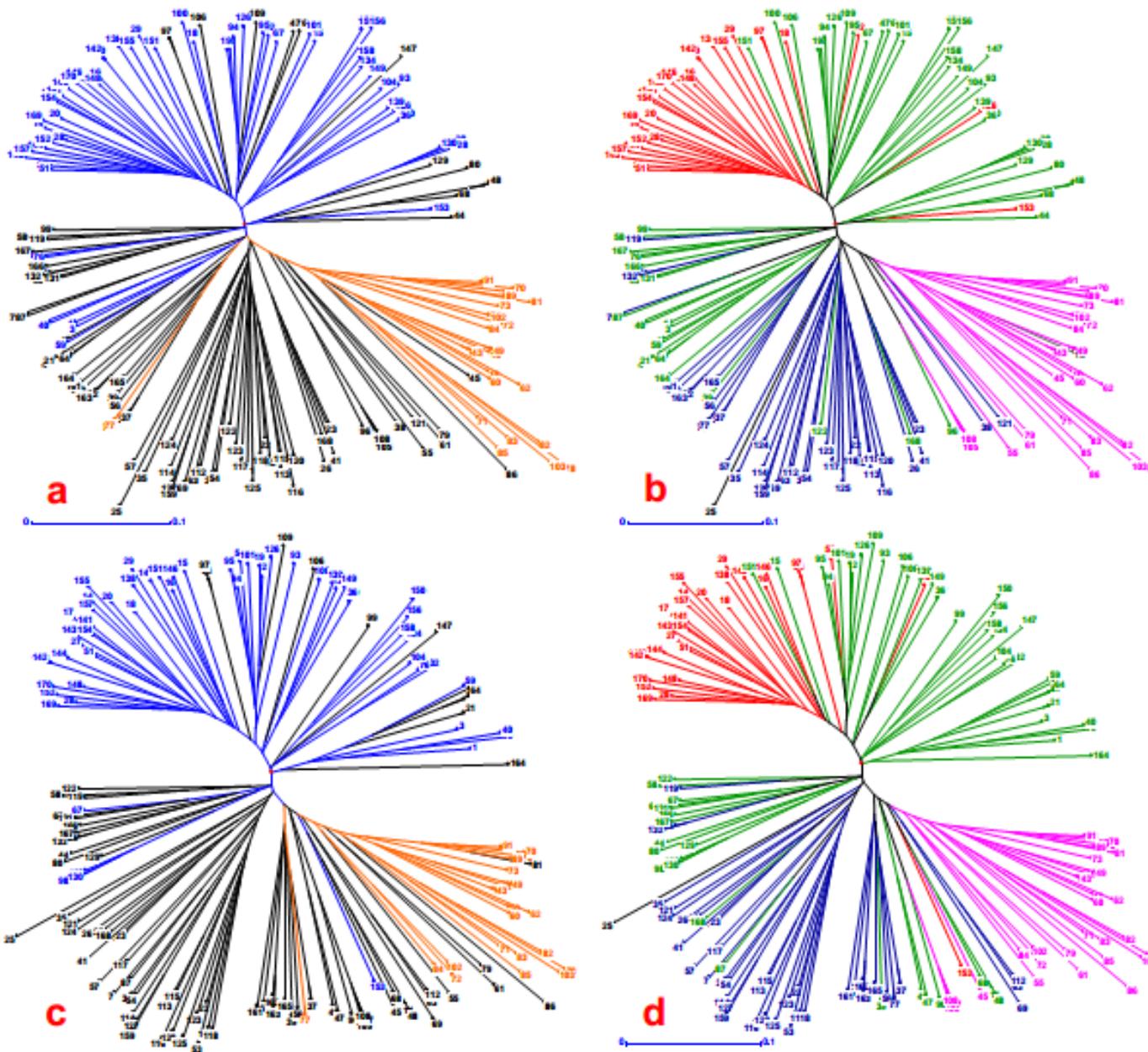


**Figura 16.** Probabilidades de pertenencia de cada uno de los genotipos de la colección de CERZOS en los clústeres hallados por DAPC.

### 3.5. Relaciones entre la Estructura Poblacional (STRUCTURE y DAPC) y Árboles de Diversidad Genética

La asignación de las 170 accesiones de la colección del CERZOS a los clústeres determinados mediante STRUCTURE y DAPC fue representada en árboles de diversidad (Figura 17). Los dendrogramas radiales generados con los 1000 SNPs con bajo DL ( $r^2 < 0,5$ ), estuvieron, en general, de acuerdo con los análisis del STRUCTURE ( $K=2$ ) y DAPC ( $K=4$ ) (Figura 17 **a** y **b**). Algunos individuos fueron asignados a diferentes clústeres en función de la metodología estructural utilizada.

En primer lugar, la mayor similitud entre ambos enfoques fue encontrada para el segundo clúster (Figura 17 **a**, color naranja y 17 **b**, color fucsia); ello indicaría que los 26 genotipos en común asignados a este clúster mediante STRUCTURE y



**Figura 17.** Árboles de diversidad radiales mostrando resultados del STRUCTURE (a y c) y DAPC (b y d).

a y b: árboles confeccionados con los 1000 SNPs en bajo DL ( $r^2 < 0,5$ ). c y d: árboles confeccionados con 3745 SNPs.

Árboles a y c: Clúster 1: azul; Clúster 2: naranja; Mixto: negro.

Árboles b y d: Clúster 1: azul oscuro; Clúster 2: fucsia; Clúster 3: verde; Clúster 4: rojo; Mixto: negro.

DAPC serían fácilmente agrupados en una subpoblación diferente al resto por cualquiera de las dos metodologías empleadas.

Dichos genotipos fueron Bonaerense INTA Cumenay (8), Ciccio (9), Adamello (10), Simeto (13), Cannizzo (42), Concadoro (43), Co 1937 (49), Fortore (60), Appullo (62), Granato (70), Capeiti (71), Gerardo 575 (72), Gerardo 610 (73), Gerardo 645 (74), Etit 38 (78), Candéal Durumbuck (81), CRZ-1.12 (82), GAB 125 (aristas blancas) (83), Gerardo 574 (84), Maristella (85), Taganrog (88), Taganrog Buck Balcarce (89), Taganrog Sel. BUCK (90), Taganrog Vilela Fideos (91), Buck N°6 (102) y Haurani (103).

Por otra parte, los genotipos pertenecientes al clúster 1 del STRUCTURE (n=60, color azul en Figura 17 a y c) se ubicaron en los clústeres 3 y 4 determinados por DAPC (colores verde y rojo respectivamente, en Figura 17 b y d). 32 genotipos del clúster 1 determinado vía STRUCTURE se correspondieron con el 53,3% de las accesiones del clúster 3 vía DAPC, mientras que las accesiones restantes (n=28) conformaron el 93,3% del cuarto clúster del DAPC.

Si bien los clústeres 3 y 4 del DAPC contuvieron un mayor número de accesiones que no integraron el clúster 1 del STRUCTURE (principalmente el clúster 3), el análisis por DAPC permitió identificar indicios de subestructura dentro del primer clúster hallado con STRUCTURE.

La mayor parte de las accesiones que no pudieron ser asignadas a los clústeres en STRUCTURE (identificadas como "Mixto") se ubicaron en el clúster 1 y 3 del DAPC (51,2% y 34,1% respectivamente).

Al realizar la comparación entre dendrogramas de 1000 SNPs en bajo DL y 3745 SNPs (Figura 17 a vs. c y b vs. d) se evidenciaron ausencias de cambios sustanciales en el patrón de distribución de los clústeres encontrados mediante las dos metodologías de análisis de la estructura poblacional. Por consiguiente, los 1000 SNPs seleccionados resultaron útiles para calcular diferencias genéticas mayores entre clústeres subpoblacionales.

Las mayores diferencias visuales entre accesiones se dieron entre los clústeres 2 y 4 del DAPC (Figura 17 d, colores fucsia y rojo, respectivamente). Se observaron variaciones en las similitudes/diferencias genéticas entre genotipos al incluir mayor

cantidad de marcadores (cambios en la posición de las accesiones dentro del árbol). Nuevamente, los genotipos del clúster 2 del STRUCTURE y de los clústeres 2 y 4 del DAPC son los que mostraron un menor cambio posicional comparando los dendrogramas de 1000 y 3745 SNPs.

### **3.6. Elección del modelo de Estructura Poblacional: STRUCTURE vs. DAPC**

Los distintos algoritmos utilizados para encontrar clústeres en las poblaciones son útiles para modelar realidades complejas, que muchas veces distan de seguir modelos poblacionales. Los clústeres genéticos pueden ser estructuras significativas y reflejar procesos biológicos de interés, aun así, continúan siendo modelos.

Una cuestión de mayor interés sería averiguar cuántos clústeres son útiles para describir a una población. Se debe entender que los clústeres son herramientas para resumir y comprender de manera más adecuada a la población. Teniendo en cuenta este concepto, no existiría un número “real” de subpoblaciones, pero algunos valores de K son mejores que otros y captan la información genética de manera más eficiente (Jombart y Collins, 2015).

En el presente trabajo, los materiales de diferentes orígenes geográficos se ubicaron mezclados dentro de los clústeres definidos por el set de marcadores con bajo DL. El patrón de separación de los clústeres estaría asociado a intercambios de germoplasma, cruzamientos, introducciones directas y selección durante la historia de mejoramiento, tanto en nuestro país como en el exterior. Este comportamiento coincide con lo hallado recientemente en trigo candeal por Mengistu et al. (2016) y Liu et al. (2017), en el cual las accesiones de distintos orígenes geográficos se agruparon en distintas proporciones en los clústeres encontrados. En el trabajo de Liu et al. (2017), el número de clústeres hallados fue menor que el número de orígenes geográficos (3 clústeres vs. 8 orígenes geográficos); similar a lo ocurrido en la presente tesis.

Los diferentes enfoques utilizados para analizar la estructura de la colección del germoplasma del CERZOS (PCoA, STRUCTURE y DAPC) proporcionaron información complementaria. El software STRUCTURE permitió detectar clústeres de diversidad globales. Sin embargo, el número más probable de clústeres en base al criterio  $\Delta K$  de Evanno et al. (2005) fue  $K=2$ . En muchos casos, el método Evanno es capaz de detectar sólo el nivel más elevado de estructura de los genotipos, ya que se

enfoca exclusivamente en el cambio de la pendiente. De acuerdo con algunos autores, esto podría provocar que el  $\Delta K$  sea máximo de forma artificial en  $K=2$  (Campos et al., 2016; <https://groups.google.com/forum/#!forum/structure-software>). El valor  $K=2$  ha sido reportado frecuentemente al analizar colecciones de germoplasma (Vigouroux et al., 2008; Cubry et al., 2013; Liang et al., 2015; Novoselović et al., 2016; Baytar et al., 2017; Sharma et al., 2017; Pasam et al., 2017).

Además, se debe tener en cuenta que el modelo matemático del software STRUCTURE fue diseñado para agrupar individuos en subpoblaciones dentro del equilibrio de Hardy-Weinberg (Kalinowski, 2011), y no siempre explicaría lo que ocurre en poblaciones sujetas a las distintas fuerzas que afectan a las poblaciones.

Los resultados obtenidos a través del STRUCTURE fueron considerados como insuficientes al momento de analizar la estructura poblacional de la colección de CERZOS, ya que gran parte de los genotipos no pudieron ser asignados claramente a alguno de los dos clústeres (probabilidad > 0,80) y, además, el número de clústeres detectados ( $K=2$ ) no se ajustaría a la colección. Los clústeres hallados evidenciaron las mayores disimilitudes (clúster 1 relacionado a CIMMYT y clúster 2 relacionado a genotipos italianos y Taganrog), pero el software no pudo encontrar un mayor número de clústeres con menores niveles estructurales.

El DAPC fue una alternativa interesante al software STRUCTURE, ya que no requiere que las poblaciones estén en equilibrio de Hardy-Weinberg y puede procesar gran cantidad de datos en poco tiempo. Sin embargo, como sucede con otros métodos multivariados, la reducción de información genética a distancias entre individuos o entre poblaciones podría representar una pérdida de información.

En el presente trabajo, el DAPC logró proporcionar una descripción eficiente de los clústeres genéticos utilizando unas pocas variables sintéticas. Los clústeres hallados ( $K=4$ ), fueron coherentes con la información de pedigree y se ajustarían mejor a la diversidad genética conocida a priori de la colección.

La identificación de clústeres subpoblacionales mediante DAPC ha sido utilizado en gran cantidad de publicaciones científicas de genética vegetal (Macharia, 2013; Qui et al., 2015; Rosyara et al., 2016; Campoy et al., 2016; González et al., 2016; Monteiro et al., 2016; Zaidi et al., 2016; Berdugo-Cely et al., 2017; N'Diaye et al., 2017; Stetter et al., 2017; Wang et al., 2017) en conjunto con el método Bayesiano del

software STRUCTURE. Es frecuente que el número de clústeres elegido cambie según la metodología utilizada para definir la estructura poblacional (DAPC o método Bayesiano implementado en STRUCTURE) (Macharia, 2013; Qui et al., 2015; Rosyara et al., 2016; Campoy et al., 2016).

Por otra parte, la metodología DAPC provee probabilidades de pertenencia de cada individuo para los distintos grupos, basándose en las funciones discriminantes retenidas. Estas probabilidades son diferentes de los coeficientes arrojados por softwares como STRUCTURE; de todas maneras, pueden ser interpretados como la cercanía de los individuos a los diferentes clústeres. El valor de la probabilidad también proporciona información de cuán bien definidos están los clústeres (Jombart y Collins, 2015). En el trabajo realizado por N'Diaye et al. (2017) en trigo candeal, se utilizaron los valores de probabilidad obtenidos por DAPC para la construcción de la matriz Q necesaria para el MA.

### 3.7. Estructura poblacional y su impacto en el fenotipo

Se pudo explorar la asociación entre la estructura de la colección de CERZOS (n=170) encontrada mediante DAPC y los caracteres fenotípicos estudiados en esta tesis medidos en la campaña 2014 (170 genotipos). De esta manera, la estructura de la población fue asociada a diferencias en el rendimiento, días a espigazón, peso de mil granos, y contenido de proteína (Tablas AT11, Apéndice; 11 y 12). No fue posible detectar diferencias entre los diferentes clústeres para la fuerza de gluten, posiblemente a que cada clúster fue integrado por genotipos de rangos amplios de calidad industrial (Tablas AT11, Apéndice). Probablemente, los marcadores que pudiesen separar clústeres de calidad no fueron utilizados (filtrados por alto DL).

**Tabla 11.** Estimadores de las medias de los caracteres fenotípicos medidos, según Clúster proveniente del DAPC, campaña 2014. Rendimiento (RTO, Kg ha<sup>-1</sup>), días a espigazón (dEsp, días), peso de mil granos (TKW, g), contenido de proteína (PROT, %) y fuerza de gluten (SDS, mm); campaña 2014.

	Estimadores de la media				
	RTO14	dEsp14	TKW14	PROT14	SDS14
<b>Clúster 1</b>	3385	78	34.3	12.6	65
<b>Clúster 2</b>	2787	75	35.8	13.0	62
<b>Clúster 3</b>	3503	72	36.0	12.4	64
<b>Clúster 4</b>	3794	72	32.3	12.0	65

**Tabla 12.** Diferencias en los estimadores de las medias entre los clústeres hallados mediante DAPC. Rendimiento (RTO, Kg ha<sup>-1</sup>), días a espigazón (dEsp, días), peso de mil granos (TKW, g.), contenido de proteína (PROT, %) y fuerza de gluten (SDS, mm), campaña 2014.

		<b>RTO14</b>	<b>dEsp14</b>	<b>TKW14</b>	<b>PROT14</b>	<b>SDS14</b>
<b>Clúster 1</b>	<b>Clúster 2</b>	**	**	ns	**	ns
"	<b>Clúster 3</b>	ns	**	*	ns	ns
"	<b>Clúster 4</b>	**	**	*	**	ns
<b>Clúster 2</b>	<b>Clúster 3</b>	**	**	ns	**	ns
"	<b>Clúster 4</b>	**	**	**	**	ns
<b>Clúster 3</b>	<b>Clúster 4</b>	**	ns	**	**	ns

Los cultivares de los clústeres 3 y 4 mostraron ciclos vegetativos cortos (72 días a espigazón). Como fue mencionado previamente, los clústeres 3 y 4 estuvieron integrados por materiales provenientes de CIMMYT, sus cruzamientos y selección. Gran parte del germoplasma desarrollado en este centro internacional de mejoramiento está destinado a ser cultivado en regiones cálidas, con o sin estación seca, en donde, normalmente se prefieren ciclos vegetativos cortos para alcanzar la seguridad alimentaria (<http://www.cimmyt.org/annual-reports/>; <http://www.cimmyt.org/food-security/>). En nuestro país, este tipo de cultivares logran mejor desempeño agronómico en siembras tardías (a partir de mediados de julio para los ambientes del sur de la provincia de Bs. As.).

Por otra parte, los genotipos del primer clúster mostraron la mayor longitud de ciclo vegetativo (78 días en promedio), en coincidencia con sitios geográficos de origen y selección en donde se prefieren los ciclos vegetativos largos e intermedios, con buena tolerancia a frío; por ejemplo, Francia, EEUU y el sur de la provincia de Buenos Aires. La obtención de variedades y líneas elite de ciclos vegetativos intermedios a largos ha sido uno de los principales objetivos del programa público de mejoramiento nacional de los últimos años (CEI Barrow e INTA Bordenave) (Ing. Carlos Jensen, comunicación personal). Se puede mencionar a Bonaerense INTA Cariló (7), VF 0113 (22), VF 0163 (23), VF 0167 (26), CBW 0105 (33), CBW 0112 (34), CBW 0120 (35), CBW 0153 (37), CBW 0230 (41), CBW 0101 (54), CBW 05082 (133), CBW 05024 (160), CBW 05072 (161), CBW 05080 =Bonaerense INTA Quillén (162) y CBW 05081 (163), como los principales cultivares en donde se ha buscado una mayor duración del ciclo vegetativo, ubicados en el clúster 1.

El segundo clúster presentó una situación intermedia para la variable dEsp (75 días).

Fue posible encontrar diferencias en el rendimiento ( $\text{Kg ha}^{-1}$ ) entre los clústeres. El clúster 4 presentó en promedio, los mayores valores, seguido del 3, 1 y finalmente el 2. Dichas diferencias podrían ser atribuibles, en parte, a las fechas de siembra de los ensayos en el año 2014, favorables a los ciclos vegetativos cortos (fin de julio y principios de agosto; Tabla AT2, Apéndice). Esta justificación es pertinente a los clústeres 4, 3 y 1. La fecha de siembra óptima recomendable para alcanzar los mayores rendimientos para gran parte de los genotipos que integran el clúster 1 por su duración de ciclo vegetativo sería desde fines de junio a mediados de julio. A pesar de ello, no se hallaron diferencias de rendimiento entre los clústeres 1 y 3, posiblemente por el buen potencial de rendimiento de los genotipos, aún en siembras tardías.

Las diferencias de RTO entre los clústeres 3 y 4 (igual ciclo vegetativo en promedio) podrían deberse a las características climáticas particulares de 2014, en donde se presentaron precipitaciones y temperaturas muy por encima del registro histórico en todas las localidades (Tabla AT1, Apéndice). Esta situación meteorológica pareció ser favorable a los genotipos que integraron el cuarto clúster.

La explicación del menor rendimiento de las accesiones ubicadas en el segundo clúster podría deberse a que son materiales en su mayoría “antiguos”, en la actualidad superados por el mejoramiento genético y, en muchos casos, sin genes de enanismo.

Los valores de proteína entre clústeres se ubicaron en un ranking inverso al del rendimiento, es decir, a mayores rendimientos, menores valores de contenido de proteína en grano (clúster 2, 1, 3 y 4).

Como fue mencionado previamente, los valores de TKW fueron bajos para lo esperado en trigo candeal, explicado en parte, por las características del 2014, en donde las condiciones favorables para alcanzar buenos rendimientos provocaron un mayor número potencial de granos, con el consecuente descenso en su peso unitario. Además, las temperaturas superiores a la media histórica pudieron provocar un menor período de llenado de granos, ocasionando una caída adicional en el TKW. No obstante, es clara la diferencia entre el TKW del clúster 4 y el resto de los clústeres, atribuible a los mayores rendimientos y a que los materiales provenientes de CIMMYT,

con un elevado número de espigas  $m^{-2}$ , y que históricamente poseen menores TKW que materiales de otros orígenes cuando se los cultiva en el sur bonaerense (Ing. Carlos Jensen, comunicación personal). Es posible que la fecha de siembra de los ensayos en 2014 haya provocado reducción en el TKW de los materiales del clúster 1.

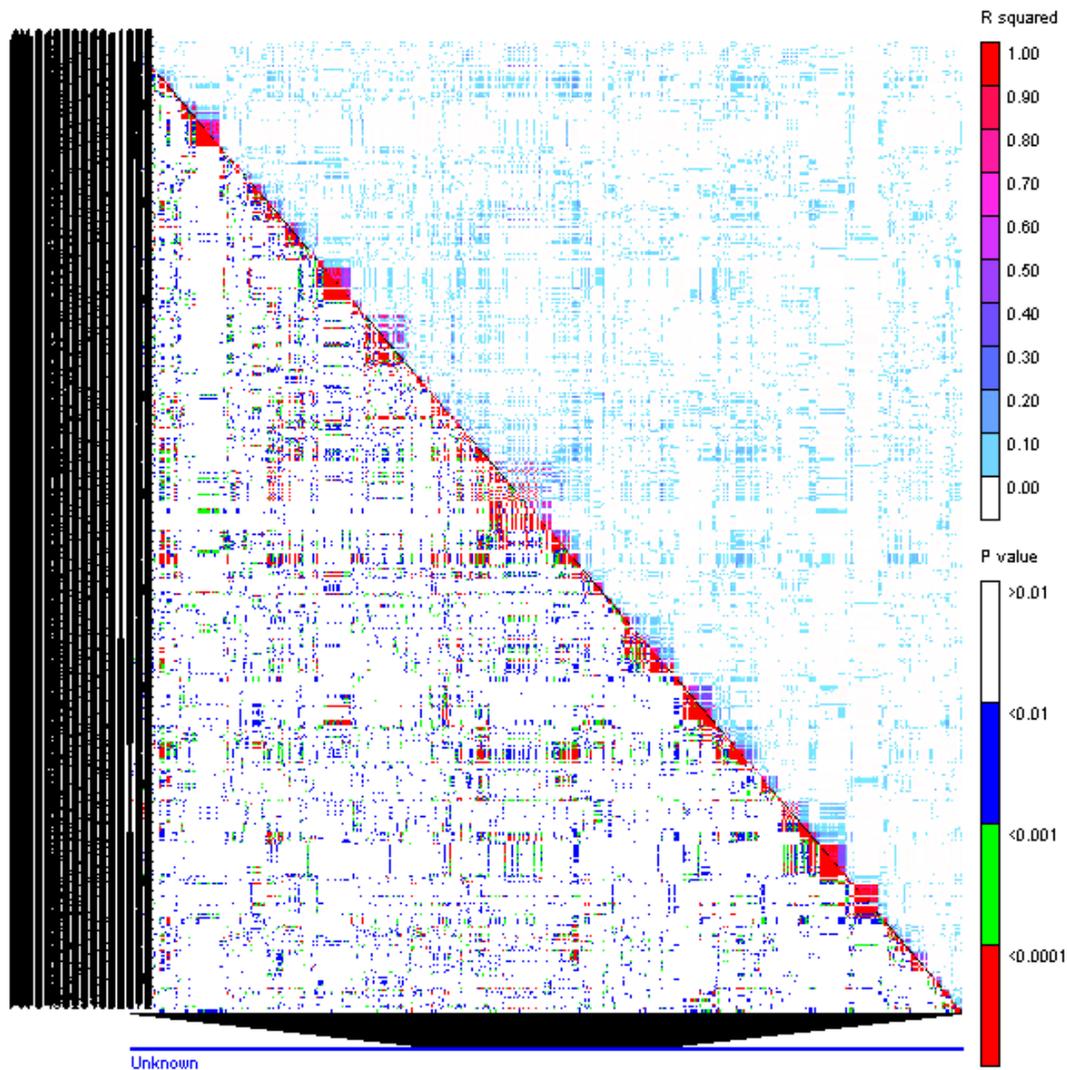
El análisis entre caracteres fenotípicos y los clústeres encontrados mediante DAPC, aunque exploratorio, podría ser de utilidad para describir, a grandes rasgos, las características agronómicas de la colección de CERZOS. Además, se debe tener en cuenta que la confección de los clústeres fue realizada a partir de un set de 1000 marcadores en bajo DL.

### **3.8. Cobertura del genoma y DL basado en el array 35K**

De los 3734 marcadores seleccionados del array 35K (Tabla 6), 2887 SNPs contaron con posición asignada en el mapa de Allen et al. (2016). Estos 2887 marcadores cubrieron una longitud total de 2793 cM (densidad promedio 1,03 SNP cM<sup>-1</sup>). La caída del DL fue relativamente rápida, propia de una especie autógama, y la diversidad observada en la colección del CERZOS, cayendo a valores de  $r^2$  inferiores a 0,2 alrededor de los 5 cM en promedio (Figura AF5, Apéndice). Este comportamiento es particularmente importante en condiciones de densidades de marcadores inferiores a las óptimas, como es el caso del trigo (Mengistu et al., 2016). Cuando se detecta un locus asociado a alguna característica fenotípica en particular en aquellas poblaciones con bajo DL, se puede tener una mayor seguridad en que se está cercano al locus causal de tal asociación (menor chance de falsos positivos) (Edwards et al., 2015).

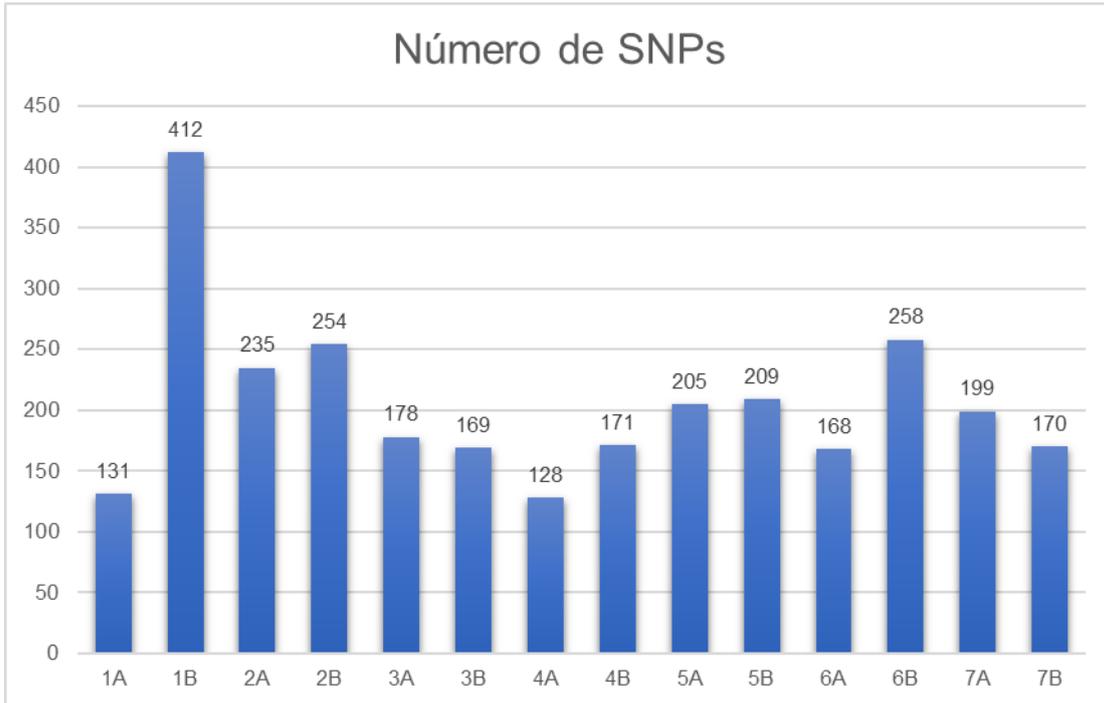
La identificación del DL entre marcadores es altamente útil dado que éste podría condicionar la potencia del estudio de asociación. Dado que no fue posible contar con todas las posiciones y distancias genéticas entre los marcadores, se representó al DL entre los 3745 marcadores (valor  $r^2$ ) y su probabilidad asociada (Flint-Garcia et al., 2003; Gaut and Long, 2003) (Figura 18).

Se realizaron un total de 1.048.575 de comparaciones de a pares. Sólo 6874 mostraron valores de  $r^2 > 0,5$  y 16694 comparaciones  $r^2 > 0,2$ . De esto se desprende que la colección completa presenta bajos valores de DL entre los marcadores seleccionados para el MA, lo que demuestra la idoneidad de la colección de CERZOS para trabajos de MA y además, brindaría una mayor seguridad al momento de encontrar asociaciones entre fenotipo-genotipo.



**Figura 18.** Matriz de DL de 3745 marcadores. Por encima de la diagonal se ubican los coeficientes de correlación ( $r^2$ ) entre cada par de marcadores y por debajo de la diagonal los valores de significancia asociados al valor  $r^2$ . A la derecha del gráfico se muestran las escalas de colores de referencia.

La cantidad de marcadores mapeados en el genoma B fue mayor que para el A (1643 vs. 1244 SNPs respectivamente) (Figura 19). Sin embargo, su la densidad de marcadores para cada genoma fue similar (0,996 SNP  $cM^{-1}$  para el A y 1,064 SNP  $cM^{-1}$  para el B).



**Figura 19.** Número de marcadores en ambos genomas de trigo candeal con posición asignada en Allen et al. (2016).

## **Capítulo 3: Mapeo por Asociación para los días a espigazón, rendimiento, peso de mil granos, contenido de proteína en grano y fuerza de gluten en trigo candeal.**

### **1. Introducción**

#### **1.1. Estudios de mapeo por asociación (MA) en plantas**

Algunos de los primeros mapeos por DL fueron realizados en maíz (Bar-Hen et al., 1995), arroz (Virk et al., 1996) y avena (Beer et al., 1997). Los dos primeros predijeron la asociación de caracteres cuantitativos usando marcadores RAPD e isoenzimas, respectivamente. Beer et al. (1997) asociaron 13 QTLs con loci RFLP utilizando 64 variedades de avena y landraces. En estos estudios, la cantidad de marcadores utilizados fue baja, y sin tener en cuenta la estructura de la población. El primer estudio empírico de asociación para un gen candidato teniendo en cuenta una gran cantidad de marcadores para corregir el efecto de la estructura poblacional fue realizado en maíz, en el locus *D8* y su asociación con el momento de floración (Pritchard, 2001). Aranzana et al. (2005) fueron los primeros en promover el primer estudio de asociación amplio del genoma (GWAS) en *Arabidopsis*. A partir de allí se desarrollaron una gran cantidad de investigaciones enfocadas al DL y MA en muchas especies de plantas. Estos trabajos fueron revisados por Gupta et al. (2005) y luego por Zhu et al. (2008).

En los últimos años los estudios de MA en plantas se han expandido gracias a las ventajas de las tecnologías de secuenciación, que permiten aumentar la eficiencia y a la larga reducir los costos a través del desarrollo de una elevada cantidad de marcadores como los SNPs (Soto-Cerda y Cloutier, 2012).

##### **1.1.1. Ventajas y limitantes del MA**

La alta resolución potencial en la localización de un QTL que controle un carácter de interés es la ventaja principal del MA en comparación con el mapeo tradicional. A través del MA se podrían identificar mayor cantidad de alelos y proporcionar resultados de marcadores en detalle para un gran número de líneas/variedades, rápidamente disponibles para su aplicación en el mejoramiento (Yu y Buckler, 2006). Las interacciones complejas entre alelos (epistasias) en varios loci y genes de efectos menores se pueden identificar, remarcando/resaltando a los

genotipos superiores en una población de mejoramiento (Tian et al., 2011). No son necesarios tamaños de población tan grandes como en el mapeo tradicional para la obtención de resultados similares.

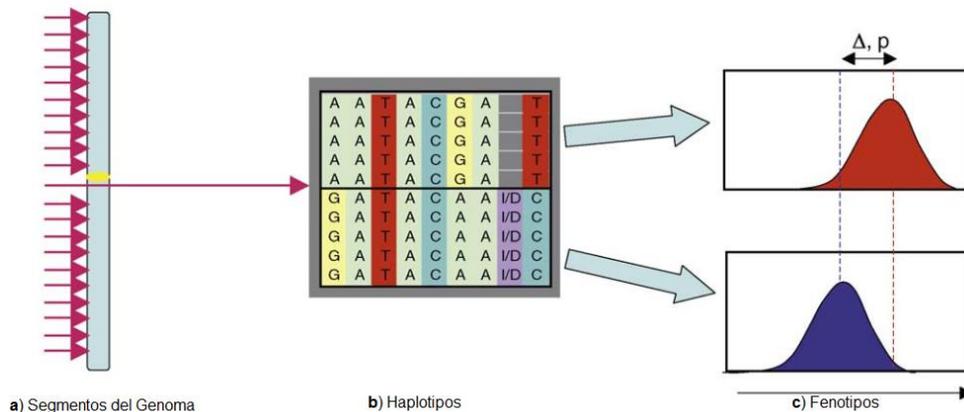
El MA posee algunas limitantes, como por ejemplo cuando el carácter de interés está fuertemente influenciado por la estructura de la población. Cuando se aplican métodos estadísticos para corregir por estructura poblacional, las diferencias entre subpoblaciones son “ignoradas” para buscar asociaciones marcador-carácter. Por lo tanto, los polimorfismos entre sub-poblaciones responsables por las diferencias fenotípicas no son detectados, restándole poder de detección al MA. La estructura poblacional afecta fundamentalmente a caracteres adaptativos (Stich y Melchinger, 2010). Además, el MA requiere una mayor cantidad de marcadores para realizar GWAS que el mapeo tradicional. El número de marcadores dependerá también del tamaño del genoma en consideración y de la extensión del DL. Por lo tanto, se debe hacer un análisis de costo-beneficio.

El poder del MA para detectar asociaciones se ve influenciado por la distribución de las frecuencias alélicas. Los resultados de muchos estudios sugieren que un alto porcentaje de los alelos son raros (Myles et al., 2009). Los alelos raros no pueden ser evaluados adecuadamente porque, por definición, están presentes en demasiados pocos individuos y carecen de poder de resolución. Como consecuencia, una importante porción de la heredabilidad permanecerá sin ser detectada. Para aquellos alelos raros, se puede utilizar al mapeo tradicional como estrategia de estudio, ya que la correlación entre la estructura poblacional y los fenotipos puede romperse, y las frecuencias alélicas pueden modificarse para aumentar el poder del mapeo. (Stich y Melchinger, 2010). Por lo tanto, **ambas formas de mapeo deberían considerarse complementarias.**

### **1.1.2. Estudios de MA en la actualidad**

Hoy en día existen dos metodologías para llevar a cabo el mapeo por asociación: Asociación(es) de gen(es) candidato(s) (“Candidate Gene Association”) y Exploraciones del Genoma Completo (“Whole Genome Scan”), también conocidos como Estudios de Asociación Amplios del Genoma (“**Genome-Wide Association Studies**”, **GWAS**). En la primera de ellas, se prueba si existe una correlación entre los polimorfismos de ADN entre el gen “A” y el carácter de interés; mientras que el GWAS implica probar a través del genotipado exhaustivo, con marcadores distribuidos

densamente en todos los cromosomas que uno (o más) de los loci en consideración es/son responsable(s) de la variación en el carácter, o está en DL con el locus que causa la variación del carácter (Rafalski, 2010). En la asociación para gen candidato se asume la comprensión de la genética del carácter, pudiendo ser considerada un subconjunto de una exploración más amplia del genoma. La Figura 20 explica el principio de los análisis de asociación.



**Figura 20:** Principios de Estudios de Asociación. **a)** Una colección diversa de individuos es genotipada densamente a lo largo del genoma. **b)** los genotipos se dividen entre grupos según su haplotipo (mostrado) o SNPs individuales para cada locus. **c)** Se comparan las distribuciones de los valores fenotípicos para cada haplotipo (o alelos) y se prueba estadísticamente la probabilidad de ocurrencia de la hipótesis nula (“Las distribuciones son equivalentes”). Tomado de Rafalski, 2010.

## 1.2. Diseño de los experimentos para GWAS

El diseño de las poblaciones y la densidad de marcadores a utilizar son puntos muy importantes para tener en cuenta en el MA. Uno de los causantes de los falsos positivos es la estructura de población, la cual es la división de la población en subgrupos distinguibles por el parentesco. La estructura de la población puede ser evaluada utilizando un número limitado de marcadores y la salida del análisis puede ayudar a evitar este tipo de error (Pritchard et al., 2000).

Grandes colecciones de germoplasma proporcionan un mayor poder de resolución, y en la práctica se necesitan al menos 100-500 individuos. La interacción entre el número de individuos, las frecuencias de distribución alélicas y la precisión en el fenotipado es compleja (Yu et al., 2008; Purcell et al., 2003).

Antes de elegir el número apropiado de marcadores (normalmente SNPs) para la exploración del genoma, es necesario conocer el DL en la población elegida para su estudio. El DL definido como la asociación entre loci en general disminuye a medida que aumenta la distancia entre ellos, más lentamente en autógamas (trigo, soja) y más rápidamente en especies halógamas (maíz), aunque el mejoramiento puede impactar fuertemente sobre el DL (Flint-García y Thornsberry, 2003; Gaut y Long, 2003). El DL no es uniforme en el genoma, en donde normalmente existe un mayor DL rodeando a las regiones centroméricas de los cromosomas.

La resolución genética de cualquier metodología de mapeo depende del número de recombinaciones disponibles en la población de mapeo, medido como la tasa de caída del DL. En aquellas colecciones con individuos no emparentados han pasado muchas generaciones desde el último antecesor en común, y por lo tanto la resolución del mapeo por asociación será, en general, mayor que en una población de mapeo biparental. Además, para lograr una mayor resolución de mapeo se necesita una densidad de marcadores alta para asegurar una buena cobertura del genoma.

Es importante destacar que el poder del MA será fuertemente dependiente de la calidad de la **información fenotípica**. Se requieren diseños de experimentos adecuados, además de establecer claramente qué carácter se va a evaluar y la metodología para hacerlo. Hoy en día existen tecnologías de precisión para el fenotipado completo de ensayos, originando un nuevo campo de investigación: la fenómica (Furber y Tester, 2011).

El poder de detección del MA depende fuertemente no sólo de la magnitud del efecto que puede ser asignada a un locus en particular, relativa a los demás loci presentes en la población, sino también de la distribución de frecuencias alélicas. Aquellos alelos “raros” no podrían ser detectados con buen nivel de confianza estadística, a menos que su efecto sea muy fuerte. Por lo tanto, las poblaciones biparentales serían más apropiadas para mapear este tipo de alelos (Rafalski, 2010).

La complejidad y dimensión de los estudios de mapeo en la actualidad prueba de que la genética de asociación es un campo multidisciplinario, donde es necesario tener conocimientos de mejoramiento vegetal, genética cuantitativa, genómica, estadística, biología molecular, bioinformática, genética de poblaciones; las cuales unidas forman la base para seleccionar, evaluar y asociar regiones genómicas para la correlación con el fenotipo observado.

### **1.3. Antecedentes de detección de QTLs mediante arrays de SNPs de alta densidad en trigo candeal y/o especies emparentadas**

A pesar de que la complejidad del genoma y el nivel de poliploidía ha obstaculizado el desarrollo de plataformas de genotipado tanto en trigo pan como en candeal, la publicación de información de secuencias de alta calidad en trigo hexaploide (Choulet et al., 2014) junto con la disponibilidad de mapas consenso de alta densidad para trigo tetraploide (Marone et al., 2012; Maccaferri et al., 2014), han acelerado el descubrimiento de marcadores y genes en trigo candeal, facilitando la disección genética de caracteres agronómicos clave.

Los avances en la secuenciación de nueva generación (“next-generation sequencing”, NGS) han facilitado el descubrimiento de SNPs a través de la secuenciación reducida o de todo el genoma. Sin embargo, la secuenciación de genomas complejos y altamente repetitivos, como es el caso del trigo candeal, puede ser desafiante y costosa. El genotipado vía secuenciación (“genotyping-by-sequencing”, GBS) puede ser utilizado para el descubrimiento de SNPs, aún en poliploides como el trigo candeal (Tuberosa y Pozniak, 2014).

Se han desarrollado chips de SNP de alta densidad para un número de cultivos de importancia, por ejemplo, el chip de 90K de iSelect para trigo pan (Wang et al., 2014). Avni et al. (2014) utilizaron este chip 90K en una población de mapeo altamente polimórfica derivada de una cruce entre trigo emmer silvestre y trigo candeal. Este mapa de alta densidad incluye 14088 marcadores agrupados en 2296 loci genéticos distribuidos uniformemente en todos los grupos de ligamiento correspondientes a los 14 cromosomas del trigo tetraploide. Al comparar este mapa con uno de cebada se observó una sintenia para el 92,4% de los marcadores, fomentando el estudio a futuro de genética comparativa y descubrimiento de genes. El chip 90K de iSelect fue utilizado para desarrollar mapas de ligamiento de alta densidad y ubicar QTLs asociados a pigmento amarillo de la sémola (Colasuonno et al., 2014) así como la morfología de grano y peso de mil granos (Russo et al., 2014). En este último, los autores identificaron seis QTLs asociados con la morfología del grano y peso de mil granos con el mapa de alta densidad de 9040 marcadores. El nivel de polimorfismo reportado por Colasuonno et al. (2014) fue sólo el 30% del valor informado por Avni et al. (2014) y su mapa integrado permitió la identificación de nueve QTLs para contenido de pigmento, dos de los cuales mostraron efectos consistentes en los cuatro ambientes del ensayo.

En 2016, AbuHammad et al. evaluaron RILs originadas a partir de dos cruzamientos diferentes para encontrar un QTL mayor responsable de la acumulación de cadmio utilizando la plataforma BeadChip Illumina iSelect de 9000 SNPs. El QTL hallado en el cromosoma 5BL fue validado utilizando un panel de MA, fue convertido a un marcador de la plataforma KASPar y nuevamente validado en una población de 178 RILs provenientes de un cruzamiento distinto a los usados previamente.

Milner et al. (2016) diseñaron un cruzamiento involucrando cuatro variedades de trigo candeal (“cruzamientos multiparentales para mapeo de QTL”) y a partir del mismo desarrollaron 338 RILs, para mapear caracteres agronómicos como rendimiento, fecha de espigazón, fecha de madurez y altura de planta. Fue confeccionado un mapa de 2664 cM, de 7594 SNPs utilizando el chip 90K de Illumina. Se identificaron 16 QTLs a lo largo de los ambientes evaluados, incluyendo dos QTLs para rendimiento en los cromosomas 2BL y 7AS.

#### **1.4. Antecedentes de MA en trigo candeal**

En 2008, Reimer et al. utilizaron una colección de germoplasma (variedades y líneas estabilizadas) de 93 genotipos de diversos orígenes y 244 SSRs para realizar MA e identificar QTLs relacionados a contenido de pigmento amarillo en sémola (carácter apreciado por la industria de trigo candeal). El ensayo a campo fue llevado a cabo en dos campañas consecutivas, en una localidad (Saskatoon, Canadá). Encontraron dos SSRs de efecto mayor sobre el contenido de pigmento y en DL con el gen *Psy1-B1: Xbarc148* (cromosoma 1A) y *Xgwm146* (cromosoma 7B). Los resultados de estos autores demostraron de que el MA es complementario a mapeos tradicionales previos de color de sémola (Zhang y Dubcovsky, 2008).

La resistencia a roya de la hoja (*Puccinia triticina*) es un objetivo primordial en los programas de mejoramiento de trigo candeal. Maccaferri et al. (2010b) conformaron una colección de 164 genotipos elite de trigo candeal y fue evaluada por su respuesta a este patógeno en condiciones de plántula y a campo (planta adulta) en Italia y México. La colección fue genotipada con 225 SSRs de posición conocida y para el gen *Ppd-A1*. Se detectaron asociaciones significativas entre la resistencia al patógeno y la región distal del cromosoma 7BL (que contiene a *Lr14* del cv. Llara INIA), marcada por los SSRs *Xcfa2257.2*, *Xgwm344.2* y *Xwmc10*. Esta región puede considerarse como la fuente de resistencia a roya más importante utilizada por los mejoradores de trigo candeal de la región del Mediterráneo. En este trabajo también

fueron encontrados marcadores asociados al enroscamiento lento, en las regiones proximales de los cromosomas 2BL y 3BS.

Maccaferri et al. (2010a) evaluaron una colección de 189 cultivares elite de trigo candeal provenientes de la región del Mediterráneo (Italia, Marruecos, España, Siria y Túnez), SO de EEUU y México, en dos campañas trigueras, totalizando 15 ambientes (ensayos a campo). Se fenotipó a la colección para duración del ciclo vegetativo, altura de planta, largo de pedúnculo, peso de mil granos, peso hectolítrico, rendimiento y granos m<sup>-2</sup>. El genotipado se realizó con un set de 187 SSRs y 166 AFLPs. Los resultados obtenidos luego del MA indicaron que en aquellos caracteres de heredabilidad alta (por ejemplo duración del ciclo vegetativo, peso de mil granos) se detectaron varias asociaciones significativas entre marcador-carácter. Para el caso del rendimiento el número de asociaciones fue variable según el ambiente; probablemente por la complejidad del carácter y su interacción con las condiciones ambientales. El número de marcadores que afectaron significativamente al rendimiento disminuyó a medida que el ambiente presentaba condiciones más limitantes para su expresión; por lo que estos autores sugieren una efectividad limitada del MA para identificar loci para rendimiento en ambientes susceptibles a la sequía.

La roya del tallo (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*) es una enfermedad muy destructiva para el trigo candeal. En 2013, Letta et al. publicaron un estudio de MA para detectar asociaciones entre marcadores y la tolerancia/resistencia al patógeno realizado en Etiopía (inoculación con razas Ug99 y específicas de trigo candeal). Se utilizaron 183 cultivares de trigo candeal, genotipados con marcadores DArT, SSRs y STSs, y se evaluó incidencia y severidad de la enfermedad. Los resultados confirmaron al gen *Sr13* (cromosoma 6A), previamente reportado en mapeos biparentales y a regiones cromosómicas putativas conteniendo a *Sr9* (cromosoma 2B), *Sr14* (cromosoma 1B), *Sr17* (cromosoma 7B) y *Sr28* (cromosoma 2B) como regiones que otorgan resistencia al patógeno.

Cané et al. (2014) evaluaron la misma colección de cultivares de trigo candeal con 957 marcadores (334 SSRs y 623 DArT) para caracteres relacionados a la arquitectura radical en condiciones controladas y en ensayos a campo. La motivación para conducir este ensayo de MA fue la necesidad de encontrar variabilidad en la arquitectura de las raíces de trigo ante un contexto de cambio climático y para la adaptación del cultivo a condiciones climáticas variables y a zonas semiáridas. El estudio encontró la presencia de varios QTLs relacionados a la arquitectura radical con

efectos sobre la performance agronómica, por ejemplo sobre el rendimiento (*QSRA6-6B*) o sobre el peso de mil granos (*QSRA4-6A*), sobretodo en ambientes con limitantes hídricas. Basados en los resultados este trabajo, se decidió desarrollar una población RIL para realizar mapeo tradicional y así profundizar el estudio de caracteres fenotípicos de la raíz y su influencia sobre el rendimiento.

Continuando con lo publicado en 2013, Letta et al. (2014) realizaron otro trabajo en roya del tallo con la misma colección de germoplasma para evaluar cuatro razas del patógeno (entre ellas la TTKSK=Ug99), seleccionadas por su virulencia sobre el trigo candeal, en plántulas bajo condiciones controladas. Para el MA se utilizaron 900 marcadores DArT y 350 SSRs. Este trabajo permitió identificar 41 QTLs para la resistencia a la enfermedad, y esta evaluación en estadio de plántula les permitió a los autores identificar los loci más efectivos e importantes, complementando lo reportado en el estudio previo. La selección de marcadores que comprendan al locus *Sr13* (cromosoma 6A) mejoraría la resistencia; además los resultados confirman el rol de los genes *Sr9*, *Sr13* y *Sr14* previamente descriptos.

En 2015, Hu et al. realizaron un estudio con 150 cultivares de trigo candeal genotipados con 1336 SNPs usando la plataforma Illumina Bead Array y el Golden Gate Assay para encontrar asociaciones entre los marcadores y 10 caracteres relacionados al rendimiento. Los ensayos fueron sembrados a campo, durante cuatro campañas en parcelas pequeñas, de dos surcos de un metro de longitud. Las asociaciones de los SNPs se dieron en regiones específicas del genoma, principalmente en los cromosomas 2A, 5A, 6A 7A, 1B y 6B.

En el mismo año, otro grupo de investigadores publicó una investigación utilizando el MA para detectar QTLs asociados a la tolerancia de estrés salino en trigo candeal (Turki et al., 2015). Para ello usaron 94 SSRs polimórficos en 119 variedades, e indujeron estrés salino en estadios de plántula y planta adulta. Fenotiparon a la colección para varios caracteres durante el ciclo de cultivo (por ejemplo, contenido de clorofila, n° de macollos planta<sup>-1</sup>, n° de hojas macollo<sup>-1</sup>, largo de hoja, peso fresco/seco de planta, longitud de raíces, % de hojas muertas) y poscosecha (n° espigas fértiles planta<sup>-1</sup>, altura de planta, biomasa, n° de granos espiga<sup>-1</sup>) y cada parámetro medido fue expresado en función del tratamiento control. Entre los caracteres evaluados, fue la proporción de hojas muertas el mejor parámetro para evaluar la tolerancia al estrés salino, y el QTL hallado se encontró en el cromosoma 4B. Once QTLs adicionales para

otros parámetros evaluados fueron detectados en los cromosomas 3A, 5A, 5B, 6A y 7A.

Aoun et al. (2016) realizaron un trabajo para identificar nuevas fuentes de resistencia a nuevas razas de roya de hoja en estadio de plántula (en condiciones controladas) y planta adulta (a campo). Se realizó un estudio GWAS utilizando el chip iSelect 9K de Illumina. 3569 SNPs fueron seleccionados luego de múltiples filtrados, luego de genotipar una colección de 496 genotipos de trigo candeal (cultivares, landraces, variedades). Se encontró que 13 genotipos fueron resistentes en todos los experimentos. El MA reveló 88 SNPs asociados a la respuesta contra roya de hoja; 33 de los cuales fueron ubicados en los cromosomas 2A y 2B; 20 de esos SNPs fueron asociados al estadio de planta y 68 en planta adulta. Este estudio reveló 14 loci no caracterizados previamente en trigo candeal.

Un estudio de diversidad en 183 landraces de trigo candeal (incluyendo ssp. *durum*, *turgidum* y *diccocon*) fue realizado por Giraldo et al. (2016) a campo en tres localidades españolas, en dos campañas. Estos autores fenotiparon a la colección para caracteres agro-morfológicos cualitativos (crecimiento, pilosidad de glumas, color de glumas, color de arista, color de grano), cuantitativos (días a espigazón, altura de planta, n° de espiguillas espiga<sup>-1</sup>, días a madurez, densidad de espigas, longitud de espiga, discriminación de isótopo de carbono) y caracteres de calidad (contenido de proteína, fuerza de gluten, vitreosidad, color de sémola, peso de mil granos y peso hectolítrico). El genotipado se realizó con 749 marcadores DArT. Encontraron que 356 marcadores resultaron monomórficos, al menos para una de las subespecies, generalmente asociados a genes seleccionados durante la domesticación o a respuestas frente al estrés. Se hallaron 85 asociaciones marcador-carácter para parámetros agro-morfológicos y de calidad, algunas de ellas comunes entre subespecies y otras específicas para cada subespecie. Para contenido de proteína se hallaron marcadores significativamente asociados en los cromosomas 1BS y 3BS, mientras que para calidad de gluten en 1A, 1AL, 1BL, 1BS, 3AL, 3BS, 4AL, 5BL, 6AL, 6B, 6BS, 7A y 7BL.

La roya amarilla (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*) es un patógeno que fundamentalmente ataca al cultivo de trigo en el hemisferio norte. Para identificar loci asociados a la tolerancia/resistencia recientemente se condujo un estudio GWAS utilizando 232 cultivares elite de trigo candeal y se lo genotipo con el array 90K iSelect de Illumina (SNPs) (Liu et al., 2017). Se realizaron evaluaciones frente al patógeno en

condiciones controladas (plántula) y en seis ambientes (3 localidades, 2 campañas trigueras) en ensayos a campo. Se utilizaron 11635 SNPs del chip para cubrir el genoma, en donde 82 loci se asociaron a la resistencia en plántula (5 loci a valor  $P < 0,1$ ) y 11 loci en planta adulta (ensayos a campo). El QTL *Yrdurum-1BS.1* evidenció los mayores efectos tanto en la resistencia en plántula como en planta adulta, y por lo tanto se lo considera un locus mayor para la resistencia en trigo tetraploide.

En 2016, Mengistu et al. exploraron la diversidad de landraces etíopes mediante MA utilizando el chip para trigo Infinium 90K. Se genotiparon 311 cultivares (287 landraces y 24 variedades) etíopes. Se encontraron 30155 loci polimórficos en esta colección. Se fenotiparon 10 caracteres agronómicos (rendimiento, componentes de rendimiento, fechas de espigazón, floración, madurez, biomasa, altura de planta) en cuatro ambientes de Etiopía (dos localidades, dos campañas de cultivo) a campo. Con la información obtenida se realizó GWAS. Los investigadores encontraron loci responsables de los caracteres estudiados, reportados previamente y novedosos; y demostraron que gran parte del panel de germoplasma etíope representaría una fuente de diversidad útil para los programas de mejoramiento.

Por último, en 2017, N'Diaye et al., genotiparon 169 líneas de trigo candeal con el array 90K Illumina Infinium iSelect. Encontraron 12234 SNPs polimórficos para evaluar estructura de población y realizar MA para contenido de pigmento amarillo, color de sémola y color de fideo. Pudieron armar 406 bloques de haplotipos, y hallaron que este tipo de análisis explicó un 50% de la varianza fenotípica en lugar del 33,7% explicado vía efectos alélicos. Estos resultados sugieren un beneficio del análisis basado en haplotipos para detectar loci asociados con caracteres de color en trigo candeal.

## 2. Materiales y Métodos

### 2.1. Mapeo por Asociación (GWAS)

Se utilizó el paquete *GAPIT* (Genome Association and Prediction Integrated Tools) (Lipka et al., 2012) del software R. Fueron probados distintos modelos:

a) **Modelo Lineal Mixto (MLM)**: Un modelo lineal mixto incluye ambos efectos fijos y aleatorios. Al incluir a los individuos como un efecto aleatorio le permite al MLM incorporar información acerca de las relaciones entre individuos. Esta información está

dada por la matriz de parentesco (K), que se utiliza en el MLM como la matriz de varianza-covarianza entre individuos. Cuando se utiliza a esta matriz en conjunto con la matriz de estructura poblacional (comúnmente llamada matriz “Q”, obtenida a través de STRUCTURE u otro tipo de análisis; Zhao et al., 2007) el enfoque “Q+K” aumenta el poder estadístico en relación a utilizar la matriz “Q” solamente (Yu et al., 2006).

b) **SUPER GWAS**: método desarrollado por Wang et al (2014), el cual reduce el número de marcadores utilizado para definir relaciones individuales, aumenta marcadamente el poder estadístico, recomendado para altas cantidades de SNPs. Sintéticamente, este método divide al genoma en pequeños compartimentos. Cada compartimento está representado por el marcador más significativo. En segundo lugar, se seleccionan aquellos compartimentos influyentes. Luego utiliza un método de máxima probabilidad para optimizar el tamaño y número de los compartimentos seleccionados como pseudo QTNs subyacentes a los fenotipos. Finalmente, en el test final de cada marcador, el pequeño set de marcadores es utilizado para definir la relación entre los individuos excluyendo a los marcadores que están en DL con el marcador testado, independientemente de la distancia. Los autores llamaron a este algoritmo “Settlement of MLM Under Progressively Exclusive Relationship” (SUPER).

Se probaron cinco metodologías al momento de introducir covariables en los modelos MLM y SUPER:

- a- Modelo Sencillo (sin covariables)
- b- Matriz Q.
- c- Matriz K.
- d- Matriz Q + Matriz K.
- e- Matriz Q + Matriz K + PCA

El mejor ajuste se evaluó a través de los Q-Q plots generados por los modelos. Por otra parte, en base a los resultados obtenidos, se utilizó a la matriz Q de estructura poblacional resultante del análisis DAPC. Se utilizó la matriz de parentesco (K, Kinship) proporcionada por GAPIT iterativamente a través de los métodos de VanRaden (2008), Loiselle et al. (1995) y EMMA (Kang et al., 2008).

Las asociaciones fueron evaluadas utilizando el paquete *qvalue* v. 2.7.0 (Storey y Bass, 2016; Dabney et al., 2010, Storey y Tibshirani, 2003) del software estadístico R.

Este paquete permite estimar la tasa de falsos positivos (FDR) a partir de los valores p de los test estadísticos realizados. Se consideraron asociaciones significativas a aquellas con FDR por debajo del 10 y 5% y altamente significativas con FDR por debajo del 1%. Finalmente, se utilizó el paquete de R software *qqman* (Turner, 2014), para crear Manhattan plots resultantes del GWAS.

## **2.2. DL de marcadores asociados a fuerza de gluten**

En base a los resultados obtenidos, se utilizó el software HAPLOVIEW v. 4.2 (Barrett et al., 2005; <https://www.broadinstitute.org/haploview/haploview>) para explorar el DL ( $r^2$ ) de los SNPs significativos para fuerza de gluten del cromosoma 1B. Se construyeron bloques de haplotipos utilizando la opción “Solid spine of LD”. Este método considera que el primero y el último marcador en un bloque están en alto DL con todos los marcadores intermedios, proporcionando a los bloques límites más sólidos (Contreras-Soto et al., 2017).

Asimismo, para explorar el DL de los marcadores asociados a fuerza de gluten en la mayor parte de los ambientes, se utilizó el software TASSEL v. 3.0 en la colección de germoplasma completa y en subpoblaciones según origen geográfico.

## **3. Resultados y Discusión**

### **3.1. Elección del modelo para el Mapeo por Asociación**

Los gráficos cuantil-cuantil (Q-Q plot) son una herramienta valiosa para evaluar que tan bien el modelo utilizado para el GWAS explica la estructura poblacional y el parentesco. En ellos, los logaritmos negativos de los valores p para los modelos son graficados versus su valor esperado bajo la hipótesis nula de ausencia de asociación con el carácter estudiado. Debido a que la mayoría de los SNPs testeados no están probablemente asociados con el carácter, la mayoría de los puntos del Q-Q plot deberían ubicarse sobre la línea diagonal. Las desviaciones desde esta línea sugieren la presencia de asociaciones espurias debidas a la estructura poblacional y parentesco, y que el modelo seleccionado no es capaz de reducir estas asociaciones falsas. Es esperable que los SNPs en la sección superior derecha del gráfico se desvíen de la diagonal y sean éstos los que tengan una mayor probabilidad de asociación con el carácter en estudio (Lipka et al., 2011).

Para la elección del mejor modelo de mapeo posible se tuvieron en cuenta los gráficos Q-Q plots individuales (carácter, año, localidad) provenientes de cada modelo con las diferentes covariables testeadas y se buscó complementar los resultados de las campañas 2011 y 2014. Los Q-Q plots resultantes se detallan en la Figura AF6 del Apéndice.

Para algunos caracteres, no resultó sencilla la elección de un modelo general debido a variaciones en las gráficas atribuibles al efecto año y localidad (por ejemplo para el caso de RTO). Sin embargo, siempre se tuvo en cuenta que la inclusión de covariables es deseable para reducir los casos de falsos positivos en las asociaciones.

Yu y Buckler (2006) sugirieron incorporar la matriz de parentesco (matriz K) para corregir los efectos de familia y reducir el número de falsos positivos en el MA. Conjuntamente, los análisis de asociaciones de Yang et al. (2010) y Zhu y Yu (2009) demostraron que incluir las matrices de estructura de población y parentesco (Q+K) fue más apropiado para corregir falsos positivos.

En la presente tesis, la inclusión de las matrices Q y K permitieron reducir el número de posibles asociaciones espurias; de la misma manera que en investigaciones recientes de MA (Courtois et al., 2013; Wen et al., 2014; Hu et al., 2015; Aoun et al., 2016; Wang et al., 2016; Liu et al., 2017; N'Diaye et al., 2017).

El modelo SUPER GWAS tuvo un mejor desempeño en la detección de QTLs a bajas probabilidades de falsos positivos (menores al 10%) respecto del MLM (Figura AF7, Apéndice). Este modelo ha sido utilizado en la actualidad en estudios similares a la presente tesis (Mengistu et al., 2016; Kidane et al., 2017) y de mayor complejidad (Varshney, et al., 2017). Los umbrales de detección de asociaciones significativas utilizados en el presente trabajo brindarían una buena confiabilidad para los caracteres analizados.

### **3.2. Mapeo por Asociación**

Fue posible encontrar asociaciones entre los cinco caracteres fenotípicos estudiados y los marcadores moleculares utilizados en esta tesis. **Se consideraron significativos a aquellos marcadores con tasas de falsos positivos (FDR) menores al 10% para todos los caracteres fenotípicos analizados** (Mengistu et al., 2016).

### 3.2.1. Días a Espigazón (Hd)

Tomando FDR menores al 10%, un total de 444 marcadores distribuidos en los 14 cromosomas se asociaron a la duración del ciclo vegetativo (Hd). El fenotipado para dicho carácter fue realizado en 2011 en dos localidades (Cabildo y Barrow), mientras que en 2014 en tres (Cabildo, Barrow y Pieres); totalizando cinco ambientes. Cuatro marcadores resultaron significativos en los cinco ambientes evaluados, mientras que otros cuatro marcadores lo fueron en cuatro ambientes. Se hallaron 28 SNPs significativos en tres de los cinco ambientes (Tabla AT12, Apéndice).

#### 3.2.1.1. Marcadores significativos en cuatro o cinco ambientes

Los marcadores AX-94458060 (cromosoma 2B; 66,33 cM), AX-94897349 (cromosoma 5A; 13,03 cM), AX-94910468 (cromosoma 7A; 36,09 cM), AX-94657532 y AX-94852629 (cromosoma 7B, 221,9 cM); AX-94387960, *PpdA1STS* y *PpdA1aGS105* (sin posición asignada en Allen et al., 2016) fueron asociados al carácter días a espigazón (Tabla AT12, Apéndice).

A fines prácticos, se reporta al marcador *PpdA1STS* por englobar la información de *PpdA1aGS105* y *PpdA1aGS100*. *PpdA1STS* está ubicado en el cromosoma 2AS (Wilhelm et al., 2009).

Por lo tanto, en esta tesis, se encontraron cinco loci para Hd en los cromosomas 2AS, 2B, 5A, 7A y 7B.

Estudios previos de MA (GWAS) en trigo basados en mapas genéticos y marcadores diferentes a los del presente trabajo han identificado QTLs asociados a los días a espigazón en los cromosomas 2A (Maccaferri et al., 2010a), 2B (Giraldo et al., 2016; Mengistu et al., 2016; Soriano et al., 2017), 5A (Lopes et al., 2014; Sukumaran et al., 2015) y 7B (Maccaferri et al., 2008; Giraldo et al., 2016). De acuerdo con la revisión bibliográfica realizada, no han sido reportados QTLs/ loci en el cromosoma 7A relacionados a Hd en estudios de MA en trigo candeal.

En la Tabla 13 se muestra el resumen de los principales marcadores asociados a los días a espigazón. 94 cultivares llevaron el alelo A para el SNP AX-94458060, mientras que el alelo G se encontró en 71 genotipos, con ciclos vegetativos de 79 y 75 días promedio, respectivamente. Por otra parte, las variantes alélicas C y G del SNP

AX-94897349 agruparon 51 y 118 cultivares, con mayores ciclos vegetativos en aquellos que portaron el nucleótido C (81 vs. 75 días en promedio).

El SNP AX-94910468 marcó diferencias de 4 días a espigazón en promedio entre los genotipos que llevaron la variante A (77 días, 155 cultivares) y la variante C (73 días, 14 cultivares).

**Tabla 13.** Marcadores significativos (FDR<10%), frecuencias genotípicas y efectos genéticos asociados a longitud de ciclo vegetativo en cuatro y cinco ambientes.

Caracter	Marcador	Cromosoma	Posición Genética (cM)	Alelo/ Forma	Frec %	días a espigazón (media ± E.Est)	N° ambientes signif.	
<b>Hd</b>	AX-94458060	2B	66.33	A	55.3	79 ± 0.57	5	
				G	41.8	75 ± 0.43		
	AX-94897349	5A	13.03	C	30	81 ± 0.57		
				G	69.4	75 ± 0.38		
	AX-94910468	7A	36.09	A	91.2	77 ± 0.41		
				C	8.2	73 ± 0.66		
	PpdA1STS	2AS (Wilhelm et al., 2009)		C	60.6	80 ± 0.43		
				B	32.9	71 ± 0.60		
				A	5.2	73 ± 0.37		
	AX-94657532	7B	221.9	G	15.2	75 ± 0.84		4
				T	82.3	77 ± 0.44		
	AX-94852629	7B	221.9	C	15.9	75 ± 0.82		
T				81.8	77 ± 0.44			
AX-94387960	sin mapear		C	85.3	76 ± 0.38			
			T	13.5	82 ± 1.03			

En este estudio, el marcador STS del gen *PpdA1* fue identificado de tres maneras (letras): A (GS-105) y B (GS-100), ambas indican la insensibilidad al fotoperíodo, y la forma C (secuencia intacta) que evidencia la sensibilidad a fotoperíodo. 103 genotipos que portaron la forma C tuvieron una mayor duración de ciclo vegetativo (80 días promedio), mientras que aquellos cultivares con las formas insensibles al fotoperíodo tuvieron un menor número de días a espigazón promedio (73 y 71 días para las formas A y B; 56 y 9 cultivares respectivamente).

Los SNPs AX-94657532 y AX-94852629 a través de sus variantes alélicas evidenciaron diferencias de dos días en la espigazón entre los grupos de genotipos generados. AX-94657532 separó dos grupos de 26 y 140 genotipos (alelos G y T, 75 y 77 días a espigazón), mientras que AX-94852629 de variantes alélicas C y T (75 y 77

días a espigazón respectivamente) dividieron la colección de CERZOS en dos grupos de 27 y 139 cultivares.

Por último, el SNP AX-94387960, cuyos alelos fueron C y T, separó dos grupos de cultivares con 76 y 82 días de ciclo vegetativo respectivamente (145 y 23 genotipos).

Maximizar el rendimiento potencial en un ambiente determinado requiere optimizar la utilización del agua, nutrientes y radiación, y evitar los efectos negativos de cualquier tipo de estrés durante los períodos vegetativo y reproductivo. Es esencial determinar la fecha de espigazón óptima en un ambiente determinado, no sólo para potenciar el rendimiento de grano, sino también para asegurar la calidad del producto final (Royo et al., 2016).

La manipulación de la fecha de espigazón siempre ha sido un objetivo crucial en los programas de mejoramiento de trigo. La comprensión de su control genético y el efecto ambiental sobre su expresión es de fundamental relevancia para ajustar la fenología dado un conjunto de condiciones ambientales.

La duración del ciclo vegetativo en trigo está controlada principalmente por **tres grupos de loci**, dos de los cuales interactúan con factores ambientales, llamados genes de *sensibilidad a fotoperíodo* (*Ppd*) y genes de *requerimientos de vernalización* (*Vrn*) (Distelfeld et al., 2009). El tercer grupo de loci, que controlan la “*precocidad intrínseca*” o “*earliness per se*” (*Eps*), actúan sobre la tasa de desarrollo independientemente de la vernalización y el fotoperíodo (Scarth y Law, 1984).

La **vernalización** es un proceso fisiológico mediante el cual las plantas se vuelven competentes para florecer luego de ser expuestas a bajas temperaturas (Basualdo et al., 2015). Según sus requerimientos de vernalización, el trigo se clasifica de hábito de crecimiento **invernal** o **primaveral**. Aquellas variedades clasificadas como **invernales** tienen requerimientos de vernalización considerables (acumulación de cierta cantidad de horas de frío entre 3° y 7°C), mientras que aquellos tipos **primaverales** pueden ser insensibles o parcialmente sensibles a la vernalización. Los requerimientos de vernalización están controlados principalmente por los genes *Vrn-1*. El trigo candeal contiene dos copias homólogas de *Vrn-1*, designadas *Vrn-A1* y *Vrn-B1* y se ubican en los brazos largos de los cromosomas 5A y 5B respectivamente (Yan et al., 2004; Fu et al., 2005). Los alelos dominantes son designados como *Vrn-A1* y *Vrn-*

*B1*; los recesivos *vrn-A1* y *vrn-B1*. La presencia de cualquiera de los alelos dominantes en cualquiera de los genomas le confiere hábito primaveral, mientras que los alelos recesivos deben estar en estado homocigota para que un cultivar sea invernal. Por otra parte, *Vrn-A1* elimina los requerimientos de vernalización, y es epistático sobre *Vrn-B1* (Santra et al., 2009). Comparado al trigo pan, las colecciones mundiales de líneas elite de trigo candeal no presentan mayores requerimientos de vernalización (se clasifican como trigos primaverales).

Los cultivares de trigo **sensibles a fotoperíodo** son estimulados a florecer sólo ante la exposición a días largos (fotoperíodo en aumento). Aquellos trigos primaverales que sean sensibles al fotoperíodo no pueden cultivarse en regiones de bajas latitudes o tropicales, ya que el requerimiento del largo del día no estaría satisfecho en un período de tiempo relativamente corto para producir un cultivo comercial viable (Worland y Snape, 2001). Los trigos **insensibles a fotoperíodo** florecen independientemente de la duración del día y pueden ser cultivados en condiciones ambientales de día corto o largo. Esto resulta ventajoso en climas cálidos y secos, ya que estas variedades son capaces de llenar el grano previo a la aparición de temperaturas elevadas y sequía de fin de ciclo. La sensibilidad al fotoperíodo en trigo candeal está determinada por los loci *Ppd-A1* y *Ppd-B1*, ubicados en los cromosomas 2AS y 2BS, respectivamente (Laurie, 1997).

La intensa selección a favor de la insensibilidad a fotoperíodo en los cultivares modernos fue un factor muy importante para el desarrollo de la “revolución verde”, se instalaron los ciclos vegetativos cortos, en su mayoría con baja o nula sensibilidad a fotoperíodo, y lo más importante, con una adaptabilidad a un amplio rango de ambientes agrícolas templados. Ello le permitió al trigo semienano mexicano (CIMMYT) ser cultivado en millones de hectáreas alrededor del mundo (Borlaug, 1995).

Por convención, a los alelos que confieren insensibilidad al fotoperíodo se le agrega un sufijo “**a**” (ej. *Ppd-A1a*, McIntosh et al., 2003), y al alelo de sensibilidad una “**b**”. Wilhelm et al. (2009) encontraron dos deleciones mayores dentro del gen *Ppd-A1* en trigo candeal (1027 y 1117 pb, designadas como los alelos “GS-100” y “GS-105”, respectivamente). La presencia de cualquiera de las deleciones aceleraba la floración, y se concluyó que serían las reponsables de la insensibilidad al fotoperíodo en trigo tetraploide. Ambas mutaciones predominan en trigo candeal moderno y están ausentes en trigos tetraploides silvestres, por ende, se ha sugerido que los alelos de

insensibilidad surgieron por mutación durante la domesticación (Bentley et al., 2011). El locus *Ppd-B1* fue mapeado por Hanocq et al. (2004) y Mohler et al. (2004) en trigo pan y por Maccaferri et al. (2008) en trigo candeal. Beales et al. (2007) y Rasheed et al. (2016) encontraron varios polimorfismos dentro del gen *Ppd-B1* para trigo hexaploide. Díaz et al. (2012) encontraron que es que la variación en el número de copias de este gen la que provoca las diferencias en su expresión. Los marcadores KASP® para *Ppd-B1* probados por el Dr. Pablo Roncallo durante su pasantía en CIMMYT resultaron monomórficos para la colección de CERZOS (marcadores diferentes a los utilizados por Royo et al., 2016)

La siembra de trigo en el sur bonaerense se realiza preferentemente en los meses de junio y julio. Las variedades elegidas por los productores son de ciclo vegetativo largo e intermedio, puesto que, en general, son más estables en rendimiento y calidad comercial que los ciclos cortos.

En la presente tesis, la colección de CERZOS fue genotipada para el gen *Vrn-A1*, en donde el único cultivar de hábito invernal para este locus fue VF0121 (25). Los genotipos restantes presentaron hábito primaveral (Tabla AT13, Apéndice).

Debido a que los ensayos fueron sembrados desde mediados de julio en adelante, la línea VF0121 (25) tuvo problemas para la inducción al estadio reproductivo, presumiblemente por no lograr alcanzar el número de horas frío requeridas para la espigazón (no espigó en Cabildo y Pieres 2014) o espigando muy tardíamente (Barrow 2014) (Tabla AT13, Apéndice). Este comportamiento coincide con lo expuesto por Di Pane (2016), para las variedades de trigo pan con requerimientos de vernalización, en situaciones de retrasos de siembra. Desde el punto de vista agronómico, estos tipos de trigos sufren en gran medida las demoras en la siembra y serían cultivares a reemplazar si no se pueden sembrar en junio en el sur de la provincia de Bs. As.

Coincidentemente con lo expuesto por Royo et al (2016) para trigo candeal, casi la totalidad de la colección del CERZOS, presentó hábito primaveral. Sería deseable y necesario la obtención de variedades de trigo candeal argentinas de hábito invernal, para aumentar la adaptabilidad general, y por pedido de productores del sur bonaerense que desean ampliar la ventana de siembra del cultivo (Carlos Jensen, comunicación personal). Para ello, será necesario recurrir a fuentes de germoplasma

diferentes a las utilizadas históricamente en nuestro país, por ejemplo Hungría, Alemania, etc.

Un 71,7% de los genotipos argentinos utilizados en esta tesis portó el alelo de sensibilidad a fotoperíodo en el locus *Ppd-A1* (letra "C" en Tabla AT13 del Apéndice). El alelo de sensibilidad en los materiales nacionales habría sido introducido a partir de cruza con materiales alemanes, franceses, estadounidenses, el ruso Taganrog (88) y sus selectas. Los alelos GS-100 y GS-105 de insensibilidad fotoperiódica provendrían del CIMMYT, ya sea a través de la introducción de líneas estabilizadas o bien a partir de cruzamientos con materiales mexicanos.

A excepción de Quc3775-2008 (158) y Gan (97), los materiales chilenos y mexicanos portaron los alelos de insensibilidad a fotoperíodo en el locus *Ppd-A1* (Tabla AT13, Apéndice). Esta condición fue un objetivo específico del programa de mejoramiento del CIMMYT, por la cual muchos de los materiales lograron alcanzar excelentes rendimientos en muchas áreas trigueras de los países en desarrollo (CIMMYT, 1987).

Para estudiar en mayor detalle la adaptabilidad general del cultivo de trigo candeal sería de interés estudiar todos los alelos de los genes *Vrn-1*, *Ppd-1* y de earliness *per se*, similar a lo realizado en nuestro país en trigo pan por Gomez et al. (2014). La respuesta a la vernalización, sensibilidad al fotoperíodo y la precocidad intrínseca determinan el momento de floración y la adaptación básica de un genotipo para condiciones ambientales específicas (Worland y Sayers, 1996; Worland et al., 2001).

### **3.2.1.2. Haplotipos y su relación con la duración del ciclo vegetativo**

En el presente trabajo fue posible caracterizar a los genotipos por su composición alélica en loci del gen *Ppd-A1* y SNPs asociados a la longitud de ciclo vegetativo. La Tabla AT13 muestra los haplotipos y su relación con el fenotipo observado en cinco ambientes del sur bonaerense.

Teóricamente, la configuración alélica que proveería una mayor longitud de ciclo vegetativo sería ACACTTT (Tabla 13). Los genotipos primaverales que poseen dicha configuración son Granato (70), Taganrog (88), Taganrog Sel. Buck (90), Amarillo (53), Candeal Durumbuck (81), Taganrog Vilela Fideos (91), Taganrog Buck

Balcarce (89), CBW 05072 (161) y Gabbiano (69) (Tabla AT13, Apéndice). VF 0121 (25) también tuvo los alelos ACACTTT, de tipo invernal.

Por otra parte, hubo genotipos que presentaron longitud de ciclo vegetativo similar a los anteriores, reemplazando uno (o dos) nucleótidos de la forma ACACTTT. Una de las combinaciones fue ACACTTC: CBW0101 (54), Arbois (57), DGE-1 (127), Buck Granate (64), Sachem (116), Polesine (86), CBW 05082 (133), VF 0113 (22), Duetto (117), Buck Ambar (5), VF 0167 (26), Arcodur (59), Exeldur (123), CBW 0112 (34), CBW 0153 (37), Artimon (37), CBW 0156 (56), Garic (118), Buck Cristal (4), VF 042 (21), CBW 05081(163), B#27 (31), Langdon(Dic-3A)-10 (159), CBW 0210 (39) y CBW 05080 (=Bonaerense INTA Quillén).

Los genotipos CBW 0111 (55), Gerardo 610 (73), Dupri (109), Bonaerense INTA Cariló (7), B#6 (102), Gerardo 645 (74), Vivadur (120), Durobonus (110) y Nautilur (121) portaron el haplotipo AGACTTT.

Joyau (111), Karur (114) y Buck Topacio (2) presentaron datos faltantes en al momento de su caracterización genotípica, que posiblemente coincida con alguno de los haplotipos mencionados previamente.

El análisis del patrón alélico de los cultivares de ciclo vegetativo corto resultó de mayor complejidad, ya que se observaron genotipos con los alelos de sensibilidad *Ppd-A1b* ("C" en Tabla AT13 del Apéndice) y e insensibilidad a fotoperíodo (*Ppd-A1a*, "A" y "B" en Tabla AT13 del Apéndice). La menor duración de ciclo vegetativo en aquellos genotipos de sensibilidad al fotoperíodo estuvo dada por la portación de los alelos GCC en los SNPs AX-94458060, AX-94897349, AX-94910468, respectivamente (ej. grupo "OmRabi").

Sin embargo, aquellos cultivares que portaron los alelos de insensibilidad a fotoperíodo (*Ppd-A1a*, "A" y "B" en Tabla AT13 del Apéndice), mostraron ciclo corto.

Fue posible observar que la colección del CERZOS manifestó una interesante variabilidad genética y fenotípica al considerar los días a espigazón. Es interesante destacar que fue posible encontrar diferencias el ciclo vegetativo en función de genes ya conocidos (*Vrn-A1* y *Ppd-A1*), de los SNPs significativos del array 35K y de la combinación entre estos (haplotipos).

La mayor parte de las accesiones argentinas llevaron el alelo de sensibilidad a fotoperíodo (*Ppd-A1b*, "C" en Tabla AT13 del Apéndice), posiblemente producto de la selección a favor de este alelo para la adaptabilidad a los ambientes del sur bonaerense. Muchas de las accesiones de origen francés manifestaron un mayor número de días a espigazón, y esto podría ser de utilidad al momento de planificar nuevos cruzamientos con la intención de buscar ciclos vegetativos más largos que pudiesen tener un mejor desempeño en el SO de la provincia.

**La variabilidad de haplotipos encontrados podría utilizarse para colaborar en la selección asistida de las distintas filiales en los programas de mejoramiento, contribuyendo a generar materiales con distinta sensibilidad a fotoperíodo y longitud de ciclo vegetativo. Se podría complementar a la presente caracterización molecular con otras (por ejemplo genotipar *Ppd-B1*, con los primers utilizados por Royo et al., 2016; *Eps*) y otros arrays comerciales. También sería deseable realizar otros ensayos a campo en diferentes localidades y épocas de siembra para ajustar el fenotipado.**

### **3.2.2. Rendimiento (RTO)**

Fueron encontrados 94 marcadores asociados a rendimiento ( $\text{Kg ha}^{-1}$ ) en 13 de los 14 cromosomas de trigo candeal (todos a excepción del 1A) (Tabla AT14, Apéndice). Todos los marcadores hallados resultaron ser significativos sólo en uno de los seis ambientes evaluados.

El rendimiento es un carácter de herencia cuantitativa, y una porción sustancial de su variación es atribuible al ambiente y su interacción con la variación genotípica (Crossa et al., 2007; Kuchel et al., 2007; Rattey et al., 2009; Reif et al., 2011). Los estudios de asociación de todo el genoma (GWAS) en general han reportado QTLs de rendimiento de efecto menor (Reif et al., 2011; Bordes et al., 2014; Sukumaran et al., 2015). Además, varios loci responsables por las variaciones en el rendimiento son epistáticos, los cuales pueden ser explicados por los componentes de rendimiento (Crossa et al., 2007; Kumar et al., 2007; Reif et al., 2011; Zhang et al., 2014).

Alguno de los caracteres que definen el rendimiento incluyen, entre otros, densidad de plantas  $\text{m}^{-2}$ , espigas por planta, granos por espiga, peso de mil granos. También, los caracteres morfofisiológicos como altura de planta, duración del ciclo vegetativo, período de llenado de granos, relación fuente: destino y tasa fotosintética

tienen efectos directos o indirectos sobre el rendimiento (Slafer et al., 1996). A su vez, la heredabilidad de estos caracteres suele ser mayor que la del rendimiento propiamente dicho (Rathey et al., 2009; Reif et al., 2011; Sukumaran et al., 2015). Por lo tanto, los mejoradores de trigo están interesados en estudiar los caracteres que hacen al rendimiento debido a su posible uso en selección indirecta, y así aumentar las ganancias genéticas de selección mediante metodologías de mayor precisión (Falconer y Mackay, 1996).

La mayor parte de los trabajos de genética cuantitativa de los caracteres que definen al rendimiento en trigo se han basado en métodos enfocados hacia el estudio de cada caracter por separado (Bennett et al., 2012; Bordes et al., 2014; Zhang et al., 2014; Sukumaran et al., 2015).

**La baja heredabilidad promedio observada ( $h^2=0,332$ ) para el RTO en este estudio posiblemente no haya permitido encontrar un mayor número de marcadores significativos en un mayor número de ambientes. Esta situación probaría la complejidad del caracter y la necesidad de la evaluación detallada de los componentes del rendimiento en cada uno de los genotipos que componen a la colección de CERZOS.**

### **3.2.3. Peso de mil granos (TKW)**

La Tabla AT15 del Apéndice muestra los 358 marcadores asociados a TKW. Nueve marcadores resultaron significativos en tres de los seis ambientes evaluados, mientras que 34 SNPs lo fueron en dos.

#### **3.2.3.1. Marcadores significativos en tres ambientes**

Los marcadores AX-94476401 (cromosoma 2A; 83,23 cM), AX-94684421, AX-94881363 y AX-95189751 (cromosoma 2A; 124,18 cM), AX-94645595 (cromosoma 2B; 177,76 cM), AX-94808669 (cromosoma 3B, 90,05 cM); AX-94505411 (cromosoma 7B; 232,41 cM), AX-94948921 y AX-95232143 (sin posición asignada en Allen et al., 2016) fueron asociados al caracter peso de mil granos (TKW) (Tabla 14).

En relación al marcador AX-94476401, 139 genotipos portaron el alelo G en homocigosis, que otorgó en promedio 6,9 g. más al TKW que la variante alélica C (25 genotipos). El alelo A del SNP AX-94684421 tuvo en promedio 37,9 g. vs. el alelo G con 41,6 g. (130 y 38 cultivares, respectivamente).

Para el SNP AX-94881363, 31 cultivares portaron el alelo T; mientras que alelo C se encontró en 139 genotipos, con TKW de 41,8 g. y 38,1 g. promedio, respectivamente. Por otra parte, las variantes alélicas C y G del SNP AX-95189751 agruparon 135 y 32 genotipos, con mayor peso de grano en aquellos que portaron el nucleótido G (38,0 g. vs. 41,9 g. en promedio).

El SNP AX-94645595 marcó diferencias de 4,1 g. en promedio entre los genotipos que llevaron la variante C (41,1 g., 65 genotipos) y la variante T (37,0 g., 98 genotipos). El marcador AX-94808669 logró diferenciar dos grupos de 41 cultivares con 36,5 g. promedio (alelo A) y de 128 cultivares con 39,4 g. (alelo C).

El SNP AX-94505411, cuyos alelos fueron C y T, separó dos grupos de cultivares con 38,0 y 42,2 g. de TKW (139 y 30 genotipos, respectivamente). Para el marcador AX-9494892161, 61 genotipos llevaron el alelo A (41,7 g.), mientras que 90 genotipos llevaron el alelo G (37,1 g.). Por último, el alelo C del SNP AX-95232143 otorgó un menor TKW que el alelo T (37,2 g. vs. 41,2 g. en 104 y 66 genotipos respectivamente).

Desde el punto de vista industrial, es deseable un alto peso de mil granos, por estar directamente relacionado con el rendimiento de sémola. Se espera que granos con buen llenado y del mayor tamaño posible generen una mayor relación endosperma/ salvado (Matsuo y Dexter, 1980).

**Tabla 14.** Marcadores significativos (FDR<10%), frecuencias genotípicas y efectos genéticos asociados a peso de mil granos en tres ambientes.

Caracter	Marcador	Cromosoma	Posición Genética (cM)	Alelo	Frec %	TKW, g. (media ± E.Est)	N° ambientes signif.
TKW	AX-94476401	2A	83.23	C	14.7	33.0 ± 0.68	3
				G	81.8	39.9 ± 0.35	
	AX-94684421	2A	124.18	A	76.5	37.9 ± 0.40	
				G	22.4	41.6 ± 0.65	
	AX-94881363	2A	124.18	C	81.8	38.1 ± 0.38	
				T	18.2	41.8 ± 0.78	
	AX-95189751	2A	124.18	C	79.4	38.0 ± 0.39	
				G	18.8	41.9 ± 0.76	
	AX-94645595	2B	177.76	C	38.2	41.1 ± 0.50	
				T	57.6	37.0 ± 0.44	
	AX-94808669	3B	90.05	A	24.1	36.5 ± 0.52	
				C	75.3	39.4 ± 0.43	
	AX-94505411	7B	232.41	C	81.8	38.0 ± 0.37	
				T	17.6	42.2 ± 0.89	
AX-94948921	sin mapear		A	35.9	41.7 ± 0.48		
			G	52.9	37.1 ± 0.46		
AX-95232143	sin mapear		C	61.2	37.2 ± 0.43		
			T	38.8	41.2 ± 0.50		

Varios trabajos de GWAS han identificado loci en los mismos cromosomas que la presente tesis. En trigo pan, Chen et al. (2016) encontraron SNPs significativos en el cromosoma 2A (125 cM) y 2B (132 cM) utilizando el array iSelect 90K de Illumina. También en trigo pan, Liu et al. (2017) hallaron marcadores DArT relacionados a peso de grano en el cromosoma 2A. Kidane et al. (2017) encontraron un SNP asociado a TKW en variedades y landraces trigo candeal, utilizando el array iSelect 90K de Illumina, también en el cromosoma 2A.

Soriano et al. (2017) hallaron un marcador DArT (wPt-9859) asociado a TKW en el cromosoma 2B (10,2 cM) empleando una colección de 172 landraces y variedades antiguas de trigo candeal provenientes de 21 países del Mediterráneo. En el mismo trabajo, identificaron otro marcador en el cromosoma 3B (184,4 cM, wPt-0990).

Graziani et al. (2014) identificaron cinco regiones asociadas a TKW en un a población RIL de trigo candeal en ambientes del Mediterráneo, genotipada con marcadores microsatélites (Maccaferri et al., 2008). Dos de ellas en los cromosomas 2B (146,3 cM) y 3B (7,9 cM), considerados QTLs mayores en dicho trabajo.

Para el caso del cromosoma 7B Laido et al. (2014) (trigo candeal) y Mwadzingeni et al. (2017) (trigo pan), encontraron marcadores DArT asociados a TKW.

Se han identificado posibles genes candidatos para este carácter en trigo pan. Uno de ellos, el gen de la sucrosa sintasa, *TaSus2* (Jiang et al., 2011) fue mapeado en el cromosoma 2B. Este hallazgo fue posteriormente confirmado por Rasheed et al. (2016), que desarrollaron y validaron marcadores de tipo KASP® sobre caracteres de importancia económica para trigo pan, entre ellos el gen *TaSus2-2B*, asociado a TKW.

La enzima invertasa de la pared celular (CWI) es crítica para el desarrollo de tejidos y la partición del carbono, y está fuertemente asociada al peso del grano (Ma et al., 2012). Estos autores caracterizaron la secuencia de un gen *Cwi* (*TaCwi-A1*) ubicado en el cromosoma 2A de trigo.

**Por lo tanto, varios de los SNPs hallados en el presente trabajo coinciden con regiones cromosómicas encontradas por otros autores tanto en trigo pan como en candeal**, y serían por lo tanto interesantes a tener en cuenta para la selección de haplotipos que generen mayor peso de granos.

### **3.2.3.2. Haplotipos y su relación con el peso de mil granos**

En el presente trabajo fue posible caracterizar a los genotipos por su composición alélica en diferentes loci asociados al TKW. La Tabla AT16 del Apéndice muestra los haplotipos y su relación con el fenotipo observado en seis ambientes del sur bonaerense.

La configuración alélica que proveería un peso de mil granos más elevado promedio en los seis ambientes sería GGTGCCTAT (Tabla 14). Los cultivares que poseen dicho haplotipo son Candeal Durumbuck (81), Taganrog Buck Balcarce (89), Taganrog (88), Gherardo 610 (73), Taganrog Sel. Buck (90) Balcarceño INTA (79), Taganrog Vilela Fideos (91) Gherardo 645 (74), B#6 (102) y CBW05024 (160) (Tabla AT16, Apéndice). A excepción de CBW05024 (160), estas accesiones se ubicaron en el clúster 2 del DAPC, argentinas, italianas y rusas.

Sin embargo, este haplotipo no explica la gran variabilidad de combinaciones alélicas presente entre los genotipos de elevado TKW promedio. Variedades argentinas como Buck Cristal (4), Buck Esmeralda (3) o Buck Granate (64) cuyos

haplotipos fueron GACC(C)/(FA)CCAT, y ACA1801F (32), de haplotipo GGTGTCTGT han presentado elevados valores de TKW tanto en este trabajo como en diferentes campañas trigueras (Larsen y Jensen; 2012, 2016a).

Por lo tanto, **se podrían utilizar a los haplotipos, GGTGCCTAT, GACCCCAT y GGTGTCTGT como indicadores de buen peso de granos en selección asistida a futuro.**

Por el contrario, si un genotipo porta los alelos C para AX-94476401 y A para AX-94684421, lleva el alelo C para los SNPs AX-94881363 y AX-95189751 (todos en el cromosoma 2A) y los alelos T (AX-94645595, cromosoma 3B), y C (AX-94505411, cromosoma 7B; AX-95232143 sin mapear); presentará bajos valores promedio de TKW.

La mayor parte de las accesiones de origen chileno y mexicano tuvieron bajos pesos de mil granos; respondiendo al ideotipo de cultivo propuesto por CIMMYT, que desarrollan un elevado número de granos, con un peso de los mismos de medio a bajo (sobre todo en situaciones de secano).

#### **3.2.4. Contenido de Proteína (PROT)**

En la Tabla AT17 del Apéndice se muestran los 15 marcadores asociados al contenido de proteína en grano hallados en los materiales vegetales utilizados en esta tesis. Dichos marcadores fueron mapeados en los cromosomas 2B, 3B, 4A, 5A, 5B, 6B y 7B. Tres de ellos resultaron significativos en dos de los seis ambientes evaluados, mientras que los restantes lo fueron en un ambiente.

El SNP AX-94458060, mapeado en el cromosoma 2B (66,33 cM), si bien fue significativo en dos ambientes, no pudo clasificar a los genotipos de la colección según sus diferencias promedio (seis ambientes) en relación a PROT, es decir, tanto el alelo A como el G otorgaron el mismo contenido promedio de proteína en grano en los seis ambientes evaluados (12,8%). Este SNP fue significativo para Hd en todos los ambientes evaluados para dicho carácter (alelo A, mayor número de dEsp; alelo G, menor número de dEsp).

Otros dos SNPs asociados al contenido de proteína fueron AX-94508043 y AX-94630583, ambos ubicados en el cromosoma 4A (214,31 cM). Para el primero de ellos, el alelo C se asoció a un mayor PROT ( $13,1 \pm 0,07$ ) que el alelo T ( $12,6 \pm 0,05$ )

en promedio para los seis ambientes. El alelo C del marcador AX-94630583 superó en un punto de proteína promedio al alelo T ( $13,6 \pm 0,06$  vs.  $12,6 \pm 0,05$  respectivamente).

En la Tabla AT18 del Apéndice se observa la clasificación de los materiales de la colección de CERZOS de acuerdo al contenido decreciente de proteína en relación a los haplotipos hallados (tres SNPs significativos en dos ambientes).

El contenido de proteína en grano y la calidad del gluten son los factores más importantes que afectan a las características de la pasta. En general, un alto contenido de proteína se asocia con una buena firmeza de la pasta y una mayor tolerancia a la sobrecocción (Autran et al. 1986; D'Egidio et al. 1990; Feillet and Dexter 1996). La concentración de proteína en sémola por si misma es responsable del 30-40% de la variabilidad en la calidad de cocción (Dexter y Matsuo, 1977). Dada la importancia del contenido de proteína en grano, el mejoramiento genético de este caracter ha sido un objetivo de mayor prioridad en todos los programas de trigo candeal (Olmos et al., 2003). La respuesta a la selección es lenta, debido a la correlación inversa entre PROT y RTO (Cox et al. 1986; Steiger et al. 1996) y a la fuerte influencia ambiental sobre la expresión del contenido de proteína (Blanco et al., 2006). La aplicación de N en el momento indicado y en cantidades adecuadas resulta en incrementos de PROT (Feillet, 1988), aún así es deseable el desarrollo de cultivares que sean genéticamente superiores para el caracter proteína en grano, lo cual brinda mayor sustentabilidad a la cadena productiva.

Un QTL para PROT fue mapeado por primera vez en el cromosoma 6BS en una población de RILs derivadas del cultivar de trigo candeal Langdon y la línea de sustitución cromosómica Langdon(DIC-6B) (Joppa et al. 1997). El cromosoma 6B de la línea de sustitución provino de *T. turgidum* var. *dicoccoides* (Joppa y Cantrell, 1990). Posteriormente, en el cromosoma 6BS fue mapeado un QTL como un locus mendeliano simple, *Gpc-B1*, dentro de una región de 2,7 cM (Olmos et al., 2003), fue asociado a un aumento en los niveles de proteína de  $14 \text{ g. kg}^{-1}$ , sin efectos significativos en la calidad de la proteína, fecha de espigazón, altura de planta o rendimiento en fondos genéticos de NILs líneas tetra y hexaploides (Joppa et al. 1997, Chee et al. 2001, Olmos et al. 2003). Este gen también se asocia a un mayor contenido de zinc y hierro, y está implicado en la senescencia temprana de hojas (Uauy et al., 2006b). En 2010, Brevis et al. demostraron que la introgresión del gen en trigo candeal tuvo una serie de efectos benéficos sobre la calidad: aumentaron el

contenido de proteína, el contenido de gluten, el tiempo de amasado, la firmeza de la pasta y se redujeron las pérdidas durante la cocción. En contrapartida, se redujeron el peso de los granos, peso hectolítrico, rendimiento de harina y se elevó significativamente la concentración de cenizas.

Tabbita et al. (2013) lograron introgresar el gen *Gpc-B1* en germoplasma de trigo pan argentino. Este gen aumentó consistentemente el contenido de proteína en grano en la mayoría de los ambientes evaluados (3,6 a 9,9 g. kg<sup>-1</sup>), sin ocasionar reducciones en el rendimiento. No obstante, se observaron reducciones en el tamaño de los granos (previamente citadas por Uauy et al. (2006a), Brevis y Dubcovsky (2010) y Kumar et al. (2011)). En el trabajo de Tabbita et al. (2013), la reducción en el peso del grano fue compensado por un aumento en el número de granos m<sup>-2</sup>, gracias a un mayor número de espigas m<sup>-2</sup>.

Por el contrario, en programas de mejoramiento de trigo candeal canadienses, las líneas que portaron este gen tuvieron menor peso hectolítrico y ninguna mostró tener un mayor contenido de proteína que los testigos locales. Estos resultados sugieren que existen otros genes efectivos para PROT en fondos genéticos adaptados (Suprayogi et al., 2009).

La forma activa del gen *Gpc-B1* está ausente en la mayor parte de las variedades comerciales de trigo pan argentinas (Tabbita et al., 2013). Existe un marcador SNP para *Gpc-B1* (wMAS000017; CIMMYT, 2015), el cual fue amplificados en la colección del CERZOS, resultando monomórfico (Dr. Pablo Roncallo, comunicación personal). Esto podría deberse a que este gen proviene de un cruzamiento interespecífico con *T. dicoccoides*, especie ausente en la colección.

Rharrabti et al. (2003) demostraron que las condiciones ambientales ejercen algún tipo de influencia sobre los caracteres de calidad en trigo candeal, en donde la ubicación geográfica, latitud y régimen hídrico provocaron las mayores variaciones en la calidad. Aquellas condiciones climáticas que promuevan la senescencia de las hojas durante el llenado del grano tienden a incrementar la deposición proteica por sobre la de almidón, debido a que la producción y translocación de carbohidratos hacia el grano es más sensible a las condiciones adversas que la producción de proteína (Campbell et al., 1981; Rao et al., 1993; Pleijel et al., 1999; Fernandez-Figares et al., 2000).

La interacción genotipo x ambiente suele ser elevada para PROT (Suprayogi et al., 2009). Esta condición, sumada a la baja heredabilidad del carácter obtenida en esta tesis ( $h^2=0,359$ ) pudo haber ocasionado la expresión variable de QTLs asociados a PROT en los ambientes evaluados. Dicha situación se corresponde con lo informado por otros autores, en donde es complejo hallar marcadores asociados a contenido de proteína en grano, repetidos a lo largo del tiempo, en localidades y campañas trigueras con condiciones climáticas muy diferentes entre sí (Suprayogi et al., 2009).

La herencia del contenido de proteína en granos compleja tanto en trigo pan como en candeal. Blanco et al. (2006) reportaron QTLs para PROT en los cromosomas 4BS, 5AL, 6AS, 6BS y 7BS en trigo candeal, utilizando una población de líneas endocriadas por retrocruza (BILs).

Estudios de MA en trigo pan (Neumann et al., 2010; Reif et al., 2011) detectaron un bajo número de QTLs asociados a PROT, no en todos los ambientes evaluados y a su vez con bajos efectos sobre el fenotipo.

Trabajos más recientes de GWAS donde se utilizaron marcadores DArT o SNPs revelaron una situación similar a la observada en esta tesis en relación al número de marcadores asociados a PROT. Giraldo et al. (2016) encontraron un marcador DArT (wPt-0655, cromosoma 1BS) significativo en sólo uno de los cuatro ambientes evaluados para la subpoblación de trigo candeal. En trigo pan, Hitz et al. (2016) detectaron diferentes SNPs para contenido de proteína dependiendo del tipo de manejo aplicado (con alta fertilización nitrogenada o baja fertilización nitrogenada). Las asociaciones sólo fueron detectadas aplicando altas dosis de N a los ensayos encontrando tres SNPs significativos sobre los cromosomas 2A, 3A y 6B.

Marcotuli et al. (2017) evaluaron RILs de trigo candeal con el array de Illumina 90K en dos ambientes (dos localidades, un año) y consiguieron hallar siete SNPs significativos en una sola localidad (cromosomas 1B, 2B, 3B, 4A, 5A y 7A) y un SNP en el cromosoma 7B significativo en las dos localidades.

Si bien los resultados obtenidos en esta tesis son similares a otros estudios mencionados previamente, **se considera que los mismos fueron insuficientes al momento de encontrar asociaciones genotipo-fenotipo para el carácter PROT. No fue posible hallar un patrón de diferenciación claro entre genotipos para el contenido de proteína en grano** (Tabla AT18 del Apéndice). Al igual que lo expuesto

para el carácter RTO, sería de interés tener la posibilidad de realizar nuevos ensayos en las mismas localidades y diferentes años, para alcanzar una caracterización fenotípica más exhaustiva en busca de asociaciones genotipo-fenotipo más consistentes. Teniendo en cuenta la estrategia desarrollada por Hitz et al. (2016) en trigo pan, una alternativa sería evaluar el efecto de fertilizar con dosis variables de N. Esto permitiría identificar genotipos eficientes en la utilización del N en ambientes con altas y bajas dosis.

### **3.2.5. Fuerza de gluten (SDS)**

La Tabla AT19 del Apéndice muestra los 108 marcadores asociados a la fuerza de gluten determinada a través del test de SDS. Un SNP resultó significativo en la totalidad de los ambientes evaluados, dos SNP en cinco y cuatro ambientes, y seis marcadores en la mitad de los ambientes. 24 marcadores fueron asociados a este carácter en dos ambientes y los restantes a un único ambiente.

Aquellos SNPs con posición asignada por Allen et al. (2016) asociados a fuerza de gluten fueron identificados en los cromosomas 1A, 1B, 2B, 3A, 3B, 4A, 5B, 6A, 6B, 7A y 7B. No obstante, los marcadores asociados a este carácter en la mayoría de los ambientes se encontraron ubicados en el cromosoma 1B. Estos resultados confirmarían la importancia de este cromosoma en relación a la calidad de gluten (Pogna et al., 1990; Ruiz y Carrillo, 1993, 1995; D'Ovidio et al., 1997; Porceddu et al., 1998; Brites y Carrillo, 2001; Peña, 2002) (Tabla 15).

De acuerdo con los resultados obtenidos, existe una región comprendida entre 7,46 - 36,42 cM del cromosoma 1B que sería responsable por la variabilidad observada en el volumen de sedimentación.

El marcador AX-95259195, significativo en todos los ambientes analizados, presentó el alelo A en el 84,7% de los genotipos (144 cultivares), con una media de valor SDS de 65 mm, respecto del alelo G, con un valor medio de 37 (14 cultivares). El alelo A del marcador AX-94584550 tuvo un mayor valor medio de fuerza de gluten, 65, respecto del alelo G del mismo marcador (29 mm de valor SDS).

El alelo T del marcador AX-94908088, otorgó una mejor calidad de gluten en 118 genotipos respecto del alelo C (68 vs 50 mm de valor SDS respectivamente).

El SNP AX-94642563 marcó diferencias de 22 mm de volumen de sedimentación entre los genotipos que llevaron la variante C (43 mm, 11 genotipos) y la variante G (65 mm, 157 genotipos). El marcador AX-95129810 logró diferenciar dos grupos de 12 cultivares con 40 mm. de promedio (alelo C) y de 153 cultivares con 65 mm. (alelo G).

El SNP AX-94668931, cuyos alelos fueron C y G, separó dos grupos de cultivares con 60 y 69 mm de valor SDS (103 y 61 genotipos, respectivamente).

Un 12,4% de las accesiones portaron el alelo A para el SNP AX-94847967, mientras que alelo G se encontró en 146 genotipos, con 74 y 61 mm de volumen de sedimentación promedio, respectivamente. Por otra parte, las variantes alélicas A y G del SNP AX-95629856 agruparon 123 y 46 genotipos, con mayor valor promedio de SDS en aquellos que portaron el nucleótido A (67 vs 53 mm. en promedio).

Alrededor del 65% de los cultivares llevaron el alelo A para el SNP AX-94440309, mientras que el alelo G se encontró en 58 genotipos, con valores de fuerza de gluten de 61 y 68 mm promedio, respectivamente. Las variantes alélicas A y G del SNP AX-94814552 agruparon 21 y 147 cultivares, con volumen de sedimentación más alto en aquellos que portaron el nucleótido A (74 vs. 61 mm. en promedio).

El SNP AX-94965650 marcó diferencias de 13 mm de valor SDS en promedio entre los genotipos que llevaron la variante T (74 mm, 21 cultivares) y la variante C (61 mm, 147 cultivares).

Estos resultados se resumen en la Tabla 15.

La fuerza de gluten es uno de los principales caracteres de calidad en trigo candeal. Ésta puede ser determinada en forma rutinaria a través del test de SDS, cuyos resultados dependerán, mayoritariamente, de la composición de las proteínas de reserva (fundamentalmente de las gluteninas) (Nazco et al., 2014). La composición de las gluteninas es la que juega un rol sustancial en la viscoelasticidad de la masa, mientras que las gliadinas tendrían un efecto minoritario sobre la fuerza de gluten (Payne et al., 1984).

Los genes que codifican para las subunidades de gluteninas del género *Triticum* se ubican en los cromosomas del grupo 1, los loci de las HMW-GS (*Glu-A1*,

*Glu-B1*, y *Glu-D1*) en los brazos largos (Payne y Lawrence, 1983) y los loci de las LMW-GS (*Glu-A3*, *Glu-B3* y *Glu-D3*) en los brazos cortos (D'Ovidio y Masci, 2004).

**Tabla 15.** Marcadores significativos (FDR<10%), frecuencias genotípicas y efectos genéticos asociados a fuerza de gluten en 3 a 6 ambientes.

Caracter	Marcador	Cromosoma	Posición Genética (cM)	Alelo	Frec %	valor SDS, mm (media ± E.Est)	N° ambientes signif.
<b>SDS</b>	AX-95259195	1B	8.24	A	84.7	65 ± 1.07	6
				G	8.2	37 ± 5.84	
	AX-94584550	1B	8.24	A	94.9	65 ± 1.08	5
				G	5.3	29 ± 6.55	
	AX-94908088	1B	35.34	C	28.8	50 ± 2.13	
				T	69.4	68 ± 1.25	
	AX-94642563	1B	7.46	C	6.5	43 ± 7.70	4
				G	92.4	65 ± 1.12	
	AX-95129810	1B	7.46	C	7.1	40 ± 7.50	4
				G	90	65 ± 1.10	
	AX-94668931	1B	27.0	C	60.6	60 ± 1.61	3
				G	35.9	69 ± 1.83	
	AX-94847967	1B	36.42	A	12.4	74 ± 2.88	
				G	85.9	61 ± 1.30	
	AX-95629856	1B	35.63	A	72.4	67 ± 1.24	
G				27.1	53 ± 2.58		
AX-94440309	sin mapear		A	65.3	61 ± 1.62		
			G	34.1	68 ± 1.70		
AX-94814552	sin mapear		A	12.4	74 ± 2.88		
			G	86.5	61 ± 1.30		
AX-94965650	sin mapear		C	86.5	61 ± 1.30		
			T	12.4	74 ± 2.88		

Otros autores, realizaron estudios de mapeo de QTLs en trigo candeal e identificaron otras regiones cromosómicas adicionales asociadas a fuerza de gluten además de las del grupo 1. Blanco et al. (1998) hallaron para el volumen de sedimentación un QTL mayor en el cromosoma 1B, que explicó la variabilidad observada junto con regiones en los cromosomas 1AL, 3AS, 3BL, 5AL, 6AL y 7BS. Elouafi et al. (2000) identificaron cinco loci localizados en los cromosomas 1A, 1B, 4B y 6B; siendo los del grupo 1 los de mayor contribución a la variación fenotípica.

En un estudio realizado por Patil et al. (2009) se identificaron loci asociados a volumen de sedimentación en seis cromosomas distintos (1A, 1B, 4A, 5B, 6A y 7A). En 2011, Conti et al. reportaron un QTL estable en seis ambientes del sur de la provincia de Buenos Aires ubicado en el cromosoma 1BL (*Glu-B1*) y otros QTLs adicionales en

los cromosomas 6AL, 6BL, 7AS y 4BS. Kumar et al. (2013) detectaron un QTL mayor para fuerza de gluten en el cromosoma 1B (7,3 cM).

Más recientemente, Giraldo et al. (2016) en trigo candeal y Würschum et al. (2016) y Liu et al. (2017) en trigo pan encontraron loci asociados al volumen de sedimentación en el cromosoma 1B.

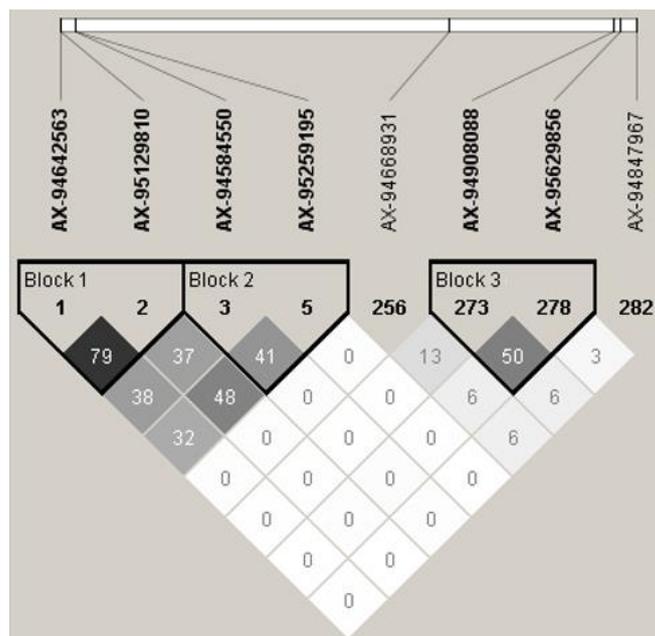
Por lo tanto, si bien la literatura indica la naturaleza poligenética de este carácter, la mayoría de los estudios han identificado QTLs mayores en los cromosomas del grupo 1. En esta tesis, **los SNPs significativos en al menos la mitad de los ambientes evaluados fueron encontrados en el cromosoma 1B**. Esto indicaría la importancia de regiones genómicas en este cromosoma asociadas a la calidad de gluten.

Inicialmente, la importancia de este cromosoma sobre el control genético de la fuerza de gluten fue demostrado utilizando líneas de sustitución cromosómica (Josephides et al., 1987). Posteriormente, estudios realizados en trigo candeal y hexaploide mapearon un QTL mayor en el brazo corto del cromosoma 1B cercano al loci de LMW-GS, *Glu-B3* (Blanco et al., 1998; Elouafi et al., 2000; Patil et al., 2009) y otro QTL mayor sobre el cromosoma 1BL, cercano al loci de HMW-GS, *Glu-B1* (Conti et al., 2011; Li et al., 2009; Reif et al., 2011).

Se ha demostrado que las subunidades proteicas LMW-GS son las que poseen la mayor influencia sobre la fuerza de gluten y sobre el comportamiento de la masa durante el proceso de elaboración de la pasta (Peña 2000; Ruiz et al., 2005). Es fundamental la obtención de cultivares con la combinación óptima entre HMW-GS y LMW-GS para incrementar la calidad de gluten (Subira et al., 2014).

#### **3.2.5.1. DL entre marcadores asociados al valor SDS**

En esta tesis, ocho marcadores asociados a fuerza de gluten en 3-6 ambientes fueron posicionados en el cromosoma 1B, según el trabajo de Allen et al. (2016). Se observó, entre estos marcadores, valores bajos de DL ( $r^2 \leq 0,5$ ), a pesar de encontrarse a distancias genéticas (cM) relativamente cercanas. La excepción fueron los marcadores AX-94642563 y AX-95129810 (7,46 cM), cuyo valor  $r^2=0,79$  (Figura 21).



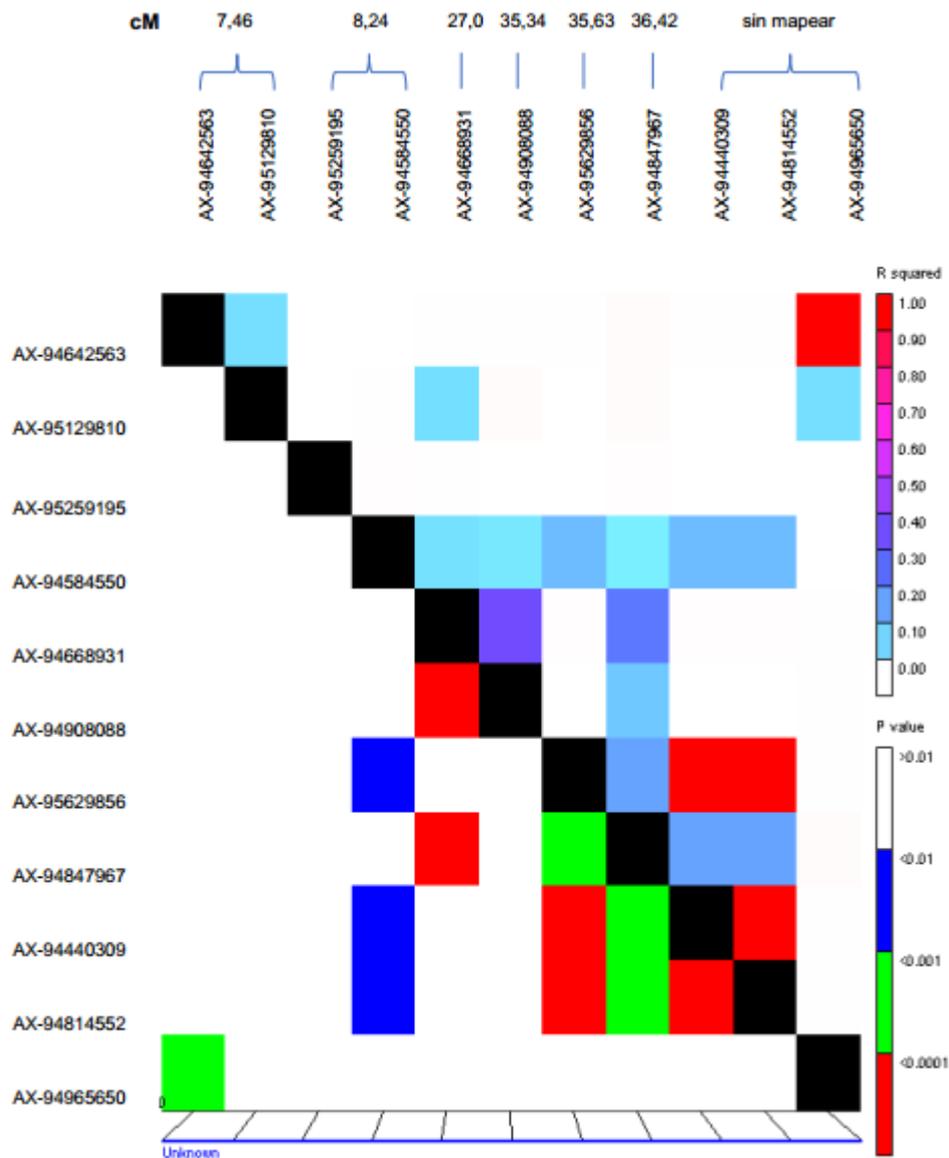
**Figura 21.** Bloques de haplotipos y DL de los SNPs asociados a fuerza de gluten en 1B con posición asignada según Allen et al. (2016). Los valores en cada recuadro corresponden al valor de DL ( $r^2$ ) entre marcadores, multiplicado por 100. La magnitud del DL entre marcadores se indica según el esquema de colores:  $r^2=0$  (blanco),  $0 < r^2 < 1$  (escala de grises),  $r^2=1$  (negro). El DL del cromosoma 1B completo se muestra en la Figura AF8 del Apéndice de esta tesis.

Estos resultados son similares a los obtenidos por Maccaferri et al. (2015b), en cuyo trabajo de GWAS para resistencia a roya amarilla en trigo pan, las asociaciones SNP-fenotipo cayeron rápidamente en el rango de 1-2 cM, de acuerdo con la tendencia observada en la rápida caída del DL estimada entre pares de SNPs.

La ausencia de altos valores de DL entre la mayoría de los QTLs asociados a fuerza de gluten en el cromosoma 1B indicaría que la colección de CERZOS presenta baja asociación entre los SNPs para este carácter y que la presión de selección no afectó a todos los QTLs encontrados por igual (Slatkin, 2008). Posiblemente, el bajo DL entre marcadores demostraría que se trata de diferentes genes/QTLs y no es una región en DL (“bloque”) asociada a un único gen.

Cuando se analizó el patrón de DL de los 11 SNPs encontrados en el germoplasma nacional (60 genotipos), en general se encontraron valores de  $r^2$  bajos, inferiores a 0,50, aunque altamente significativos. Fue posible determinar valores de correlación altos ( $0,90 \leq r^2 \leq 1$ ) entre los SNPs AX-94642563 (7,46 cM) y AX-94965650 (sin mapear); entre AX-95629856 (35,36 cM) y AX-94440309 y AX-94814552 (ambos

SNP sin mapear); y entre AX-94440309 y AX-94814552 (ambos sin mapear) (Figura 22).



**Figura 22.** Desequilibrio de ligamiento entre los loci asociados a fuerza de gluten de los genotipos argentinos (n=60; 3-6 ambientes). Por encima de la diagonal se ubican los coeficientes de correlación ( $r^2$ ) entre dos loci y por debajo de la diagonal los valores de significancia.

Los gráficos para DL completos por origen geográfico pueden observarse en la Figura AF9 del Apéndice. De igual manera, se incluyen en el Apéndice los gráficos de DL según agrupamiento por los clústeres encontrados mediante DAPC (Figura AF10, Apéndice).

En coincidencia con lo observado en otros trabajos, se evidenciaron diferentes patrones de DL, según la distribución geográfica o debido a la presencia de subpoblaciones. Los SNPs AX-94440309 y AX-94814552 mostraron altos valores de correlación en la mayoría de los análisis de DL, ya sea por origen geográfico o por estructura poblacional (valores  $r^2$  0,90 a 1 en ARG, CHI, CIMMYT, FRA, ITA, WANA y clústeres 1 a 4). Este patrón indicaría que ambos QTLs han sido sometidos a una presión de selección similar independientemente del origen del germoplasma o de la subpoblación analizada. El alto DL entre estos SNPs no sería causado por la existencia de ligamiento físico, ya que según el mapa del Consorcio Internacional de Secuenciación del Genoma de Trigo (International Wheat Genome Sequencing Consortium, <https://www.wheatgenome.org/>), se ubican en cromosomas diferentes (5BL para AX-94440309 y 2BS para AX-94814552).

Es importante destacar que el grado de DL depende de la población bajo estudio, los efectos de la subestructura poblacional, la región del genoma considerada, la tasa de recombinación, el sistema de apareamiento y el tipo de marcadores utilizados (Gerald et al., 2013).

Las diferencias en los patrones de DL encontradas en este trabajo entre las distintas poblaciones para la fuerza de gluten estarían relacionadas con las historias particulares del mejoramiento en cada país y las presiones de selección aplicadas a las distintas regiones del genoma (particularmente sobre el cromosoma 1B) durante el proceso de desarrollo de los cultivares (Chao et al., 2010).

### **3.2.5.2. Haplotipos y su relación con la fuerza de gluten (valor SDS)**

En el presente trabajo fue posible caracterizar a los genotipos por su composición alélica en diferentes loci asociados al valor de SDS. La Tabla AT20 muestra los haplotipos y su relación con el fenotipo observado en seis ambientes del sur bonaerense.

La AACC no define escalas de valores de SDS para clasificar a un cultivar de trigo candeal. No existe una escala fija, sino que se pueden definir distintos grupos de calidad de gluten en función de los valores que manifiesten aquellas variedades ya conocidas por los mejoradores (“testigos”). En base a los resultados obtenidos, a los criterios adoptados por los profesionales que trabajan en el Laboratorio de Calidad de Cereales de la EEA Barrow (Ings. Agrs. Elena Molfese y Valentina Astiz,

comunicaciones personales), al valor de SDS promedio de variedades “testigos” y a la bibliografía consultada (Nazco et al., 2014), se decidió establecer rangos de calidad de gluten para poder clasificar a la colección de CERZOS, tomando el promedio de los valores en los seis ambientes evaluados.

Las variedades testigos fueron seleccionadas por tener gran cantidad de muestras registradas en el Laboratorio de Calidad de Cereales de la EEAI Barrow a lo largo de distintas campañas trigueras y ser utilizadas como testigos para la evaluación de la calidad en los ensayos a los que se les aplica el test SDS de forma rutinaria en el programa de mejoramiento de trigo candeal de la EEAI Barrow (ej. filiales segregantes). Dichas variedades fueron: Bonaerense INTA Cumenay (8), ACA 1801F (32), Kofa (66), Bonaerense Valverde (75), CBW 05080= Bonaerense INTA Quillén, Bonaerense INTA Facón (6), Buck Granate (64), ACA 1901F (65), Bonaerense INTA Cariló (7), Buck Platino (1), Buck Topacio (2) y Buck Esmeralda (3).

La escala elaborada es arbitraria, y a futuro modificable. Fue concebida para que, a fines prácticos, se pueda realizar una separación por rangos de calidad:

<b>valor SDS</b>	<b>Calidad</b>
≥80	muy buena
79-60	buena
59-50	regular
≤49	mala

En base a esta escala, 21, 93, 19 y 37 cultivares de la colección tuvieron muy buena, buena, regular y mala calidad de gluten, respectivamente (Tabla AT20 del Apéndice). Dentro del rango de muy buena calidad de gluten, se destacaron 11 genotipos argentinos, cuatro italianos, un estadounidense, uno del WANA, un chileno, dos franceses y uno del CIMMYT. El 72,7% de los materiales pertenecieron al programa público de mejoramiento de trigo candeal (INTA-MAI), resultado de los esfuerzos realizados para obtener calidad de gluten en variedades y en líneas elite, similar a lo realizado en otros programas de mejoramiento (Kumar et al., 2013, De Santis et al., 2017).

Ninguno de los genotipos de la colección de CERZOS llevó todos los alelos favorables para maximizar el valor de SDS (haplotipo AATGGGAAGAT). Dentro del rango de los genotipos de muy buena calidad de gluten Bonaerense Valverde (75),

CBW 05082 (133) y BF1176 (77) portaron el haplotipo AATGGGAAAAT (diferencia en un nucleótido respecto del haplotipo “ideal”). Bonaerense INTA Cumenay (8) tuvo AATGGGAGAAT e Ixos (63) AATGGCAAAT (diferencias en dos nucleótidos respecto del haplotipo “ideal”). Sin embargo, otros genotipos con muy buenos valores de SDS mostraron un mayor número de variantes, evidenciando el carácter complejo del carácter, y que la calidad de gluten no responde a un haplotipo fijo. **Posiblemente, al igual que en otros trabajos citados en la bibliografía** (Blanco et al., 1998; Elouafi et al., 2000; Patil et al., 2009; Conti et al., 2011; Giraldo et al., 2016) **existan otras regiones genómicas responsables por la variación en la fuerza de gluten no detectadas en el presente trabajo en tres o más ambientes** (Tabla AT19 del Apéndice).

Sin embargo, si se seleccionan los alelos positivos para fuerza de gluten de los SNPs AX-95259195, AX-94584550, AX-94908088, AX-94642563 y AX-95129810 (significativos en 6-4 ambientes), se podrían eliminar todos aquellos genotipos que otorgasen una mala calidad de gluten (valores de SDS  $\leq 49$ ). **Ello sería una herramienta muy valiosa para los programas de mejoramiento, ya que utilizando sólo cinco SNPs se podría descartar aquellos materiales con calidad de gluten inferior; o al menos tener conocimiento de la calidad a futuro de los materiales y conservar sólo aquellos que sean valiosos debido a otras características** (por ej. resistencia a enfermedades).

**La presente caracterización de calidad de gluten en una colección de germoplasma como la del CERZOS, será de gran utilidad al momento de planificar cruza, en donde además de este carácter, serán tenidos en cuenta otros (por ejemplo duración de ciclo vegetativo, tolerancia a royas). El conocimiento de la estructura de la población detectada en esta tesis será de fundamental importancia para generar material segregante diverso, realizando cruzamientos entre genotipos con muy buena a buena fuerza de gluten que se encuentren en distintos clústeres poblacionales.**

**A través del fenotipado y genotipado exhaustivo de la calidad de gluten realizado en la presente tesis (2 años de ensayo, 3 localidades) ha sido posible demostrar de que los cultivares argentinos podrían aportar fuerza de gluten a otros programas de mejoramiento extranjeros.**

Estos resultados pueden ser ampliados a posteriori mediante el estudio de las subunidades proteicas de gliadinas y gluteninas de la colección de CERZOS, y también, utilizando determinaciones de calidad que permitan una caracterización más precisa de la fuerza de gluten (por ejemplo a través del Índice de gluten o análisis farinográfico).

## Conclusiones

El objetivo general de este estudio fue la localización de regiones genómicas que afectan a caracteres complejos mediante el mapeo por asociación y la identificación de marcadores moleculares asociados a rendimiento, calidad y adaptación para su utilización práctica en programas mejoramiento. El presente trabajo sería uno de los primeros trabajos de mapeo por asociación en trigo candeal en nuestro país.

Las siguientes conclusiones fueron realizadas en base a los resultados obtenidos.

En trigo candeal la herencia del rendimiento, días a espigazón, peso de mil granos, contenido de proteína en grano y fuerza de gluten es compleja. El rendimiento y el contenido de proteína en grano tuvieron una marcada influencia ambiental. La longitud del ciclo vegetativo y la fuerza de gluten presentaron altas heredabilidades.

Fue necesario evaluar a la estructura poblacional mediante diferentes metodologías. En el presente trabajo, el DAPC logró proporcionar una descripción eficiente de los clústeres genéticos. Los clústeres hallados ( $K=4$ ), fueron coherentes con la información de pedigree y se ajustarían mejor a la diversidad genética de la colección de CERZOS.

El grado de DL encontrado fue propio de una especie autógama, y la cobertura del genoma de trigo candeal utilizando en array de 35K resultó adecuada para el MA.

El MA permitió identificar marcadores asociados rendimiento, longitud de ciclo vegetativo, peso de mil granos, contenido de proteína y fuerza de gluten. El número de ambientes requeridos para realizar MA para cada uno de los caracteres estudiados es un factor importante a tener en cuenta, ya que los mismos genotipos presentan la expresión de genes/QTL diferentes en los distintos ambientes.

El MA realizado con variedades y líneas elite fue efectivo al momento de detectar varios de los QTL informados previamente en las mismas regiones cromosómicas a través del mapeo biparental. Estos resultados sugieren que el MA podría ser una herramienta valiosa para identificar regiones genómicas para varios caracteres que se evalúan de manera rutinaria en los programas de mejoramiento, en donde en cada campaña triguera se realizan fenotipados exhaustivos.

Se encontraron cinco loci asociados a los días a espigazón en los cromosomas 2AS, 2B, 5A, 7A y 7B. Fue hallado un QTL no reportado en trigo candeal sobre el cromosoma 7A.

Los SNPs asociados a peso de mil granos en el presente trabajo tendrían relación con QTLs/ genes encontrados por otros autores en regiones del genoma similares tanto en trigo pan como en candeal.

Existe una región comprendida entre 7,46 - 36,42 cM del cromosoma 1B que sería responsable por la variabilidad en la fuerza de gluten observada en esta tesis.

Las distintas configuraciones alélicas para los días a espigazón, peso de mil granos y fuerza de gluten serían el punto de partida para la selección asistida por varios marcadores moleculares en los programas de mejoramiento. La eficiencia de selección sería similar a la selección fenotípica y con la ventaja de no requerir ensayos a campo ni análisis de calidad.

Además, la información generada mediante esta tesis podrá ser utilizada holísticamente para la planificación de cruzamientos que aporten variabilidad en los programas de mejoramiento nacionales.

## Perspectivas

En paralelo con esta tesis se ha realizado una tesis doctoral de diversidad genética y MA para contenido de proteína y fuerza de gluten utilizando un subset de la colección de germoplasma de CERZOS y genotipados con marcadores AFLPs.

La presente tesis doctoral forma parte del proyecto PICT 2015-1401 “Análisis de la estructura del genoma y mapeo por asociación para caracteres de calidad y rendimiento en trigo candeal”. En este proyecto, se contempló la realización de otra tesis doctoral en MA para los caracteres color de sémola y contenido de pigmentos en grano. Se espera que los resultados de ambas tesis doctorales permitan complementar los resultados previos obtenidos por el grupo de trabajo utilizando mapeo biparental.

Por otra parte, los ensayos a campo de la presente tesis fueron fenotipados para incidencia/severidad a roya del tallo y de la hoja (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici* y *Puccinia triticina*, respectivamente), potencialmente utilizables para el MA en estas enfermedades.

En base a los resultados preliminares de las tesis doctorales descriptas previamente, fueron realizados varios cruzamientos entre genotipos contrastantes para los caracteres fuerza de gluten, y resistencia a enfermedades con el objetivo de desarrollar RILs para el mapeo biparental de estos caracteres.

Recientemente se ha incorporado una becaria doctoral al grupo de Biotecnología del CERZOS cuyo trabajo será realizar MA para componentes de rendimiento utilizando los 170 genotipos de la colección de germoplasma.

Se prevén genotipados con otros arrays sobre la colección de germoplasma y RILs generadas.

Se ha generado y consolidado una red de trabajo en la temática propuesta que involucra instituciones públicas (CONICET, Universidades e INTA) y empresas privadas del sector semillero (ACA y Buck Semillas) destinada a desarrollar herramientas biotecnológicas para su aplicación en los programas argentinos de mejoramiento de trigo. Esta red de trabajo también involucra a organismos y grupos internacionales enfocados en el mejoramiento de trigo candeal (CIMMYT; CREA Italia; Wheat Initiative, Durum Wheat Genomics and Breeding Group).

De esta manera, a través del desarrollo de las investigaciones con un perfil interdisciplinario y en colaboración entre grupos nacionales y extranjeros, será posible responder a las problemáticas que afectan actuales y a futuro a la cadena agroindustrial del trigo candeal.

## Bibliografía

Abbate, P. E., Andrade, F. H., & Culot, J. P. (1995). The effects of radiation and nitrogen on number of grains in wheat. *The Journal of Agricultural Science*, 124(03), 351-360.

Abdalla, O. S., Peña, R. J., Autrique, E., & Nachit, M. M. (1995). Durum wheat breeding and quality improvement at CIMMYT Mexico. *Durum Wheat Quality in the Mediterranean Region [La Qualite du Ble dur dans la Region Mediterranee]* Proceedings of the Seminar; Zaragoza (Spain); 17-19 Nov 1993.

Abdurakhmonov, I. & Abdukarimov, A. (2008). Application of association mapping to understanding the genetic diversity of plant germplasm resources. *International Journal of Plant Genomics*, Vol. 2008, 1-18.

Abinasa, M., Ayana, A., & Bultosa, G. (2011). Genetic variability, heritability and trait associations in durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*) genotypes. *African Journal of Agricultural Research*, 6(17), 3972-3979.

AbuHammad, W. A., Mamidi, S., Kumar, A., Pirseyedi, S., Manthey, F. A., Kianian, S. F., ... & Elias, E. M. (2016). Identification and validation of a major cadmium accumulation locus and closely associated SNP markers in North Dakota durum wheat cultivars. *Molecular Breeding*, 36(8), 112.

Allard, R. W., & Montoya, J. L. (1980). *Principios de la mejora genética de las plantas* (No. SB123. A4418 1967.). Barcelona,: Omega.

Allen, A.M., Barker, G.L., Berry, S.T., Coghill, J.A., Gwilliam, R., Kirby, S., Robinson, P., et al. (2011) Transcript-specific, single-nucleotide polymorphism discovery and linkage analysis in hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Biotechnol. J.* 9, 1086–1099

Allen, A. M., Winfield, M. O., BurrIDGE, A. J., Downie, R. C., Benbow, H. R., Barker, G. L., ... & Scopes, G. (2016). Characterization of a Wheat Breeders' Array suitable for high-throughput SNP genotyping of global accessions of hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum*). *Plant Biotechnology Journal*. 15(3), 390-401.

Amallah, L., Taghouti, M., Rhrib, K., Gaboun, F., Arahou, M., Hassikou, R., & Diria, G. (2016). Validation of simple sequence repeats associated with quality traits in durum wheat. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, 19(2), 137-150.

Ames, N.P., Clarke, J.M., Marchylo, B.A., Dexter, J.E., Woods, S.M. (1999). Effect of environment and genotype on durum wheat gluten strength and pasta viscoelasticity. *Cereal Chemistry*. 76, 582–586.

Ames, N. P., Clarke, J. M., Dexter, J. E., & Woods, S. M. (2003). Effects of nitrogen fertilizer on protein quantity and gluten strength parameters in durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*) cultivars of variable gluten strength. *Cereal Chemistry*, 80(2), 203.

Aoun, M., Breiland, M., Kathryn Turner, M., Loladze, A., Chao, S., Xu, S. S., ... & Acevedo, M. (2016). Genome-Wide Association Mapping of Leaf Rust Response in a Durum Wheat Worldwide Germplasm Collection. *The Plant Genome*, Vol. 9, 1-24.

Aranzana, M., Kim, S., Zhao, K., Bakker, E., Horton, M., Jacob, K., Lister, C., Molitor, J., Shindo, C., Tang, C., Toomajian, C., Traw, B., Zheng, H., Bergelson, J., Dean, C., Marjoram, P. & Nordborg M. (2005). Genome-wide association mapping in *Arabidopsis* identifies previously known flowering time and pathogen resistance genes. *PLoS Genetics*, Vol. 1, No. 5, e60.

Arguello, M. N., Mason, R. E., Roberts, T. L., Subramanian, N., Acuña, A., Addison, C. K., ... & Gbur, E. (2016). Performance of soft red winter wheat subjected to field soil waterlogging: Grain yield and yield components. *Field Crops Research*, 194, 57-64.

Autran, J. C., Abecassis, J., & Feillet, P. (1986). Statistical evaluation of different technological and biochemical tests for quality assessment in durum wheats. *Cereal Chem*, 63(5), 390-394.

Avni, R., Nave, M., Eilam, T., Sela, H., Alekperov, C., Peleg, Z., ... & Distelfeld, A. (2014). Ultra-dense genetic map of durum wheat x wild emmer wheat developed using the 90K iSelect SNP genotyping assay. *Molecular Breeding*, 34(4), 1549-1562.

Ayed, S., Rezgui, M., Othmani, A., Rezgui, M., Trad, H., Teixeira-da Silva, J. A., ... & Kharrat, M. (2017). Response of Tunisian durum (*Triticum turgidum* ssp. *durum*) and bread (*Triticum aestivum* L.) wheats to water stress. *Agrociencia*, 51(1).

Baker, R. J., Campbell, A. B., & Tipple, K. H. (1971). Heritabilities of and correlations among quality traits in wheat. *Canadian Journal of Plant Science*, 51(6), 441-448.

Balzarini, M.; Macchiavelli, R.E.; Casanoves, F. (2013). *Aplicaciones de Modelos Mixtos en Agricultura y Forestería*. Apuntes Curso de Postgrado. 122p.

Bar-Hen, A., Charcosset, A., Bourgoin, M. & Guiard, J. (1995). Relationship between genetic markers and morphological traits in a maize inbred line collection. *Euphytica*, Vol. 84, No. 2, 145-154.

Barnard, A. D., Labuschagne, M. T., & Van Niekerk, H. A. (2002). Heritability estimates of bread wheat quality traits in the Western Cape province of South Africa. *Euphytica*, 127(1), 115-122.

Barrett, J. C., Fry, B., Maller, J. D. M. J., & Daly, M. J. (2005). Haploview: analysis and visualization of LD and haplotype maps. *Bioinformatics*, 21(2), 263-265.

Basualdo, J., Díaz, M. L., Cuppari, S., Cardone, S., Soresi, D., Camargo, G. P., & Carrera, A. (2015). Allelic variation and differential expression of *VRN-A1* in durum wheat genotypes varying in the vernalization response. *Plant Breeding*, 134(5), 520-528.

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., (2015). *Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4*. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. [doi:10.18637/jss.v067.i01](https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01)

Baytar, A. A., Erdogan, O., Frary, A., Frary, A., & Doganlar, S. (2017). Molecular diversity and identification of alleles for Verticillium wilt resistance in elite cotton (*Gossypium hirsutum* L.) germplasm. *Euphytica*, 213(2), 31.

Beales J, Turner A, GriYths S, Snape JW, Laurie DA (2007) A pseudoresponse regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 115:721–733.

Beer, S., Siripoonwiwat, W., O'donoghue, L., Souza, E., Mathews, D. & Sorrels, M. (1997). Associations between molecular markers and quantitative traits in oat germplasm pool: can we infer linkages? *Journal of Agricultural Genomics*, Vol. 3, 1-16.

Bennett, D., Reynolds, M., Mullan, D., Izanloo, A., Kuchel, H., Langridge, P., & Schnurbusch, T. (2012). Detection of two major grain yield QTL in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under heat, drought and high yield potential environments. *Theoretical and Applied Genetics*, 125(7), 1473-1485.

Bentley, A. R., Turner, A. S., Gosman, N., Leigh, F. J., Maccaferri, M., Dreisigacker, S., ... & Laurie, D. A. (2011). Frequency of photoperiod-insensitive *Ppd-A1a* alleles in tetraploid, hexaploid and synthetic hexaploid wheat germplasm. *Plant Breeding*, 130(1), 10-15.

Berdugo-Cely, J., Valbuena, R. I., Sánchez-Betancourt, E., Barrero, L. S., & Yockteng, R. (2017). Genetic diversity and association mapping in the Colombian Central Collection of *Solanum tuberosum* L. Andigenum group using SNPs markers. *PloS one*, 12(3), e0173039.

Bergh, R., Zamora, M., Quattrocchio, A., & Baez, A. (1998, November). Fertilización nitrogenada del trigo Candeal en el centro sur bonaerense: aplicaciones tardías. In *Actas: IV Congreso nacional de trigo-II simposio nacional de cereales de siembra otoño-invernal*, Mar del Plata.

Bergh, R., Baez, A., Quattrocchio, A., & Zamora, M. (2000). Fertilización nitrogenada para calidad en trigo candeal. *Informaciones Agronómicas*, 7, 13-16.

- Bergh, R., Zamora, M., Seghezzi, M. L., & Molfese, E. (2003). Fertilización nitrogenada foliar en trigo en el centro-sur de la provincia de Buenos Aires. *INPOFOS Informaciones Agronómicas del Cono Sur*, Buenos Aires, 19, 15-21.
- Bhatia, C. R., & Rabson, R. (1987). Relationship of grain yield and nutritional quality. *American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America*. N° nutritionalqual, pp. 11-43.
- Blanco, A., Bellomo, M. P., Lotti, C., Maniglio, T., Pasqualone, A., Simeone, R., ... & Di Fonzo, N. (1998). Genetic mapping of sedimentation volume across environments using recombinant inbred lines of durum wheat. *Plant Breeding*, 117(5), 413-417.
- Blanco A., Simeone R., Gadaleta A. (2006). Detection of QTLs for grain protein content in durum wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 112:1195–1204.
- Blanco, A., Mangini, G., Giancaspro, A., Giove, S., Colasuonno, P., Simeone, R., ... & Gadaleta, A. (2012). Relationships between grain protein content and grain yield components through quantitative trait locus analyses in a recombinant inbred line population derived from two elite durum wheat cultivars. *Molecular Breeding*, 30(1), 79-92.
- Boggini, G., Doust, M. A., Annicchiarico, P., & Pecetti, L. (1997). Yielding ability, yield stability, and quality of exotic durum wheat germplasm in Sicily. *Plant Breeding*, 116(6), 541-545.
- Borda, M. R. (2011). INFORME AGROMETEOROLÓGICO: AÑO 2011. EEAI Barrow. <http://anterior.inta.gov.ar/barrow/info/documentos/agrometeo/anual/WEBANUAL2011.pdf>
- Borda M. R. (2014). INFORME AGROMETEOROLÓGICO: AÑO 2014. EEAI Barrow. <http://anterior.inta.gov.ar/barrow/info/documentos/agrometeo/anual/WEBANUAL2014.pdf>
- Bordes, J., Goudemand, E., Duchalais, L., Chevarin, L., Oury, F. X., Heumez, E., ... & Laurent, V. (2014). Genome-wide association mapping of three important traits using bread wheat elite breeding populations. *Molecular breeding*, 33(4), 755-768.
- Borlaug, N. E. (1995). Wheat breeding at CIMMYT: commemorating 50 years of research in Mexico for global wheat improvement (Vol. 29). Preface.
- Bozzini, A. (1970). The genetics and breeding of durum wheats. *Genetica Agraria*, 24, 145-94.
- Bozzini, A., Corazza, L., D'Egidio, M. G., Di Fonzo, N., La Fiandra, D., Pogna, N. E., & Poma, I. (1998). Durum wheat (*Triticum turgidum* spp. *durum*). In "Italian contribution to plant genetics and breeding", University of Tuscia. Book prepared at the occasion of the XV Congress of the European Association for Research on Plant Breeding-Eucarpia, 21-25 Sep (pp. 181-194).
- Bradbury, P. J., Zhang, Z., Kroon, D. E., Casstevens, T. M., Ramdoss, Y., y Buckler, E. S. (2007). TASSEL: software for association mapping of complex traits in diverse samples. *Bioinformatics*. 23(19): 2633-2635.
- Bradstreet, R. B. (1954). Kjeldahl method for organic nitrogen. *Analytical Chemistry*, 26(1), 185-187.
- Breseghele, F. & Sorrells, M. (2006). Association mapping of kernel size and milling quality in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Genetics*, Vol. 172, No. 2, 1165-1177.
- Brevis, J. C., & Dubcovsky, J. (2010). Effects of the Chromosome Region Including the Locus on Wheat Grain and Protein Yield. *Crop Science*, 50(1), 93-104.
- Brevis, J. C., Morris, C. F., Manthey, F., & Dubcovsky, J. (2010). Effect of the grain protein content locus *Gpc-B1* on bread and pasta quality. *Journal of Cereal Science*, 51(3), 357-365.
- Brites, C., & Carrillo, J. M. (2001). Influence of high molecular weight (HMW) and low molecular weight (LMW) glutenin subunits controlled by *Glu-1* and *Glu-3* loci on durum wheat quality. *Cereal Chemistry*, 78(1), 59-63.

Calderini, D. F., Reynolds, M. P., & Slafer, G. A. (1999). Genetic gains in wheat yield and associated physiological changes during the twentieth century. *Wheat: Ecology and physiology of yield determination*, 351-377.

Campbell, C. A., Davidson, H. R., & Winkleman, G. E. (1981). Effect of nitrogen, temperature, growth stage and duration of moisture stress on yield components and protein content of Manitou spring wheat. *Canadian Journal of Plant Science*, 61(3), 549-563.

Campoy, J. A., Lerigoleur-Balsemin, E., Christmann, H., Beauvieux, R., Girollet, N., Quero-García, J., ... & Barreneche, T. (2016). Genetic diversity, linkage disequilibrium, population structure and construction of a core collection of *Prunus avium* L. landraces and bred cultivars. *BMC plant biology*, 16(1), 49.

Canadian International Grains Institute. <https://cigi.ca/>

Canè, M. A., Maccaferri, M., Nazemi, G., Salvi, S., Francia, R., Colalongo, C., & Tuberosa, R. (2014). Association mapping for root architectural traits in durum wheat seedlings as related to agronomic performance. *Molecular Breeding*, 34(4), 1629-1645.

Carrillo, J. M., Martinez, M. C., Brites, C., Nieto-Taladriz, M. T., & Vazquez, J. F. (2000). Relationships between endosperm proteins and quality in durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*). *Options méditerranéennes*, 40, 463-467.

Chao, S., Dubcovsky, J., Dvorak, J., Luo, M. C., Baenziger, S. P., Matnyazov, R., ... & Glover, K. (2010). Population- and genome-specific patterns of linkage disequilibrium and SNP variation in spring and winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC genomics*, 11(1), 727.

Chee, P. W., Elias, E. M., Anderson, J. A., & Kianian, S. F. (2001). Evaluation of a High Grain Protein QTL from L. var. in an Adapted Durum Wheat Background. *Crop science*, 41(2), 295-301.

Chen, G., Zhang, H., Deng, Z., Wu, R., Li, D., Wang, M., & Tian, J. (2016). Genome-wide association study for kernel weight-related traits using SNPs in a Chinese winter wheat population. *Euphytica*, 212(2), 173-185.

Choulet, F., Alberti, A., Theil, S., Glover, N., Barbe, V., Daron, J., ... & Leroy, P. (2014). Structural and functional partitioning of bread wheat chromosome 3B. *Science*, 345(6194), 1249721.

CIMMYT (1987). *El desarrollo futuro del maíz y trigo en el Tercer Mundo*. CIMMYT, México, D.F. ISBN 968-6127-20-8.

CIMMYT (2006). *Protocolos de laboratorio: Laboratorio de Genética Molecular Aplicada del CIMMYT*. Tercera edición. México, D.F.: CIMMYT. ISBN: 968-6923-43-8.

CIMMYT (2015). *CIMMYT Wheat Molecular Genetics: laboratory protocols and applications to wheat breeding (2015)*. Dreisigacker, S., Sehgal, D., Reyes-Jaimez, A.E., Luna-Garrido, B., Muñoz-Zavala, S., Núñez-Ríos, C., Mollins, J. & Mall, S. 142 pages.

Clarke, J. M., Clarke, F. R., Ames, N. P., McCaig, T. N., & Knox, R. E. (2000). Evaluation of predictors of quality for use in early generation selection. Durum wheat improvement in the Mediterranean region: new challenges. *International Centre for Advanced Mediterranean Agronomic Studies (CIHEAM)*, Zaragoza, 439-446.

Colasuonno, P., Gadaleta, A., Giancaspro, A., Nigro, D., Giove, S., Incerti, O., ... & Blanco, A. (2014). Development of a high-density SNP-based linkage map and detection of yellow pigment content QTLs in durum wheat. *Molecular Breeding*, 34(4), 1563-1578.

Conti, V., Roncallo, P. F., Beaufort, V., Cervigni, G. L., Miranda, R., Jensen, C. A., & Echenique, V. C. (2011). Mapping of main and epistatic effect QTLs associated to grain protein and gluten strength using a RIL population of durum wheat. *Journal of applied genetics*, 52(3), 287-298.

Contreras-Soto, R. I., Mora, F., de Oliveira, M. A. R., Higashi, W., Scapim, C. A., & Schuster, I. (2017). A Genome-Wide Association Study for Agronomic Traits in Soybean Using SNP Markers and SNP-Based Haplotype Analysis. *PloS one*, 12(2), e0171105.

- Courtois, B., Audebert, A., Dardou, A., Roques, S., Ghneim-Herrera, T., Droc, G., ... & Ahmadi, N. (2013). Genome-wide association mapping of root traits in a japonica rice panel. *PLoS one*, 8(11), e78037.
- Cox, M. C., Qualset C. O., and Rains D. W. (1986). Genetic variation for nitrogen assimilation and translocation in wheat. III. Nitrogen translocation in relation to grain yield and protein. *Crop Science*. 26, 737—740.
- Crossa J, Burgueño J, Dreisigacker S, et al. (2007). Association analysis of historical bread wheat germplasm using additive genetic covariance of relatives and population structure. *Genetics* 177, 1889–1913
- Cubadda, R., Carcea, M., & Pasqui, L. A. (1992). Suitability of the gluten index method for assessing gluten strength in durum wheat and semolina. *Cereal foods world (USA)*.
- Cubry, P., De Bellis, F., Pot, D., Musoli, P., & Leroy, T. (2013). Global analysis of *Coffea canephora* Pierre ex Froehner (Rubiaceae) from the Guineo-Congolese region reveals impacts from climatic refuges and migration effects. *Genetic resources and crop evolution*, 60(2), 483-501.
- Cuniberti, M. (2001). Factores que inciden en la calidad. *Inf. Técnica INTA Rafaela*. 2001.Public. Miscelánea Nº 4 pág. 1-6.
- Cuniberti, M., Mir, L., & Juárez, I. M. (2012). Relación gluten/proteína en trigo. *Trigo actualización*, 23-33.
- D'Egidio, M.G. Mariani, B.M., Nardi, S., Novaro, P. y Cubadda, R. (1990). Chemical and technological variables and their relationships: a predictive equation for pasta cooking quality. *Cereal Chemistry* 67:275-281.
- D'Ovidio, R., Simeone, M., Masci, S., & Porceddu, E. (1997). Molecular characterization of a LMW-GS gene located on chromosome 1B and the development of primers specific for the *Glu-B3* complex locus in durum wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 95(7), 1119-1126.
- D'Ovidio, R., & Masci, S. (2004). The low-molecular-weight glutenin subunits of wheat gluten. *Journal of Cereal Science*, 39(3), 321-339.
- Dabney, A., Storey, J. D., & Warnes, G. R. (2010). *qvalue*: Q-value estimation for false discovery rate control. R package version, 1(0).
- Damidaux, R., Autran, J. C., Grignac, P., & Feillet, P. (1978). Mise en évidence de relations applicables en sélection entre l'électrophorégramme des gliadines et les propriétés viscoélastiques du gluten de *Triticum durum* Desf. *CR Acad. Sc. Paris, Série D*, 287, 701-704.
- De Cillis, U. (1964). The objectives required in breeding hard wheat and the meanings of attaining them. *Genetics. Agraria*. 18:51-70.
- De Santis, M. A., Giuliani, M. M., Giuzio, L., De Vita, P., Lovegrove, A., Shewry, P. R., & Flagella, Z. (2017). Differences in gluten protein composition between old and modern durum wheat genotypes in relation to 20th century breeding in Italy. *European Journal of Agronomy*, 87, 19-29.
- De Vita, P., Nicosia, O. L. D., Nigro, F., Platani, C., Riefolo, C., Di Fonzo, N., & Cattivelli, L. (2007). Breeding progress in morpho-physiological, agronomical and qualitative traits of durum wheat cultivars released in Italy during the 20th century. *European Journal of Agronomy*, 26(1), 39-53.
- Del Nobile, M. A., Baiano, A., Conte, A., & Mocci, G. (2005). Influence of protein content on spaghetti cooking quality. *Journal of Cereal Science*, 41(3), 347-356.
- Dexter, J. E. (2008). The history of durum wheat breeding in Canada and summaries of recent research at the Canadian Grain Commission on factors associated with durum wheat processing. *Proceedings from Bosporous*. Turkey, April 24-27. 1-15.
- Dexter, J. E., & Matsuo, R. R. (1977). Influence of protein content on some durum wheat quality parameters. *Canadian Journal of Plant Science*, 57(3), 717-727.

- Dexter, J. E., & Matsuo, R. R. (1980). Relationship between durum wheat protein properties and pasta dough rheology and spaghetti cooking quality. *Journal of agricultural and food chemistry*, 28(5), 899-902.
- Dexter, J. E., Matsuo, R. R., & Morgan, B. C. (1983). Spaghetti stickiness: Some factors influencing stickiness and relationship to other cooking quality characteristics. *Journal of Food Science*, 48(5), 1545-1551.
- Dexter J.E., Matsuo R.R., Kosmolak F.G., Leisle D. y Marchylo B.A. (1980). The suitability of the SDS-Sedimentation test for assessing gluten strength in durum wheat. *Canadian Journal of Plant Science*, 60(1): 25-29.
- Di Pane, F. J. (2016). Retraso en la siembra y recomendaciones según las características de las variedades de trigo de ciclo largo. [http://inta.gob.ar/sites/default/files/inta\\_-\\_atraso\\_en\\_la\\_siembra\\_de\\_trigo\\_2016\\_0.pdf](http://inta.gob.ar/sites/default/files/inta_-_atraso_en_la_siembra_de_trigo_2016_0.pdf)
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. InfoStat versión 2016. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>
- Díaz, A., Zikhali, M., Turner, A. S., Isaac, P., & Laurie, D. A. (2012). Copy number variation affecting the Photoperiod-B1 and Vernalization-A1 genes is associated with altered flowering time in wheat (*Triticum aestivum*). *PLoS One*, 7(3), e33234.
- Distelfeld, A., Li, C., & Dubcovsky, J. (2009). Regulation of flowering in temperate cereals. *Current opinion in plant biology*, 12(2), 178-184.
- Dominguez Brando, J. (2014). Panorama Internacional del Mercado de Trigo Pan y Candeal. World Pasta Day 2014. Buenos Aires, Argentina.
- Dubcovsky, J. (2004). Marker-assisted selection in public breeding programs: the wheat experience. *Crop Science*, 44(6).
- Dvořák, J., Terlizzi, P. D., Zhang, H. B., & Resta, P. (1993). The evolution of polyploid wheats: identification of the A genome donor species. *Genome*, 36(1), 21-31.
- Earl, Dent A. and vonHoldt, Bridgett M. (2012) STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources* vol. 4 (2) pp. 359-361. doi: 10.1007/s12686-011-9548-7
- Edwards, D., Forster, J. W., Chagné, D., & Batley, J. (2007). What Are SNPs?. In *Association mapping in plants* 41-52.
- Edwards, S. V., Shultz, A. J., & Campbell-Staton, S. C. (2015). Next-generation sequencing and the expanding domain of phylogeography. *Folia Zoology*, 64(3), 187-206.
- Ellis MH, Spielmeier W, Gale KR, Rebetzke GJ, Richards RA (2002) "Perfect" markers for the Rht-B1b and Rht-D1b dwarfing genes in wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 105:1038–1042.
- Elouafi, I., Nachit, M. M., Elsaleh, A., Asbati, A., & Mather, D. E. (2000). QTL-mapping of genomic regions controlling gluten strength in durum (*Triticum turgidum* L. var. *durum*). Durum wheat improvement in the Mediterranean region: New challenges. *International Centre for Advanced Mediterranean Agronomic Studies*, Zaragoza, Spain, 40, 363-371.
- Evanno, G., Regnaut, S., & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular ecology*, 14(8), 2611-2620.
- Falconer D.S., Mackay T.F.C. (1996). *Introduction to quantitative genetics*, 4th edn. Harlow-Longman.
- Falush, D., Stephens, M., y Pritchard, J. K. (2003). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Linked loci and correlated allele frequencies. Genetics*. 164, 1567–1587.

Falush, D.; Stephens, M., y Pritchard, J.K. (2007). Inference of population structure using multilocus genotype data: Dominant markers and null alleles. *Molecular Ecology Notes*. 7(4), 574-578.

FAO. Food and Agriculture Organization of the United Nations. <http://www.fao.org/home/en/>

Feillet, P. (1988) Protein and enzyme composition of durum wheat. In: Fabriani G, Lintas C (eds) *Durum wheat: chemistry and technology*. AACC, St Paul, MN, pp 93–119.

Feillet P., Dexter J.E. (1996) Quality requirements of durum wheat for semolina milling and pasta production. In: Kruger JE, Matsuo RR, Dick JW (eds) *Pasta and noodle technology*. American Association of Cereal Chemists, St. Paul, MN, pp 95–131

Feldman, M. (2000). Origin of cultivated wheat. *The World Wheat Book, A history of wheat breeding*.

Feldman, M., & Levy, A. A. (2012). Genome evolution due to allopolyploidization in wheat. *Genetics*, 192(3), 763-774.

Fernandez-Figares, I., Marinetto, J., Royo, C., Ramos, J.M., García del Moral, L.F. (2000). Amino-acid composition and protein and carbohydrate accumulation in the grain of triticale grown under terminal water stress simulated by a senescing agent. *J. Cereal Sci.* 32, 249–258

Ferris, R., Ellis, R. H., Wheeler, T. R., & Hadley, P. (1998). Effect of high temperature stress at anthesis on grain yield and biomass of field-grown crops of wheat. *Annals of Botany*, 82(5), 631-639.

Fischer, R. A. (1985). Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *The Journal of Agricultural Science*, 105(02), 447-461.

Flint-Garcia, S. A., Thornsberry, J. M., & IV, B. (2003). Structure of linkage disequilibrium in plants. *Annual review of plant biology*, 54(1), 357-374.

Fu, D., Szűcs, P., Yan, L., Helguera, M., Skinner, J. S., Von Zitzewitz, J., ... & Dubcovsky, J. (2005). Large deletions within the first intron in *VRN-1* are associated with spring growth habit in barley and wheat. *Molecular Genetics and Genomics*, 273(1), 54-65.

Furbank, R., & Tester, M. Phenomics-technologies to relieve the phenotyping bottleneck. *Trends in Plant Science*, 16(12).

Gaines, C. S., Finney, P. L., & Rubenthaler, G. O. R. D. O. N. (1996). Milling and baking qualities of some wheats developed for eastern or northwestern regions of the United States and grown at both locations. *Cereal Chemistry*, 73(5), 521-525.

Garris, A., Tai, T., Coburn, J., Kresovich, S. & McCouch, S. (2005). Genetic structure and diversity in *Oryza sativa* L. *Genetics*, Vol. 169, No. 3, 1631-1638

Gaut, B. S., & Long, A. D. (2003). The lowdown on linkage disequilibrium. *The Plant Cell*, 15(7), 1502-1506.

Genetic Resources Information System for Wheat and Triticale <http://www.wheatpedigree.net>

Gerald, N., Murray, S. C., Isakeit, T., Park, Y. S., Yan, Y., Warburton, M. L., & Kolomiets, M. V. (2013). Characterization of genetic diversity and linkage disequilibrium of *ZmLOX4* and *ZmLOX5* loci in maize. *PLoS one*, 8(1), e53973.

Gerard, G. S., Börner, A., Lohwasser, U., & Simón, M. R. (2017). Genome-wide association mapping of genetic factors controlling *Septoria tritici* blotch resistance and their associations with plant height and heading date in wheat. *Euphytica*, 213(1), 27.

Giraldo, P., Royo, C., González, M., Carrillo, J. M., & Ruiz, M. (2016). Genetic Diversity and Association Mapping for Agromorphological and Grain Quality Traits of a Structured Collection of Durum Wheat Landraces Including subsp. durum, turgidum and diccocon. *PLoS one*, 11(11), e0166577.

- Gomez, D., Vanzetti, L., Helguera, M., Lombardo, L., Frascina, J. & Miralles, D.J. (2014). Effect of *Vrn-1*, *Ppd-1* genes and earliness per se on heading time in Argentinean bread wheat cultivars. *Field Crops Research* (158), 73-81.
- González, M., Salazar, E., Castillo, J., Morales, P., Mura-Jornet, I., Maldonado, J., ... & Carrasco, B. (2016). Genetic structure based on EST-SSR: a putative tool for fruit color selection in Japanese plum (*Prunus salicina* L.) breeding programs. *Molecular Breeding*, 36(6), 1-15.
- Graziani, M., Maccaferri, M., Royo, C., Salvatorelli, F., & Tuberosa, R. (2014). QTL dissection of yield components and morpho-physiological traits in a durum wheat elite population tested in contrasting thermo-pluviometric conditions. *Crop and Pasture Science*, 65(1), 80-95.
- Gupta, P., Rustgi, S. & Kulwal, P. (2005). Linkage disequilibrium and association studies in higher plants: present status and future prospects. *Plant Molecular Biology*, Vol. 57, No. 4, 461-485.
- Gupta, P. K., Rustgi, S., & Kumar, N. (2006). Genetic and molecular basis of grain size and grain number and its relevance to grain productivity in higher plants. *Genome*, 49(6), 565-571.
- Gutiérrez, M., & Penna, J. (2004). Derechos de obtentor y estrategias de marketing en la generación de variedades públicas y privadas. INTA, documento de trabajo, (31).
- Guzmán, C., Mondal, S., Govindan, V., Autrique, J. E., Posadas-Romano, G., Cervantes, F., ... & Peña, R. J. (2016a). Use of rapid tests to predict quality traits of CIMMYT bread wheat genotypes grown under different environments. *LWT-Food Science and Technology*, 69, 327-333.
- Guzmán, C., Autrique, J. E., Mondal, S., Singh, R. P., Govindan, V., Morales-Dorantes, A., ... & Peña, R. J. (2016b). Response to drought and heat stress on wheat quality, with special emphasis on bread-making quality, in durum wheat. *Field Crops Research*, 186, 157-165.
- Hanocq, E., Niarquin, M., Heumez, E., Rousset, M., & Le Gouis, J. (2004). Detection and mapping of QTL for earliness components in a bread wheat recombinant inbred lines population. *Theoretical and Applied Genetics*, 110(1), 106-115.
- Hanson, H., Borlaug, N. E., & Anderson, R. G. (1982). *Wheat in the third world*. Westview press.
- Haudry, A., Cenci, A., Ravel, C., Bataillon, T., Brunel, D., Poncet, C., ... & David, J. (2007). Grinding up wheat: a massive loss of nucleotide diversity since domestication. *Molecular biology and evolution*, 24(7), 1506-1517.
- Henry, R. J., y Kettlewell, P. S. (1996). *Cereal Grain Quality*. Chapman and Hall, London.
- Hill, W. & Robertson, A. (1968). Linkage disequilibrium in finite populations. *Theoretical and Applied Genetics*, Vol. 38, No. 6, 226-231.
- Hitz, K., Clark, A. J., & Van Sanford, D. A. (2017). Identifying nitrogen-use efficient soft red winter wheat lines in high and low nitrogen environments. *Field Crops Research*, 200, 1-9.
- Hu, X., Ren, J., Ren, X., Huang, S., Sabiel, S. A., Luo, M., ... & Sun, D. (2015). Association of agronomic traits with SNP markers in durum wheat (*Triticum turgidum* L. *durum* (Desf.)). *PloS one*, 10(6), e0130854.
- Huang, S., Sirikhachornkit, A., Su, X., Faris, J., Gill, B., Haselkorn, R., & Gornicki, P. (2002). Genes encoding plastid acetyl-CoA carboxylase and 3-phosphoglycerate kinase of the *Triticum/Aegilops* complex and the evolutionary history of polyploid wheat. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(12), 8133-8138.
- Hubisz, M., Falush, D., Stephens, M. & Pritchard, J. (2009). Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molecular Ecology Resources*, Vol. 9, No. 5, 1322-1332.
- International Pasta Organisation (IPO). (2011). Consumo de Pastas Alimenticias en el Mundo <http://www.internationalpasta.org/index.aspx?Lang=2>

Ito, M., Fushie, S., Maruyama-Funatsuki, W., Ikeda, T. M., Nishio, Z., Nagasawa, K., ... & Yamauchi, H. (2011). Effect of allelic variation in three glutenin loci on dough properties and bread-making qualities of winter wheat. *Breeding Science*, 61(3), 281-287.

Ito M, Maruyama-Funatsuki W, Ikeda TM, Nishio Z, Nagasawa K and Tabiki T. (2015). Dough properties and bread-making quality-related characteristics of Yumechikara near-isogenic wheat lines carrying different Glu-B3alleles. *Breeding Science* 65:241–248.

Jackson, E. A., Holt, L. M., & Payne, P. I. (1983). Characterisation of high molecular weight gliadin and low-molecular-weight glutenin subunits of wheat endosperm by two-dimensional electrophoresis and the chromosomal localisation of their controlling genes. *Theoretical and Applied Genetics*, 66(1), 29-37.

Jara Podestá, A. (2011). Informe Trigo Candeal. Gacetilla Informativa del Sector Agroalimentario N°59, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca de la Nación. Dirección Mercados Agrícolas. [http://www.minagri.gob.ar/dimeagro/granos/inf-trigo-candeal/trigo\\_candeal.php](http://www.minagri.gob.ar/dimeagro/granos/inf-trigo-candeal/trigo_candeal.php)

Jenner, C. F., Uglade, T. D. and Aspinall, D. (1991). The physiology of starch and protein deposition in the endosperm of wheat. *Aust. J. Plant Physiology*. 18, 211—226.

Jensen, C. A. (1995). Durum wheat breeding in the Integrated Experimental Station, Barrow.

Jensen C.A., & Lopez J.R. (2001). Trigo Candeal: Manual Técnico. Capítulo VIII. Cultivares. Serie Material de Divulgación CEI Barrow. N°3. ISSN N| 0328-1353. [http://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-manual\\_trigo\\_candeal\\_2001b.pdf](http://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-manual_trigo_candeal_2001b.pdf)

Jensen, C. A. & Carbajo, H. L. (2001). Trigo Candeal. Manual Técnico. Publicación Chacra Experimental Integrada Barrow (convenio MAA-INTA). ISSN: 0328-1353. [http://inta.gob.ar/documentos/trigo-candeal-manual-tecnico/at\\_multi\\_download/file/Manual%20Trigo%20Candeal%202001b.pdf](http://inta.gob.ar/documentos/trigo-candeal-manual-tecnico/at_multi_download/file/Manual%20Trigo%20Candeal%202001b.pdf)

Jiang, Q., Hou, J., Hao, C., Wang, L., Ge, H., Dong, Y., & Zhang, X. (2011). The wheat (*T. aestivum*) sucrose synthase 2 gene (*TaSus2*) active in endosperm development is associated with yield traits. *Functional & integrative genomics*, 11(1), 49-61.

Jombart, T. (2008) adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24: 1403-1405.

Jombart T, Devillard S and Balloux, F (2010). Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genetics* 11: 94.

Jombart, T., & Ahmed, I. (2011). adegenet 1.3-1: new tools for the analysis of genome-wide SNP data. *Bioinformatics*, 27(21), 3070-3071.

Jombart, T., & Collins, C. (2015). A tutorial for discriminant analysis of principal components (DAPC) using adegenet 2.0. 0. Imp Coll London-MRC Cent Outbreak Analysis Model, 43.

Joppa, L. R., & Williams, N. D. (1988). Genetics and breeding of durum wheat in the United States.

Joppa, L. R., & Cantrell, R. G. (1990). Chromosomal location of genes for grain protein content of wild tetraploid wheat. *Crop Science*, 30(5), 1059-1064.

Joppa, L. R., Du, C., Hart, G. E., & Hareland, G. A. (1997). Mapping gene (s) for grain protein in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.) using a population of recombinant inbred chromosome lines. *Crop Science*, 37(5), 1586-1589.

Josephides, C.M., Joppa, L.R., Youngs, V.L. (1987). Effect of chromosome 1B on gluten strength and other characteristics of durum wheat. *Crop Science* 27, 212-219.

Jun, M. A., Zhang, C. Y., Yan, G. J., & Liu, C. J. (2012). Identification of QTLs conferring agronomic and quality traits in hexaploid wheat. *Journal of Integrative Agriculture*, 11(9), 1399-1408.

- Kalinowski, S. T. (2011). The computer program STRUCTURE does not reliably identify the main genetic clusters within species: simulations and implications for human population structure. *Heredity*, 106(4), 625.
- Kasarda, D. D. (1999). Glutenin polymers: The in vitro to in vivo transition. *Cereal Foods World*, 44, 566-571.
- Ketata H and Sellami A (1984). Genetic study of quality characteristics in bread wheat (*Triticum aestivum* Desf). *Rachis*. 3 (2): 50-51.
- Kidane, Y. G., Mancini, C., Mengistu, D. K., Frascaroli, E., Fadda, C., Pè, M. E., & Dell'Acqua, M. (2017). Genome Wide Association Study to Identify the Genetic Base of Smallholder Farmer Preferences of Durum Wheat Traits. *Frontiers in plant science*, 8.
- Kihara, H. (1944). Discovery of the DD-analyser, one of the ancestors of *Triticum vulgare*. *Agric Hortic*, 19, 13-14.
- Kohli, M. M., & Martino, D. (1998). Explorando altos rendimientos de trigo. CIMMYT.
- Kohli, M. M., de Ackermann, M. D., & Castro, M. (2003). Estrategias y metodologías utilizadas en el mejoramiento de trigo: un enfoque multidisciplinario. CIMMYT.
- Kohli, M. M. (2014). 55 Años de Colaboración CIMMYT/Argentina en Mejoramiento de Trigo. Exposición Oral. Simposio "Un Quintal de Años de Trigo". EEA INTA Balcarce.
- Kuang, H., Woo, S.-S., Meyers, B.C., Nevo, E., Michelmore, R.W., (2004). Multiple genetic processes result in heterogeneous rates of evolution within the major cluster disease resistance genes in lettuce. *Plant Cell* 16: 2870–2894.
- Kuchel, H., Williams, K. J., Langridge, P., Eagles, H. A., & Jefferies, S. P. (2007). Genetic dissection of grain yield in bread wheat. I. QTL analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, 115(8), 1029-1041.
- Kumar, A., Elias, E. M., Ghavami, F., Xu, X., Jain, S., Manthey, F. A., ... & Kianian, S. F. (2013). A major QTL for gluten strength in durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*). *Journal of cereal science*, 57(1), 21-29.
- Kumar, N., Kulwal, P. L., Balyan, H. S., & Gupta, P. K. (2007). QTL mapping for yield and yield contributing traits in two mapping populations of bread wheat. *Molecular Breeding*, 19(2), 163-177.
- Kunert, A., Naz, A. A., Dedeck, O., Pillen, K., & Léon, J. (2007). AB-QTL analysis in winter wheat: I. Synthetic hexaploid wheat (*T. turgidum* ssp. *dicoccoides* × *T. tauschii*) as a source of favourable alleles for milling and baking quality traits. *Theoretical and Applied Genetics*, 115(5), 683-695.
- Lafiandra, D., Kasarda, D. D., & Morris, R. (1984). Chromosomal assignment of genes coding for the wheat gliadin protein components of the cultivars 'Cheyenne' and 'Chinese Spring' by two-dimensional (two-pH) electrophoresis. *Theoretical and Applied Genetics*, 68(6), 531-539.
- Langner, M., Krystkowiak, K., Salmanowicz, B. P., Adamski, T., Krajewski, P., Kaczmarek, Z., & Surma, M. (2017). The influence of Glu-1 and Glu-3 loci on dough rheology and bread-making properties in wheat (*T. aestivum* L.) doubled haploid lines. *Journal of the Science of Food and Agriculture*.
- Larsen, A. O., Jensen, C. A. y Storm, A. C. (2012). ECR REGIONAL DE TRIGO CANDEAL. Campaña 2011/12. [http://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-ensayos\\_regionales\\_trigo\\_candeal\\_2011-12.pdf](http://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-ensayos_regionales_trigo_candeal_2011-12.pdf)
- Larsen, A. O. y Jensen C. A. (2013). ECR REGIONAL DE TRIGO CANDEAL. Campaña 2012/13. [https://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-inta\\_-\\_cei\\_barrow\\_-\\_evaluacion\\_regional\\_de\\_variedades\\_.pdf](https://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-inta_-_cei_barrow_-_evaluacion_regional_de_variedades_.pdf)
- Larsen, A. O. y Jensen C. A. (2015a). ECR REGIONAL DE TRIGO CANDEAL. Campaña 2014/15. [http://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-inta\\_barrow\\_-\\_ecr\\_regional\\_de\\_trigo\\_candeal\\_campa\\_20.pdf](http://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-inta_barrow_-_ecr_regional_de_trigo_candeal_campa_20.pdf)

- Larsen, A. O. y Jensen, C. A. (2015b). Evaluación de cultivares de trigo candeal en la CEI Barrow. Campaña Agrícola 2014/15. Revista Agrobarrow N° 56, mayo 2015. ISSN 0328-1353. Págs. 4-5.
- Larsen, A. O. y Jensen C. A. (2016a). ECR REGIONAL DE TRIGO CANDEAL. Campaña 2015/16. [https://inta.gob.ar/sites/default/files/inta\\_-\\_actualizacion\\_tecnica\\_en\\_cultivos\\_de\\_cosecha\\_fina\\_2015-16.pdf](https://inta.gob.ar/sites/default/files/inta_-_actualizacion_tecnica_en_cultivos_de_cosecha_fina_2015-16.pdf)
- Larsen, A., Jensen, C., Molfese, E., Astiz, V. y Seghezzo, M.L. (2016b). Trigo Candeal: Influencia genotipo-ambiente en rendimiento y calidad. In Actas y presentación oral: VIII Congreso nacional de trigo-VI simposio nacional de cereales de siembra otoño-invernal, Pergamino. <http://www.congresodetrigo.com.ar/presentaciones/simposio3/Larsen-candeal.pdf>
- Laurie, D. A. (1997). Comparative genetics of flowering time. *Plant Molecular Biology* 35, 167–177.
- Letta, T., Maccaferri, M., Badebo, A., Ammar, K., Ricci, A., Crossa, J., & Tuberosa, R. (2013). Searching for novel sources of field resistance to Ug99 and Ethiopian stem rust races in durum wheat via association mapping. *Theoretical and Applied Genetics*, 126(5), 1237-1256.
- Letta, T., Olivera, P., Maccaferri, M., Jin, Y., Ammar, K., Badebo, A., ... & Tuberosa, R. (2014). Association mapping reveals novel stem rust resistance loci in durum wheat at the seedling stage. *The Plant Genome*, 7(1).
- Levy, A. A., & Feldman, M. (2004). Genetic and epigenetic reprogramming of the wheat genome upon allopolyploidization. *Biological Journal of the Linnean Society*, 82(4), 607-613.
- Lewontin, C. (1964). The interaction of selection and linkage. I. General considerations; heterotic models. *Genetics*, Vol. 49, No. 1, 49-67.
- Lezcano, E. (2011). Informe Pastas Alimenticias. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca de la Nación.
- Li, Y., Haseneyer, G., Schön, C., Ankerst, D., Korzun, V., Wilde, P. & Bauer, E. (2011b). High levels of nucleotide diversity and fast decline of linkage disequilibrium in rye (*Secale cereale* L.) genes involved in frost response. *BMC Plant Biology*, Vol. 11, No. 6, 1-14.
- Li, Y. F., Wu, Y., Hernandez-Espinosa, N., & Peña, R. J. (2013). Heat and drought stress on durum wheat: Responses of genotypes, yield, and quality parameters. *Journal of Cereal Science*, 57(3), 398-404.
- Liang, W., Dondini, L., De Franceschi, P., Paris, R., Sansavini, S., & Tartarini, S. (2015). Genetic diversity, population structure and construction of a core collection of apple cultivars from Italian germplasm. *Plant Molecular Biology Reporter*, 33(3), 458-473.
- Lipka, A., Tian, F., & Li, M. (2011). User manual of GAPIT: genome association and prediction integrated tool.
- Liu, A. & Burke, J. (2006). Patterns of nucleotide diversity in wild and cultivated sunflowers. *Genetics*, Vol. 173, No. 1, 321-330.
- Liu, R. H. (2007). Whole grain phytochemicals and health. *Journal of Cereal Science*, 46(3), 207-219.
- Liu, T. T., Liu, K., Wang, F. F., Zhang, Y., Li, Q. F., Zhang, K. R., ... & Chen, J. S. (2017). Conditional and unconditional QTLs mapping of gluten strength in common wheat (*Triticum aestivum* L.). CAAS. All rights reserved. Published by Elsevier Ltd. [doi: 10.1016/S2095-3119\(16\)61564-2](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(16)61564-2)
- Liu, W., Maccaferri, M., Bulli, P., Ryneerson, S., Tuberosa, R., Chen, X., & Pumphrey, M. (2016). Genome-wide association mapping for seedling and field resistance to *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in elite durum wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 1-19.
- Liu, W., Maccaferri, M., Ryneerson, S., Letta, T., Zegeye, H., Tuberosa, R., ... & Pumphrey, M. (2017). Novel Sources of Stripe Rust Resistance Identified by Genome-Wide Association Mapping in Ethiopian Durum Wheat (*Triticum turgidum* ssp. *durum*). *Frontiers in Plant Science*, 8.

- Liu, Y., Lin, Y., Gao, S., Li, Z., Ma, J., Deng, M., ... & Zheng, Y. (2017). A genome-wide association study of 23 agronomic traits in Chinese wheat landraces. *The Plant Journal*.
- Lopes, M. S., Dreisigacker, S., Peña, R. J., Sukumaran, S., & Reynolds, M. P. (2015). Genetic characterization of the wheat association mapping initiative (WAMI) panel for dissection of complex traits in spring wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 128(3), 453-464.
- Lopez, C., Piegue, B., Cooke, R., Delseny, M., Tohme, J., Verdier, V., 2005, Using cDNA and genomic sequences as tools to develop SNP strategies in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Theoretical and Applied Genetics* 110: 425–431.
- Maccaferri, M., Sanguineti, M. C., Donini, P., & Tuberosa, R. (2003). Microsatellite analysis reveals a progressive widening of the genetic basis in the elite durum wheat germplasm. *Theoretical and Applied Genetics*, 107(5), 783-797.
- Maccaferri, M., Sanguineti, M. C., Corneti, S., Ortega, J. L. A., Salem, M. B., Bort, J., ... & Maalouf, F. (2008). Quantitative trait loci for grain yield and adaptation of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) across a wide range of water availability. *Genetics*, 178(1), 489-511.
- Maccaferri, M., Sanguineti, M. C., Demontis, A., El-Ahmed, A., del Moral, L. G., Maalouf, F., ... & Royo, C. (2010a). Association mapping in durum wheat grown across a broad range of water regimes. *Journal of Experimental Botany*, erq287.
- Maccaferri, M., Sanguineti, M. C., Mantovani, P., Demontis, A., Massi, A., Ammar, K., ... & Tuberosa, R. (2010b). Association mapping of leaf rust response in durum wheat. *Molecular Breeding*, 26(2), 189-228.
- Maccaferri, M., Cane, M. A., Sanguineti, M. C., Salvi, S., Colalongo, M. C., Massi, A., ... & Fahima, T. (2014). A consensus framework map of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) suitable for linkage disequilibrium analysis and genome-wide association mapping. *BMC genomics*, 15(1), 1.
- Maccaferri, M., Ricci, A., Salvi, S., Milner, S. G., Noli, E., Martelli, P. L., ... & Ammar, K. (2015a). A high-density, SNP-based consensus map of tetraploid wheat as a bridge to integrate durum and bread wheat genomics and breeding. *Plant biotechnology journal*, 13(5), 648-663.
- Maccaferri, M., Zhang, J., Bulli, P., Abate, Z., Chao, S., Cantu, D., ... & Dubcovsky, J. (2015b). A genome-wide association study of resistance to stripe rust (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*) in a worldwide collection of hexaploid spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 5(3), 449-465.
- Macharia, G. K. (2013). Molecular diversity, linkage disequilibrium and genetic mapping in East Africa wheat. PhD. Thesis. Minnesota University.
- Malysheva-Otto, L., Ganal, M. & Röder, M. (2006). Analysis of molecular diversity, population structure and linkage disequilibrium in a worldwide survey of cultivated barley germplasm (*Hordeum vulgare* L.). *BMC Genetics*, Vol. 7, No. 6, 1-14
- Marcotuli, I., Gadaleta, A., Mangini, G., Signorile, A. M., Zacheo, S. A., Blanco, A., ... & Colasuonno, P. (2017). Development of a High-Density SNP-Based Linkage Map and Detection of QTL for  $\beta$ -Glucans, Protein Content, Grain Yield per Spike and Heading Time in Durum Wheat. *International journal of molecular sciences*, 18(6), 1329.
- Mariani, B. M., D'Egidio, M. G., & Novaro, P. (1995). Durum wheat quality evaluation: influence of genotype and environment. *Cereal Chemistry*, 72(2), 194-197.
- Marone, D., Laido, G., Gadaleta, A., Colasuonno, P., Ficco, D. B., Giancaspro, A., ... & Cattivelli, L. (2012). A high-density consensus map of A and B wheat genomes. *Theoretical and applied genetics*, 125(8), 1619-1638.
- Matsuo, R. R., & Dexter, J. E. (1980). Relationship between some durum wheat physical characteristics and semolina milling properties. *Canadian Journal of Plant Science*, 60(1), 49-53.

- Matsuo, R. R., Dexter, J. E., Kosmolak, F. G., & Leisle, D. (1982). Statistical evaluation of tests for assessing spaghetti-making quality of durum wheat. *Cereal chem*, 59(3), 222-228.
- Matsuoka, Y. (2011). Evolution of polyploid *Triticum* wheats under cultivation: the role of domestication, natural hybridization and allopolyploid speciation in their diversification. *Plant and cell physiology*, 52(5), 750-764.
- McFadden, E. S., & Sears, E. R. (1944). The artificial synthesis of *Triticum spelta* (No. REP-480. CIMMYT.).
- McIntosh, R. A., Yamazaki, Y., Devos, K. M., Dubcovsky, J., Rogers, W. J. & Appels, R. (2003). Catalogue of Gene Symbols for Wheat. Rome: Istituto Sperimentale per la Cerealicoltura.
- McKevith, B. (2004). Nutritional aspects of cereals. *Nutrition Bulletin*, 29(2), 111-142.
- Mecha, S. A., Assefa, A., Assefa, E., & Dargicho Dutamo, B. (2016). Genetic Variability, Heritability and Genetic Advance for Yield and Yield Related Traits in Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.) Genotypes. *Global Journal of Science Frontier Research*, 16(7).
- Memoria Institucional de la Chacra Experimental Integrada Barrow, 75°Aniversario. 1923-1998. (1998). Ministerio de Asuntos Agrarios de la Provincia de Buenos Aires. Mejoramiento de Cereales, 36-38.
- Mengistu, D. K., Kidane, Y. G., Catellani, M., Frascaroli, E., Fadda, C., Pè, M. E., & Dell'Acqua, M. (2016). High-density molecular characterization and association mapping in Ethiopian durum wheat landraces reveals high diversity and potential for wheat breeding. *Plant biotechnology journal*.
- Metakovsky, E. V., Akhmedov, M. G., & Sozinov, A. A. (1986). Genetic analysis of gliadin-encoding genes reveals gene clusters as well as single remote genes. *Theoretical and Applied Genetics*, 73(2), 278-285.
- Rajaram S. & G. P. Hettel G. P (Eds.). Mexico for Global Wheat Improvement Wheat Special Report 29. Mexico, D. pp. IV–VI.
- Michelena, A., Romagosa, I., Martin, J. A., & Lopez, A. (1995). Influencia ambiental y varietal en diferentes parámetros de calidad y rendimiento en trigo duro. *Producción y Protección Vegetales*, 10(2), 191-201.
- Milner, S. G., Maccaferri, M., Huang, B. E., Mantovani, P., Massi, A., Frascaroli, E., ... & Salvi, S. (2016). A multiparental cross population for mapping QTL for agronomic traits in durum wheat (*Triticum turgidum* ssp. durum). *Plant biotechnology journal*, 14(2), 735-748.
- Mohammadi, S. A., & Prasanna, B. M. (2003). Analysis of genetic diversity in crop plants—salient statistical tools and considerations. *Crop science*, 43(4), 1235-1248.
- Mohler, V., Lukman, R., Ortiz-Islas, S., William, M., Worland, A. J., Van Beem, J., & Wenzel, G. (2004). Genetic and physical mapping of photoperiod insensitive gene *Ppd-B1* in common wheat. *Euphytica*, 138(1), 33-40.
- Mohsin, T., Khan, N., & Naqvi, F. N. (2009). Heritability, phenotypic correlation and path coefficient studies for some agronomic characters in synthetic elite lines of wheat. *Journal of Food, Agriculture & Environment*, 7(3&4), 278-282.
- Molfese E.R., Astiz V., Larsen A., Jensen C., Seghezzo M.L. (2016) Evaluación de la calidad de variedades comerciales de trigo candeal (*Triticum turgidum* ssp. durum) de Argentina. In Actas y presentación oral: VIII Congreso nacional de trigo-VI simposio nacional de cereales de siembra otoño-invernal, Pergamino.
- Monteiro, F., Vidigal, P., Barros, A. B., Monteiro, A., Oliveira, H. R., & Viegas, W. (2016). Genetic distinctiveness of rye in situ accessions from Portugal unveils a new hotspot of unexplored genetic resources. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1-17.
- Mwadzingeni, L., Shimelis, H., Rees, D. J. G., & Tsilo, T. J. (2017). Genome-wide association analysis of agronomic traits in wheat under drought-stressed and non-stressed conditions. *PLoS one*, 12(2), e0171692.

- Myles, S., Peiffer, J., Brown, P., Ersoz, E., Zhang, Z., Costich, D. & Buckler, E. (2009). Association mapping: critical considerations shift from genotyping to experimental design. *The Plant Cell*, Vol. 21, No. 8, 2194-2202.
- N'Diaye, A., Haile, J. K., Cory, A. T., Clarke, F. R., Clarke, J. M., Knox, R. E., & Pozniak, C. J. (2017). Single Marker and Haplotype-Based Association Analysis of Semolina and Pasta Colour in Elite Durum Wheat Breeding Lines Using a High-Density Consensus Map. *PLoS one*, 12(1), e0170941.
- National Pasta Association. (2015). United States <http://pastafits.org/>
- Nazco, R., Peña, R. J., Ammar, K., Villegas, D., Crossa, J., Moragues, M., & Royo, C. (2014). Variability in glutenin subunit composition of Mediterranean durum wheat germplasm and its relationship with gluten strength. *The Journal of agricultural science*, 152(3), 379-393.
- Nei, M. (1972). Genetic distance between populations. *The American Naturalist*, 106(949), 283-292.
- Neumann, K., Kobiljski, B., Denčić, S., Varshney, R. K., & Börner, A. (2011). Genome-wide association mapping: a case study in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Molecular breeding*, 27(1), 37-58.
- Nieto-Taladriz, M. T., Ruiz, M., Martinez, M. C., Vazquez, J. F., & Carrillo, J. M. (1997). Variation and classification of B low-molecular-weight glutenin subunit alleles in durum wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 95(7), 1155-1160.
- Noma, S., Kawaura, K., Hayakawa, K., Abe, C., Tsuge, N., & Ogihara, Y. (2016). Comprehensive molecular characterization of the  $\alpha/\beta$ -gliadin multigene family in hexaploid wheat. *Molecular Genetics and Genomics*, 291(1), 65-77.
- Nordborg, M. (2000). Linkage disequilibrium, gene trees and selfing: An ancestral recombination graph with partial self-fertilization. *Genetics*, Vol. 154, No. 2, 923-929.
- Novaro, P., D'Egidio, M. G., Mariani, B. M., & Bacci, L. (1997). Genotype and environment. Their effect on some durum wheat quality characteristic (*Triticum durum*). *Journal of Genetics & Breeding (Italy)*.
- Novoselovic, D., Baric, M., Drezner, G., Gunjaca, J., & Lalic, A. (2004). Quantitative inheritance of some wheat plant traits. *Genetics and Molecular Biology*, 27(1), 92-98.
- Novoselović, D., Bentley, A. R., Šimek, R., Dvojković, K., Sorrells, M. E., Gosman, N., ... & Šatović, Z. (2016). Characterizing Croatian wheat germplasm diversity and structure in a European context by DArT markers. *Frontiers in plant science*, 7, 184.
- Oak, M. D., Dexter, J. E., Wrigley, C., Békés, F., & Bushuk, W. (2006). Chemistry, genetics and prediction of dough strength and end-use quality in durum wheat. *Gliadin and glutenin: The unique balance of wheat quality*, 281-305.
- Olmos S., Distelfeld A., Chicaiza O., Schlatter A.R., Fahima T., Echenique V., Dubcovsky J. (2003) Precise mapping of a locus affecting grain protein content in durum wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 107:1243–1251.
- Osborne, T. B. (1907). *The proteins of the wheat kernel* (No. 84). Carnegie institution of Washington.
- Pagnotta, M. A., Blanco, A., Gadaleta, A., & Fares, C. (2005). *Functional determinants of grain quality. Durum wheat breeding. Current approaches and future strategies*. Food Products Press, Binghamton, NY, 483-527.
- Parker P.G., A.A. Snow, M.D. Schug, G.C. Booton y P.A. Fuerst. 1998. What molecules can tell us about population: choosing and using a molecular marker. *Ecology* 79:361-382.
- Pasam, R. K., Bansal, U., Daetwyler, H. D., Forrest, K. L., Wong, D., Petkowski, J., ... & Tibbits, J. (2017). Detection and validation of genomic regions associated with resistance to rust diseases in a worldwide hexaploid wheat landrace collection using BayesR and mixed linear model approaches. *Theoretical and Applied Genetics*, 130(4), 777-793.

- Patil, R. M., Oak, M. D., Tamhankar, S. A., & Rao, V. S. (2009). Molecular mapping of QTLs for gluten strength as measured by sedimentation volume and mixograph in durum wheat (*Triticum turgidum* L. ssp *durum*). *Journal of cereal science*, 49(3), 378-386.
- Patterson, H. D. and Williams, E. R. (1976). A new class of resolvable incomplete block designs. *Biometrika* 63, 83-92.
- Payne, P. I., & Lawrence, G. J. (1983). Catalogue of alleles for the complex gene loci, Glu-A1, Glu-B1, and Glu-D1 which code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat. *Cereal Research Communications*, 29-35.
- Payne, P. I., & Rhodes, A. P. (1982). Cereal storage proteins: structure and role in agriculture and food technology. In *Nucleic Acids and Proteins in Plants I* (pp. 346-369). Springer Berlin Heidelberg.
- Payne, P. I., Holt, L. M., & Law, C. N. (1981). Structural and genetical studies on the high-molecular-weight subunits of wheat glutenin. *Theoretical and Applied Genetics*, 60(4), 229-236.
- Payne, P. I., Jackson, E. A., & Holt, L. M. (1984). The association between  $\gamma$ -gliadin 45 and gluten strength in durum wheat varieties: a direct causal effect or the result of genetic linkage?. *Journal of Cereal Science*, 2(2), 73-81.
- Payne, P. I., Nightingale, M. A., Krattiger, A. F., & Holt, L. M. (1987a). The relationship between HMW glutenin subunit composition and the bread-making quality of British-grown wheat varieties. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 40(1), 51-65.
- Payne, P. I., Seekings, J. A., Worland, A. J., Jarvis, M. G., & Holt, L. M. (1987b). Allelic variation of glutenin subunits and gliadins and its effect on breadmaking quality in wheat: Analysis of F 5 progeny from Chinese Spring x Chinese Spring (Hope 1A). *Journal of Cereal Science*, 6(2), 103-118.
- Peakall, R. and Smouse P.E. (2012) GenA1Ex 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics* 28, 2537-2539.
- Pecetti, L., & Annicchiarico, P. (1998). Agronomic value and plant type of Italian durum wheat cultivars from different eras of breeding. *Euphytica*, 99(1), 9-15.
- Peña, R. J. (2000). Durum wheat for pasta and bread-making. Comparison of methods used in breeding to determine gluten quality-related parameters. *Durum Wheat Improvement in the Mediterranean Region: New Challenges, Serie A: Séminaires Méditerranéennes*, (40), 423-430.
- Peña, R. J. (2002). III. INFLUENCIA DE LA TEXTURA DEL ENDOSPERMO Y LA COMPOSICIÓN DE LAS PROTEÍNAS DEL GLUTEN EN LA CALIDAD PANADERA DEL TRIGO. <http://inia.cl/>
- Perrier X., Jacquemoud-Collet J.P. (2006). DARwin software <http://darwin.cirad.fr/>
- Perrier, X., Flori, A., Bonnot, F. (2003). Data analysis methods. In: Hamon, P., Seguin, M., Perrier, X., Glaszmann, J. C. Ed., *Genetic diversity of cultivated tropical plants*. Enfield, Science Publishers. Montpellier. pp 43 - 76.
- Pfeiffer, W. H., Sayre, K. D., & Reynolds, M. P. (2000). Enhancing genetic grain yield potential and yield stability in durum wheat. *Durum Wheat Improvement in the Mediterranean Region: New Challenges. Options Méditerranéennes, Series A*, 40, 88-93.
- Pflugger, L. A. (2003). Wheat storage proteins. their manipulation for quality improvement. *Journal of basic & applied genetics. BAG*, 15(1).
- Pleijel, H., Mortensen, L., Fuhrer, J., Ojanperä, K., & Danielsson, H. (1999). Grain protein accumulation in relation to grain yield of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) grown in open-top chambers with different concentrations of ozone, carbon dioxide and water availability. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 72(3), 265-270.

- Pogna, N., Lafiandra, D., Feillet, P., & Aufran, J. C. (1988). Evidence for a direct causal effect of low molecular weight subunits of glutenins on gluten viscoelasticity in durum wheats. *Journal of Cereal Science*, 7(3), 211-214.
- Pogna, N. E., Aufran, J. C., Mellini, F., Lafiandra, D., & Feillet, P. (1990). Chromosome 1B-encoded gliadins and glutenin subunits in durum wheat: genetics and relationship to gluten strength. *Journal of Cereal Science*, 11(1), 15-34.
- Porceddu, E., Turchetta, T., Masci, S., D'Ovidio, R., Lafiandra, D., Kasarda, D. D., ... & Nachit, M. M. (1997). Variation in endosperm protein composition and technological quality properties in durum wheat. In *Wheat: prospects for global improvement* (pp. 263-271). Springer Netherlands.
- Pritchard, J. & Rosenberg, N. (1999). Use of unlinked genetic markers to detect population stratification in association studies. *The American Journal of Human Genetics*, Vol. 65, No. 1, 220-228
- Pritchard, J. (2001). Deconstructing maize population structure. *Nature Genetics*, Vol. 28, No. 3, 203-204
- Pritchard, J. K. y Wen W. (2004). *Documentation for Structure Software*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2), 945-959.
- Pritchard, J. K., Wena, X., & Falush, D. (2009). *Documentation for structure software: Version 2.3*.
- Procnier, J.D., Gray, M., Liakat, A.M., et al., Single Nucleotide Polymorphisms (SNPs) in Hexaploid Wheat and High Throughput SNP Detection by Invader Operation System, *Proc. Plant and Animal Genomes 11th Conf., San-Diego, 2003*, p. 251.
- Purcell, S., Cherny, S. S., & Sham, P. C. (2003). Genetic Power Calculator: design of linkage and association genetic mapping studies of complex traits. *Bioinformatics*, 19(1), 149-150.
- Purcell, S., Neale, B., Todd-Brown, K., Thomas, L., Ferreira, M. A., Bender, D., ... & Sham, P. C. (2007). PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *The American Journal of Human Genetics*, 81(3), 559-575.
- Qiu, X., Pang, Y., Yuan, Z., Xing, D., Xu, J., Dingkuhn, M., ... & Ye, G. (2015). Genome-wide association study of grain appearance and milling quality in a worldwide collection of indica rice germplasm. *PLoS one*, 10(12), e0145577.
- R Core Team (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Rafalski, J. A. (2002a). Applications of single nucleotide polymorphisms in crop genetics. *Current opinion in plant biology*, 5(2), 94-100.
- Rafalski, J. A. (2002b). Novel genetic mapping tools in plants: SNPs and LD-based approaches. *Plant science*, 162(3), 329-333.
- Rafalski, J. A. (2010). Association genetics in crop improvement. *Current opinion in plant biology*, 13(2), 174-180.
- Rao, A.C.S., Smith, J.L., Jandhyala, V.K., Papendick, R.I., Parr, J.F. (1993). Cultivar and climatic effects on protein content of soft white winter wheat. *Agron. J.* 85, 1023–1028.
- Rasheed, A., Wen, W., Gao, F., Zhai, S., Jin, H., Liu, J., ... & He, Z. (2016). Development and validation of KASP assays for genes underpinning key economic traits in bread wheat. *Theoretical and applied genetics*, 129(10), 1843-1860.

- Rathey, A., Shorter, R., Chapman, S., Dreccer, F., & van Herwaarden, A. (2009). Variation for and relationships among biomass and grain yield component traits conferring improved yield and grain weight in an elite wheat population grown in variable yield environments. *Crop and Pasture Science*, 60(8), 717-729.
- Reeves, P. & Richards, C. (2009). Accurate inference of subtle population structure (and other genetic discontinuities) using principal coordinates. *PLoS One*, Vol. 4, No. 1, e4269.
- Reif, J. C., Zhang, P., Dreisigacker, S., Warburton, M. L., van Ginkel, M., Hoisington, D., ... & Melchinger, A. E. (2005). Wheat genetic diversity trends during domestication and breeding. *Theoretical and Applied Genetics*, 110(5), 859-864.
- Reif, J. C., Gowda, M., Maurer, H. P., Longin, C. F. H., Korzun, V., Ebmeyer, E., ... & Würschum, T. (2011). Association mapping for quality traits in soft winter wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 122(5), 961-970.
- Reimer, S., Pozniak, C. J., Clarke, F. R., Clarke, J. M., Somers, D. J., Knox, R. E., & Singh, A. K. (2008). Association mapping of yellow pigment in an elite collection of durum wheat cultivars and breeding lines. *Genome*, 51(12), 1016-1025.
- Rharrabti, Y., Royo, C., Villegas, D., Aparicio, N., & del Moral, L. G. (2003). Durum wheat quality in Mediterranean environments: I. Quality expression under different zones, latitudes and water regimes across Spain. *Field Crops Research*, 80(2), 123-131.
- Rife, T., S. Wu, R. Bowden and J. Poland (2015) Spiked GBS: a unified, open platform for single marker genotyping and whole-genome profiling. *BMC Genomics* 16(1): 248.
- Robbins, M., Sim, S., Yang, W., Deynze, A., van der Knaap, E., Joobeur, T. & Francis, D. (2011). Mapping and linkage disequilibrium analysis with a genome-wide collection of SNPs that detect polymorphism in cultivated tomato. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 62, No. 6, 1831-1845.
- Robert, N. (1997). Structuring genotypex environment interaction for quality traits in bread wheat, in two multi-location series of trials. *Euphytica*, 97(1), 53-66.
- Roncallo, P.F., Campos, P., Dreisigacker, S., Larsen, A.O., Matus I., Maico N., Monticelli, N.A., Rochón, M., Cuestas, J.M., Gonzalez, L., Jensen, C.A., Miranda, R. & Echenique, V.C. (2015a). Evaluation of leaf rust resistance based on the Lr14a gene (7BL QTL) in a collection of durum wheat materials in different environments from Argentina. International Plant Molecular Biology Congress Bourbon Cataratas Convention & Spa Resort, Iguazú Falls, Brazil October 25th - 30th, 2015.
- Roncallo, P.F., Larsen, A.O., Zaffora, B., Monticelli, N.A., Diaz Godoy, P., Rochón, M., Cuestas, J.M., Gonzalez, L., Jensen, C.A., Campos, P., Miranda, R., Dreisigacker, S., Echenique, V.C. (2015b). Evaluation of leaf rust resistance based on the Lr14a gene (7BL QTL) in a collection of durum wheat materials in different environments from Argentina. International Plant Molecular Biology Congress Bourbon Cataratas Convention & Spa Resort, Iguazú Falls, Brazil October 25th - 30th, 2015.
- Rosyara, U. R., De Jong, W. S., Douches, D. S., & Endelman, J. B. (2016). Software for genome-wide association studies in autopolyploids and its application to potato. *The Plant Genome*, 9(2).
- Royo, C., Dreisigacker, S., Alfaro, C., Ammar, K., & Villegas, D. (2016). Effect of *Ppd-1* genes on durum wheat flowering time and grain filling duration in a wide range of latitudes. *The Journal of Agricultural Science*, 154(4), 612-631.
- RStudio Team (2015). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- Ruiz, M., & Carrillo, J. M. (1993). Linkage relationships between prolamin genes on chromosomes 1A and 1B of durum wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 87(3), 353-360.
- Ruiz, M., & Carrillo, J. M. (1995). Separate effects on gluten strength of *Gli-1* and *Glu-3* prolamin genes on chromosomes 1A and 1B in durum wheat. *Journal of Cereal Science*, 21(2), 137-144.

- Ruiz, M., & Vazquez, J. F. (2005). Genetic bases of grain quality. *Durum Wheat Breeding Current Approaches and Future Strategies*. C. Royo, MM Nachit, N. DiFonzo, JL Araus, WH Pfeiffer, and GA Slafer eds. Food Products Press. New York, 349-375.
- Russo, M. A., Ficco, D. B. M., Laidò, G., Marone, D., Papa, R., Blanco, A., ... & Mastrangelo, A. M. (2014). A dense durum wheat *T. dicoccum* linkage map based on SNP markers for the study of seed morphology. *Molecular Breeding*, 34(4), 1579-1597.
- Saghai-Marooif, M. A., Soliman, K. M., Jorgensen, R. A., y Allard, R. W. (1984). Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley: Mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 81(24): 8014-8018.
- Salamini, F., Özkan, H., Brandolini, A., Schäfer-Pregl, R., & Martin, W. (2002). Genetics and geography of wild cereal domestication in the Near East. *Nature Reviews Genetics*, 3(6), 429-441.
- Salvi, S., Porfiri, O., & Ceccarelli, S. (2013). Nazareno Strampelli, the 'Prophet' of the green revolution. *The Journal of Agricultural Science*, 151(1), 1-5.
- Samaan, J., El-Khayat, G. H., Manthey, F. A., Fuller, M. P., & Brennan, C. S. (2006). Durum wheat quality: II. The relationship of kernel physicochemical composition to semolina quality and end product utilisation. *International journal of food science & technology*, 41(s2), 47-55.
- Santra, D. K., Santra, M., Allan, R. E., Campbell, K. G., & Kidwell, K. K. (2009). Genetic and Molecular Characterization of Vernalization Genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, and *Vrn-D1* in Spring Wheat Germplasm from the Pacific Northwest Region of the USA. *Plant breeding*, 128(6), 576-584.
- SAS System 9.0 For Windows (Sas Institute) (2002) SAS Institute, Inc. Cary, NC. USA.
- Savin, R., & Slafer, G. A. (1991). Shading effects on the yield of an Argentinian wheat cultivar. *The Journal of Agricultural Science*, 116(01), 1-7.
- Scarth, R., & Law, C. N. (1983). The control of day-length response in wheat by the group 2 chromosome 2B of wheat. *Heredity*, 51, 607-619.
- Schmegner, C., Hoegel, J., Vogel, W. & Assum, G. (2005). Genetic variability in a genomic region with long-range linkage disequilibrium reveals traces of a bottleneck in the history of the European population. *Human Genetics*, Vol. 118, No. 2, 276-286.
- Schulthess, A., & Schwember, A. R. (2013). Improving durum wheat (*Triticum turgidum* L. var *durum*) grain yellow pigment content through plant breeding. *Ciencia e Investigación Agraria*, 40(3), 475-490.
- Seghezzo M.L. & Molfese E.R. (1999). Trigo Candeal: Criterios para la evaluación de la calidad. MAA-INTA, Publicación Miscelánea N°2. ISSN 0327-8735.
- Seghezzo M.L. & Molfese E.R. (2001). Trigo Candeal: Manual Técnico. Capítulo XI. Calidad Comercial e Industrial. Serie Material de Divulgación CEI Barrow. N°3. ISSN N| 0328-1353. [http://inta.gov.ar/sites/default/files/script-tmp-manual\\_trigo\\_candeal\\_2001b.pdf](http://inta.gov.ar/sites/default/files/script-tmp-manual_trigo_candeal_2001b.pdf)
- Sharma, S. S., Islam, M. A., Singh, V. K., Negi, M. S., & Tripathi, S. B. (2017). Genetic diversity, population structure and association study using TE-AFLP markers in *Pongamia pinnata* (L.) Pierre germplasm. *Tree Genetics & Genomes*, 13(1), 6.
- Shewry, P. R., Mifflin, B. J., & Kasarda, D. D. (1984). The structural and evolutionary relationships of the prolamins storage proteins of barley, rye and wheat. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 304(1120), 297-308.
- Shewry, P. R., Halford, N. G., & Lafiandra, D. (2003). Genetics of wheat gluten proteins. *Advances in genetics*, 49, 111-184.

- Sissons, M. J., Ames, N. P., Hare, R. A., & Clarke, J. M. (2005a). Relationship between glutenin subunit composition and gluten strength measurements in durum wheat. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 85(14), 2445-2452.
- Sissons, M. J., Egan, N. E., & Gianibelli, M. C. (2005b). New insights into the role of gluten on durum and pasta quality using reconstitution method. *Cereal Chemistry*, 82, 601-608.
- Sissons, M. (2008). Role of durum wheat composition on the quality of pasta and bread. *Food. Global Science Books*. pp 75-90.
- Slafer, G. A., & Andrade, F. H. (1993). Physiological attributes related to the generation of grain yield in bread wheat cultivars released at different eras. *Field Crops Research*, 31(3-4), 351-367.
- Slafer, G. A., & Miralles, D. J. (1992). Green area duration during the grain filling period of an Argentine wheat cultivar as influenced by sowing date, temperature and sink strength. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 168(3), 191-200.
- Slafer, G. A., Calderini, D. F., & Miralles, D. J. (1996). Yield components and compensation in wheat: opportunities for further increasing yield potential. *Increasing yield potential in wheat: Breaking the Barriers*, 101-133.
- Slafer, G.A., Miralles, D.J., Savin, R. Whitechurch, E.M. y González F.G. (2004) en Satorre, E. H., Benech Arnold, R. L., Slafer, G. A., de la Fuente, E. B., Miralles, D. J., Otegui, M. E., & Savin, R. (Eds.). *Producción de Granos. Bases funcionales para su manejo*. Ed. FAUBA. Cap.7. 100-132.
- Slatkin, M. (2008). Linkage disequilibrium: Understanding the evolutionary past and mapping the medical future. *Nature Review Genetics*, Vol. 9, No. 6, 477-485.
- Smith, G.P. and Gooding, M.J. (1996). Relationships of wheat quality with climate and nitrogen application in regions of England (1974–1993). *Annals of Applied Biology* 129. 97–108.
- Smith, G.P. and Gooding, M.J. (1999) Models of wheat grain quality considering climate, cultivar and nitrogen effects. *Agricultural and Forest Meteorology* 94. 159–170
- Somers, D.J., Kirkpatrick, R., Moniwa, M., and Walsh, A. (2003). Mining Single-Nucleotide Polymorphisms from Hexaploid Wheat ESTs. *Genome*, vol. 49, pp. 431–437.
- Somers DJ, Banks T, DePauw, R., Fox S, Clarke J, Pozniak C, and McCartney C. (2007). Genome-wide linkage disequilibrium analysis in bread wheat and durum wheat. *Genome* 50, 557-567.
- Soriano, J. M., Malosetti, M., Roselló, M., Sorrells, M. E., & Royo, C. (2017). Dissecting the old Mediterranean durum wheat genetic architecture for phenology, biomass and yield formation by association mapping and QTL meta-analysis. *PLoS one*, 12(5), e0178290.
- Soto-Cerda, B. J., & Cloutier, S. (2012). Association mapping in plant genomes. INTECH Open Access Publisher.
- Steiger D.K., Elias E.M., Cantrell R.G. (1996) Evaluation of lines derived from wild emmer chromosome substitutions. I. Quality traits. *Crop Sci* 36:223–227.
- Stetter, M. G., Müller, T., & Schmid, K. J. (2017). Genomic and phenotypic evidence for an incomplete domestication of South American grain amaranth (*Amaranthus caudatus*). *Molecular Ecology*, 26(3), 871-886.
- Stich, B. & Melchinger, A. (2010). An introduction to association mapping in plants. *CAB Reviews: Perspectives in agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, Vol. 5, No. 39, 1-9.
- Stoddart, F. L., and Marshall, D. R. (1990). Variability in grain protein in Australian hexaploid wheats. *Aust. J. Agric. Res.* 41, 277—288.

- Storey, J. D., & Tibshirani, R. (2003). Statistical significance for genomewide studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(16), 9440-9445.
- Storey J.D., Bass A.J., Dabney A. & Robinson D. (2015) qvalue: Q-value estimation for false discovery rate control. R package version, 2.6.0.
- Subira, J., Álvaro, F., del Moral, L. F. G., & Royo, C. (2015). Breeding effects on the cultivar × environment interaction of durum wheat yield. *European Journal of Agronomy*, 68, 78-88.
- Sukumaran, S., Dreisigacker, S., Lopes, M., Chavez, P., & Reynolds, M. P. (2015). Genome-wide association study for grain yield and related traits in an elite spring wheat population grown in temperate irrigated environments. *Theoretical and applied genetics*, 128(2), 353-363.
- Suprayogi, Y., Pozniak, C. J., Clarke, F. R., Clarke, J. M., Knox, R. E., & Singh, A. K. (2009). Identification and validation of quantitative trait loci for grain protein concentration in adapted Canadian durum wheat populations. *Theoretical and applied genetics*, 119(3), 437-448.
- Syvanen, A.C. (2001). Genotyping single nucleotide polymorphisms. *Nat. Rev. Genet.* 2: 930–942.
- Tabbita, F., Lewis, S., Vouilloz, J. P., Ortega, M. A., Kade, M., Abbate, P. E., & Barneix, A. J. (2013). Effects of the Gpc-B1 locus on high grain protein content introgressed into Argentinean wheat germplasm. *Plant Breeding*, 132(1), 48-52.
- Tashiro, T., Wardlaw, I.F. (1990). The response to high temperature shock and humidity changes prior to and during the early stages of grain development in wheat. *Australian Journal of Plant Physiology* 17: 551–561.
- Tenaillon, M., Sawkins, M., Long, A., Gaut, R., Doebley, J. & Gaut, B. (2001). Patterns of DNA sequence polymorphism along chromosome 1 of maize (*Zea mays* ssp. *Mays* L.). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 98, No. 16, 9161-9166
- Thornsberry, J. M., Goodman, M. M., Doebley, J., Kresovich, S., Nielsen, D., and Buckler, E. S., IV. (2001). Dwarf8 polymorphisms associate with variation in flowering time. *Nature Genetics* 28, 286-289.
- Tian, F., Bradbury, P., Brown, P., Hung, H., Sun, Q., Flint-Garcia, S., Rocheford, T., McMullen, M., Holland, J. & Buckler, E. (2011). Genome-wide association study of leaf architecture in the maize nested association mapping population. *Nature Genetics*, Vol. 43, No. 2, 159-162
- Triboï, E., Martre, P., & Triboï-Blondel, A. M. (2003). Environmentally-induced changes in protein composition in developing grains of wheat are related to changes in total protein content. *Journal of Experimental Botany*, 54(388), 1731-1742.
- Trocchi, A., Borrelli, G. M., De Vita, P., Fares, C., & Di Fonzo, N. (2000). Mini review: durum wheat quality: a multidisciplinary concept. *Journal of Cereal Science*, 32(2), 99-113.
- Tuberosa, R., & Pozniak, C. (2014). Durum wheat genomics comes of age. *Molecular Breeding*, 34(4), 1527-1530.
- Turchetta, T., Ciaffi, M., Porceddu, E., & Lafiandra, D. (1995). Relationship between electrophoretic pattern of storage proteins and gluten strength in durum wheat landraces from Turkey. *Plant breeding*, 114(5), 406-412.
- Turki, N., Shehzad, T., Harrabi, M., & Okuno, K. (2015). Detection of QTLs associated with salinity tolerance in durum wheat based on association analysis. *Euphytica*, 201(1), 29-41.
- Turner, S. D. (2014). qqman: an R package for visualizing GWAS results using QQ and manhattan plots. *bioRxiv*, 005165.
- Uauy, C., Distelfeld, A., Fahima, T., Blechi, A., Dubcovsky, J. (2006a) A NAC gene regulating senescence improves grain protein, zinc, and iron content in wheat. *Science* 314:1298–1301.

- Uauy, C., Brevis, J. C., & Dubcovsky, J. (2006b). The high grain protein content gene Gpc-B1 accelerates senescence and has pleiotropic effects on protein content in wheat. *Journal of experimental botany*, 57(11), 2785-2794
- Ugarte, C., Calderini, D. F., & Slafer, G. A. (2007). Grain weight and grain number responsiveness to pre-anthesis temperature in wheat, barley and triticale. *Field Crops Research*, 100(2), 240-248.
- USDA. United States Department of Agriculture. Market and Trade Data. Production, Supply and Distribution Online . Reports. <http://apps.fas.usda.gov/psdonline/psdHome.aspx>
- Vigouroux, Y., Glaubitz, J. C., Matsuoka, Y., Goodman, M. M., Sánchez, J., & Doebley, J. (2008). Population structure and genetic diversity of New World maize races assessed by DNA microsatellites. *American Journal of Botany*, 95(10), 1240-1253.
- Virk, P., Ford-Lloyd, B., Jackson, M., Pooni, H., Clemeno, T. & Newbury, H. (1996). Predicting quantitative variation within rice germplasm using molecular markers. *Heredity*, Vol. 76. No. 3, 296-304
- Wang, C., Shen, X., Wang, K., Liu, Y., Zhou, J., Hu, Y., ... & Yan, Y. (2016). Molecular characterization and functional properties of two novel x-type HMW-GS from wheat line CNU608 derived from Chinese Springx Ae. caudata cross. *Journal of Cereal Science*, 68, 16-24.
- Wang, J., Fernández-Pavía, S. P., Larsen, M. M., Garay-Serrano, E., Gregorio-Cipriano, R., Rodríguez-Alvarado, G., ... & Goss, E. M. (2017). High levels of diversity and population structure in the potato late blight pathogen at the Mexico centre of origin. *Molecular Ecology*, 26(4), 1091-1107.
- Wang, N., Chen, B., Xu, K., Gao, G., Li, F., Qiao, J., ... & Wu, X. (2016). Association mapping of flowering time QTLs and insight into their contributions to rapeseed growth habits. *Frontiers in plant science*, 7.
- Wang, Q., Tian, F., Pan, Y., Buckler, E. S., & Zhang, Z. (2014). A SUPER powerful method for genome wide association study. *PLoS one*, 9(9), e107684.
- Wang, S., Wong, D., Forrest, K., Allen, A., Chao, S., Huang, B. E., ... & Mastrangelo, A. M. (2014). Characterization of polyploid wheat genomic diversity using a high-density 90 000 single nucleotide polymorphism array. *Plant Biotechnology Journal*, 12(6), 787-796.
- Wardlaw, I.F., Dawson, I.A., Munib, P., Fewste, R. (1989). The tolerance of wheat to high temperatures during reproductive growth. II. Survey procedures and general response patterns. *Australian Journal of Agricultural Research* 40: 1–13.
- Weimann, F. (2014). Trigo Candeal: Oportunidad para el crecimiento de la industria de pastas alimenticias. World Pasta Day 2014. Buenos Aires, Argentina.
- Weir, B. S. 1996. *Genetic Data Analysis II: Methods for Discrete Population Genetic Data*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Wen, Z., Tan, R., Yuan, J., Bales, C., Du, W., Zhang, S., ... & Wang, D. (2014). Genome-wide association mapping of quantitative resistance to sudden death syndrome in soybean. *BMC genomics*, 15(1), 809.
- Wilhelm EP, Turner AS, Laurie DA (2009). Photoperiod insensitive *Ppd-A1a* mutations in tetraploid wheat (*Triticum durum* Desf.). *Theoretical and Applied Genetics* 118:285–294.
- Willett, W. C., Sacks, F., Trichopoulou, A., Drescher, G., Ferro-Luzzi, A., Helsing, E., & Trichopoulos, D. (1995). Mediterranean diet pyramid: a cultural model for healthy eating. *The American journal of clinical nutrition*, 61(6), 1402S-1406S.
- Winfield, M. O., Allen, A. M., BurrIDGE, A. J., Barker, G. L., Benbow, H. R., Wilkinson, P. A., ... & Pirani, A. (2015). High-density SNP genotyping array for hexaploid wheat and its secondary and tertiary gene pool. *Plant biotechnology journal*.

- Winfield, M.O., Wilkinson, P.A., Allen, A.M., Barker, G.L.A., Coghill, J.A., Burridge, A., Hall, A., Brenchley, R.C., D'Amore, R., Hall, N., Bevan, M.W., Todd, R., Gerhardt, D.J., Jeddloh, J.A. and Edwards, K.J. (2012) Targeted re-sequencing of the allohexaploid wheat exome. *Plant Biotechnology Journal* 10(6): 733-742.
- Worland, A.J., Borner, A., Korzun, V., Li, W.M., Petrovic, S., Sayers, E.J., (2001). The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats. *Euphytica* 100, 385–394
- Worland, A.J., Sayers, E.J., (1996). The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats. *Euphytica* 89, 49–57.
- Worland, T. (2001). Genetic basis of worldwide wheat varietal improvement. *The world wheat book, a history of wheat breeding*, 59-100.
- Woychik, J. H., Boundy, J. A., & Dimler, R. J. (1961). Starch gel electrophoresis of wheat gluten proteins with concentrated urea. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 94(3), 477-482.
- Wright, S. & Gaut, B. (2005). Molecular population genetics and the search for adaptive evolution in plants. *Molecular Biology and Evolution*, Vol. 22, No. 3, 506-519.
- Würschum, T., Leiser, W. L., Kazman, E., & Longin, C. F. H. (2016). Genetic control of protein content and sedimentation volume in European winter wheat cultivars. *Theoretical and applied genetics*, 129(9), 1685-1696.
- Yagdi, K., & Sozen, E. (2009). Heritability, variance components and correlations of yield and quality traits in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Pak. J. Bot.*, 41(2), 753-759.
- Yan L, Helguera M, Kato K, Fukuyama S, Sherman J, Dubcovsky J (2004) Allelic variation at the *VRN-1* promoter region in polyploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 109: 1677–1686.
- Yan, J., Shan, T., Warburton, M., Buckler, E., McMullen, M. & Crouch, J. (2009). Genetic characterization and linkage disequilibrium estimation of a global maize collection using SNP markers. *Plos One*, Vol. 4, No. 12, e8451.
- Yang, X., Tian, Z., Sun, L., Chen, B., Tubiello, F. N., & Xu, Y. (2017). The impacts of increased heat stress events on wheat yield under climate change in China. *Climatic Change*, 1-16.
- Yang, X., Yan, J., Shah, T., Warburton, M. L., Li, Q., Li, L., ... & Xu, S. (2010). Genetic analysis and characterization of a new maize association mapping panel for quantitative trait loci dissection. *TAG Theoretical and Applied Genetics*, 121(3), 417-431.
- Yu, J. & Buckler, E. (2006). Genetic association mapping and genome organization of maize. *Current Opinions in Biotechnology*, Vol. 17, No. 2, 155-160
- Yu, J., Holland, J. B., McMullen, M. D., & Buckler, E. S. (2008). Genetic design and statistical power of nested association mapping in maize. *Genetics*, 178(1), 539-551.
- Yu, J., Pressoir, G., Briggs, W. H., Bi, I. V., Yamasaki, M., Doebley, J. F., ... & Kresovich, S. (2006). A unified mixed-model method for association mapping that accounts for multiple levels of relatedness. *Nature genetics*, 38(2), 203-208.
- Zadoks, J. C., Chang, T. T., & Konzak, C. F. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed research*, 14(6), 415-421.
- Zaidi, P. H., Seetharam, K., Krishna, G., Krishnamurthy, L., Gajanan, S., Babu, R., ... & Vivek, B. S. (2016). Genomic Regions Associated with Root Traits under Drought Stress in Tropical Maize (*Zea mays* L.). *PloS one*, 11(10), e0164340.
- Zamora, M. (2016). ESTRATEGIAS DE FERTILIZACIÓN EN TRIGO CANDEAL PARA RENDIMIENTO Y CALIDAD: RESPUESTA A LA APLICACIÓN DE N, S, Zn y B. Actualización técnica en cultivos de cosecha fina 2015/16. INTA Ediciones. ISSN: 2346-9498, ISBN: 978-987-521-703-4. Año 4, N°1. 126-127.

Zarrilli, A.G. (2010). ECOLOGIA, CAPITALISMO Y DESARROLLO AGRARIO EN LA REGION PAMPEANA (1890-1950). UN ENFOQUE HISTORICO-ECOLOGICO DE LA CUESTION AGRARIA. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata. Argentina. Cap.III.4. Pag.124. <http://www.eumed.net/tesis-doctorales/2010/agz/Division%20en%20regiones%20ecologicas.htm>

Zhang, D., Bai, G., Zhu, C., Yu, J. & Carver, B. (2010). Genetic diversity, population structure, and linkage disequilibrium in U.S. elite winter wheat. *The Plant Genome*, Vol. 3, No. 2, 117-127.

Zhang, J., Chen, J., Chu, C., Zhao, W., Wheeler, J., Souza, E. J., & Zemetra, R. S. (2014). Genetic dissection of QTL associated with grain yield in diverse environments. *Agronomy*, 4(4), 556-578.

Zhang, W., & Dubcovsky, J. (2008). Association between allelic variation at the Phytoene synthase 1 gene and yellow pigment content in the wheat grain. *Theoretical and Applied Genetics*, 116(5), 635-645.

Zhang, W., Chao, S., Manthey, F., Chicaiza, O., Brevis, J. C., Echenique, V., & Dubcovsky, J. (2008). QTL analysis of pasta quality using a composite microsatellite and SNP map of durum wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 117(8), 1361-1377.

Zhao, K., Aranzana, M. J., Kim, S., Lister, C., Shindo, C., Tang, C., ... & Nordborg, M. (2007). An Arabidopsis example of association mapping in structured samples. *PLoS Genet*, 3(1), e4.

Zhu, C., & Yu, J. (2009). Nonmetric multidimensional scaling corrects for population structure in association mapping with different sample types. *Genetics*, 182(3), 875-888.

Zhu, C., Gore, M., Buckler, E. & Yu, J. (2008). Status and prospects of association mapping in plants. *The Plant Genome*, Vol. 1, No. 1, 5-20.

Zhu, Q., Zheng, X., Luo, J., Gaut, B. & Ge, S. (2007). Multilocus analysis of nucleotide variation of *Oryza sativa* and its wild relatives: severe bottleneck during domestication of rice. *Molecular Biology and Evolution*, Vol. 24, No. 3, 875-888.

**Tabla AT1.** Precipitaciones y temperaturas medias mensuales en las tres localidades para 2011 y 2014. Los datos fueron proporcionados por el Criadero de Cereales ACA Cabildo, la EEAI Barrow y Buck Semillas S.A.

<b>Año</b>	<b>Localidad</b>		<b>Ene</b>	<b>Feb</b>	<b>Mar</b>	<b>Abr</b>	<b>May</b>	<b>Jun</b>	<b>Jul</b>	<b>Ago</b>	<b>Sep</b>	<b>Oct</b>	<b>Nov</b>	<b>Dic</b>	<b>TOTAL</b>	<b>Total Jul-Dic</b>
<b>2011</b>	Cabildo	<i>Precipitaciones (mm)</i>	11.0	15.4	55.8	26.4	8.6	10.4	20.7	17.0	8.2	35.2	129.2	28.6	<b>366.5</b>	<b>238.9</b>
		<i>T° media (°C)</i>	22.0	21.7	20.6	15.9	11.8	8.5	8.5	8.6	13.0	13.7	20.2	22.3	<b>15.6</b>	
	Barrow	<i>Precipitaciones (mm)</i>	125.7	36.2	49.8	43.2	12.5	40.1	34.1	15.9	19.7	27.8	190.1	93.4	<b>688.5</b>	<b>381.0</b>
		<i>T° media (°C)</i>	23.1	20.8	19.2	14.9	11.1	7.4	7.3	7.9	11.5	13.4	19.4	21.2	<b>14.8</b>	
	Pierres	<i>Precipitaciones (mm)</i>	131.5	37.0	120.0	54.5	4.0	40.0	74.0	10.5	31.0	28.0	211.0	100.0	<b>841.5</b>	<b>454.5</b>
		<i>T° media (°C)</i>	22.9	20.0	19.4	15.5	11.8	8.4	8.0	8.5	11.6	12.8	19.0	20.2	<b>14.9</b>	
<b>2014</b>	Cabildo	<i>Precipitaciones (mm)</i>	20.5	117.7	52.9	113.0	75.0	48.0	120.5	95.0	59.5	190.0	57.0	29.5	<b>978.6</b>	<b>551.5</b>
		<i>T° media (°C)</i>	sin información disponible					9.5	9.9	12.4	13.8	16.4	18.5	23.0	<b>14.8</b>	
	Barrow	<i>Precipitaciones (mm)</i>	76.2	54.5	100.2	124.7	74.4	77.2	133.7	145.6	27.4	183.6	120.6	151.8	<b>1269.9</b>	<b>762.7</b>
		<i>T° media (°C)</i>	24.2	21.2	17.8	13.4	11.2	7.9	8.2	10.5	12.6	15.4	18.2	21.9	<b>15.2</b>	
	Pierres	<i>Precipitaciones (mm)</i>	120.0	102.0	110.0	90.5	84.5	115.0	75.0	201.0	56.0	176.0	164.0	65.0	<b>1359.0</b>	<b>737.0</b>
		<i>T° media (°C)</i>	22.3	19.9	17.5	12.7	10.5	7.5	9.4	12.2	12.8	17.3	19.4	21.5	<b>15.2</b>	

**Tabla AT2.** Datos y manejo de los ensayos a campo conducidos en las tres localidades para 2011 y 2014.

Año	Localidad	Fecha de siembra	Fecha de Emergencia	Fertilización		Control Malezas		Fecha de cosecha
				Pre-Siembra/ Siembra	Macollaje	Barbecho	Macollaje	
2011	Cabildo	26-7-11	15-8-11	PDA, 100 Kg ha <sup>-1</sup>	Urea 100 Kg ha <sup>-1</sup>	sin información	Axial (700cm <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> ) + 2,4 D (500cm <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> ) + Dicamba (150cm <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> )	24-12-11
	Barrow	14-7-11	3-8-11	PDA, 180 Kg ha <sup>-1</sup>	Urea 210 Kg ha <sup>-1</sup>	Flurocloridona 2L ha <sup>-1</sup>	Peak Pack (10g+10g+150cm <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> ) + Axial 400 cm <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup>	29-12-11
	Pierres	16-7-11	3-8-11	PDA, 150 Kg ha <sup>-1</sup>	Urea 380 Kg ha <sup>-1</sup> (fraccionada en 2 aplicaciones)	sin información	Starane+Metsulfuron (dosis comercial); Foxtrop 1L ha <sup>-1</sup>	6-1-12
2014	Cabildo	11-8-14	21-8-14	PDA, 100 Kg ha <sup>-1</sup>	Urea 100 Kg ha <sup>-1</sup>	sin información	Axial (700cm <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> ) + 2,4 D (500cm <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> ) + Dicamba (150cm <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> )	27-12-14
	Barrow	31-7-14	14-8-14	PDA, 180 Kg ha <sup>-1</sup>	Urea 210 Kg ha <sup>-1</sup>	Flurocloridona 2L ha <sup>-1</sup>	Peak Pack (10g+10g+150cm <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> )	30-12-14
	Pierres	6-8-14	23-8-14	PDA, 150 Kg ha <sup>-1</sup>	Urea 380 Kg ha <sup>-1</sup> (fraccionada en 2 aplicaciones)	sin información	Starane+Metsulfuron (dosis comercial); Foxtrop 1L ha <sup>-1</sup>	6-1-15

**Tabla AT3.** Listado de genotipos de la colección completa de CERZOS con datos geográficos, año de registro/inscripción de la variedad y pedigree. La información fue obtenida de los registros de pedigrees de la CEI Barrow y [www.wheatpedigree.net](http://www.wheatpedigree.net). **S/I**: sin información disponible. **S/R**: sin registro.

N° de Orden	Genotipo	Abreviatura	Origen	Año de registro	Pedigree
1	Buck Platino	BPLA	ARG	2002	BAMB"S"//MO"S"/YAV79
2	Buck Topacio	BTOP	ARG	1997	PROB611/ALTAR84
3	Buck Esmeralda	BESM	ARG	2000	CDEU/BONQUI
4	Buck Cristal	BCRI	ARG	1988	GAVIOTA/USA-01992
5	Buck Ambar	BAMB	ARG	1995	TROB/4/FGO/CIT//B.BAL/3/DUT/B.BAL
6	Bonaerense INTA Facon	BIFAC	ARG	1997	STN"S"/3/CHUR"S"/HUI"S"//POC"S"/4/MO"S"
7	Bonaerense INTA Carilo	BICAR	ARG	2002	TGBB/CANDEF/3/BERK/GDO VZ516//MTTE"S"/4/LAKOTA/CANDO
8	Bonaerense INTA Cumenay	BICUM	ARG	1995	Capelli//TGBB/BONVAL
9	Ciccio	CIC	ITA	1996	F6 APPULLO/VALNOVA//VALFORTE/PATRIZIO
10	Adamello	ADA	ITA	1985	VALFORTE/TURKISH SELECTION
11	Colosseo	COL	ITA	1995	MUTANT MEXA/CRESO
12	Duilio	DUI	ITA	1984	CAPELLI//ANHIGA/FLAMINGO
13	Simeto	SIM	ITA	1988	CAPEITI 8/VALNOVA
14	65-IAT2	65-IAT2	CIMMYT	S/R	AJAIA_12/F3LOCAL(SEL.ETHIO.135.85)//PLATA_13
15	66-IAT2	66-IAT2	CIMMYT	S/R	CADO/BOOMER_33
16	69-IAT2	69-IAT2	CIMMYT	S/R	PLATA_1/SNM//PLATA_9

N° de Orden	Genotipo	Abreviatura	Origen	Año de registro	Pedigree
17	71-IAT2	71-IAT2	CIMMYT	S/R	SOOTY_9/RASCON_37
18	73-IAT2	73-IAT2	CIMMYT	S/R	TOTUS/CARGO//ALTAR84/AOS
19	80-IAT2	80-IAT2	CIMMYT	S/R	YAVAROS TALL
20	VF 0154	VF0154	ARG	S/R	SORD 1/PLATA 16
21	VF 042	VF042	ARG	S/R	SCAR"S"/DGOVZ579//CP/3/T.TURANICUM/BIN//GRANDUR
22	VF 0113	VF0113	ARG	S/R	LLOYD (USA 1983, CANDO/EDMORE)
23	VF 0163	VF0163	ARG	S/R	BI.FACON/BELFUGUITTO
24	VF 003	VF003	ARG	S/R	GANS"S"
25	VF 0121	VF0121	HUN	S/R	S/I
26	VF 0167	VF0167	ARG	S/R	CDK/2620.89/PROB611/ALTAR 84
27	VF 0136	VF0136	ARG	S/R	CHEN/ALTAR84/4/SRN//HUI/YAV79/3/SKARV/5/LICAN
28	VF 0137	VF0137	ARG	S/R	PLATA10/6/MQUE/4/USDA573/GFN/AA-7/3/...
29	B#24	B#24	ARG	S/R	TATLER-1/BEJAH-7
30	B#25	B#25	ARG	S/R	GDOVZ394//SBA81/PLC"S"/7/YEL"S"/BAR"S"/3/GR"S"/AFN//CR"S"/5/DON"S">//CR"S"*2/GS"S"/3/...
31	B#27	B#27	ARG	S/R	BCRIS//BBAL/BAMB"S"
32	ACA 1801F	ACA1801F	ARG	2008	BONQUILACO/BCANDISUR
33	CBW 0105	CBW0105	ARG	S/R	BELFUGITTO//CATA"S"/STN"S"/3/LAKOTA/CANDO
34	CBW 0112	CBW0112	ARG	S/R	BELFUGITTO//CATA"S"/STN"S"/3/F.LUNGA/GDO 645

N° de Orden	Genotipo	Abreviatura	Origen	Año de registro	Pedigree
35	CBW 0120	CBW0120	ARG	S/R	TOPAZ/CSLP/6/BR_180/3/DK60.120/LDS//64.210/4/BERK469/5/ALTAR84/AOS"S"
36	CBW 0141	CBW0141	ARG	S/R	BONVAL//F.LUNGA/GDO 645
37	CBW 0153	CBW0153	ARG	S/R	BONVAL/BAMB
38	CBW 0200	CBW0200	ARG	S/R	BONVAL//F.LUNGA//GDO645/3/PROB611/ALTAR84
39	CBW 0210	CBW0210	ARG	S/R	BONVAL/BAMB/3/SILVER_23/ARLIN_3//DON87
40	CBW 0225	CBW0225	ARG	S/R	BONQUI/BAMB/BIFAC
41	CBW 0230	CBW0230	ARG	S/R	CSLP/4/KURZSTROH//LEEDS/BIDI17/3/MONDUR/5/PROB611/ALTAR84
42	Cannizzo	CANN	ITA	1998	CAPEITI/VALNOVA/2/PATRICIO/VALFORTE
43	Concadoro	CON	ITA	1998	SIMETO/2/CAPEITI/VALFORTE
44	Italo	ITA	ITA	1993	Cruzamiento complejo entre genotipos italianos y turcos TURQUIA // CRESO / CAPEITI-8
45	Catervo	CAT	ITA	2004	COLOSSEO/PLATANI
46	Cantico (EG 98/1787)	CANT	ITA	S/I	PLATANI/GIANNI
47	Core (EG 99/1851)	CORE	ITA	2008	GIANNI/PLATANI
48	Ci 1936	Ci1936	ITA	S/R	CICCIO/línea privada PROSEME
49	Co 1937	Co1937	ITA	S/R	COLOSSEO/línea privada PROSEME
50	CBW 0001	CBW0001	ARG	S/R	INTER_18
51	CBW 0002	CBW0002	ARG	S/R	KNAR_3/MOJO_2//ACO89
52	CBW 0004	CBW0004	ARG	S/R	AVTA/YAZI_1

N° de Orden	Genotipo	Abreviatura	Origen	Año de registro	Pedigree
53	Amarillo	AMA	EEUU	S/I	S/I
54	CBW 0101	CBW0101	ARG	S/R	BELFUGITTO//CATA"S"/STN"S"/3/LAKOTA/CANDO
55	CBW 0111	CBW0111	ARG	S/R	BELFUGITTO//CATA"S"/STN"S"/3/F.LUNGA/GDO 645
56	CBW 0156	CBW0156	ARG	S/R	BONVAL/BAMB
57	Arbois	ARB	FRA	1996	S/I
58	Alcalou	ALC	FRA	1990	VALSACCO/RANGER
59	Arcodur	ARC	FRA	S/I	S/I
60	Fortore	FOR	ITA	1995	CAPEITI 8/VALFORTE
61	Ardente	ARD	FRA	1984	Israel durum 303/preliminary77//664
62	Appullo	APP	ITA	1973	CAPELLI/GRIFONI//CAPEITI 8
63	Ixos	IXOS	FRA	1990	Valnova/3/Tomclear/662//662
64	Buck Granate (B#26)	BGRA	ARG	2010	CRIS//BBAL/BAMB"S"
65	ACA 1901 F	ACA1901	ARG	2009	KOFA/UCD1113-LINE_199
66	Kofa	KOFA	EEUU	1990	Derivada de población "DICOCCUM ALPHA POP-85 S-1"
67	UC1113	UC1113	EEUU	S/R	CD52600 (KIFS//RSS/BD1419/3/MEXIS-CP/4/WAHAS/5/YAV79)
68	Creso	CRE	ITA	1974	YAKTANA-54//NORIN-10/BREVOR/3/2*CAPELLI-63/4/3*TEHUACAN-60/5/CAPELLI B-144
69	Gabbiano	GAB	ITA	1976	CAPELLI/CONTO-MARZOTTO
70	Granato	GRA	ITA	1974	SENATORE-CAPELLI/MARA-ITA//SENATORE-CAPELLI

N° de Orden	Genotipo	Abreviatura	Origen	Año de registro	Pedigree
71	Capeiti	CAP	ITA	1940	Capelli/Eiti
72	Gerardo 575	GDO575	ITA	1974	GIORGIO//CAPELLI/YUMA
73	Gerardo 610	GDO610	ITA	S/I	GIORGIO//CAPELLI/YUMA
74	Gerardo 645	GDO645	ITA	1978	GIORGIO//CAPELLI/YUMA
75	Bonaerense Valverde =Gerardo 516	BONVAL	ARG	1980	GIORGIO370//CAPELLI/YUMA
76	Bonaerense Quilaco	BONQUI	ARG	1987	MAGHREBI-72/GANSO//ANHINGA/3/RABICORNO//D-21563/ANHINGA
77	BF 1776	BF1776	ARG	S/R	S/I
78	Etit 38	ETIT38	WANA	1963	Variedad local israelí
79	Balcarceño INTA	BALINTA	ARG	1974	BBAL//BYE*2/TC60
80	Buck Mechongue	BMEC	ARG	1979	Bobby"S"
81	Candeal Durumbuck	CDBUCK	ARG	1952	CANDEAL/TAGANROG
82	CRZ-1.12	CRZ-1.12	ITA	S/R	Sel. Gab 125 AN (CERZOS)
83	GAB 125 (aristas blancas)	GAB 125	ITA	S/R	S/I
84	Gerardo 574	GDO574	ITA	S/R	GIORGIO//CAPELLI/YUMA
85	Maristella	MAR	ITA	1969	DAUNO III/CAPEITI 8
86	Polesine	POL	ITA	1975	FORLANI/AZIZIAH
87	Buck 33.1123.16-3-4-3	B#33.1123	ARG	S/R	LOM_2/DUKEM_2//GREEN_38
88	Taganrog	TG	RUS	1934	LV-SOUTH-RUS

N° de Orden	Genotipo	Abreviatura	Origen	Año de registro	Pedigree
89	Taganrog Buck Balcarce	TGBB	ARG	1980	CAPELLI/CANDEAL ITALIANO//CANDEAL/TAGANROG
90	Taganrog Sel. BUCK	TGSB	ARG	1961	SELECCIÓN(20-42) DE TAGANROG COMÚN
91	Taganrog Vilela Fideos	TGVF	ARG	1961	TAGANROG NO.7 SELECTION
92	Om Rabi 5	OMRABI5	WANA	1993	JO/Haurani = Haurani x Jori-C69
93	Bilik No2	BILIKNo2	WANA	1987	CR/STK
94	Marrout	MARR	WANA	1997	GD/PEL-73081//CANDO/YAVAROS-79
95	Gallareta = Altar 84	ALTAR84	CIMMYT	1982	RUFF "S"/FLAMINGO "S"/MEXICALI 75/3/SHWA"S"
96	Omguer 4	OMGUER4	WANA	1983	GGOVZ355/GS//MEXI75
97	Gan	GAN	CIMMYT	1983	GIORGIO-VZ-355/(SIB)GANSO//MEXICALI-75
98	Cham 1 = Waha	CHAM1	WANA	1984	PELICANO/RUFF//GAVIOTA/ROLETTE
99	Korifla = Cham 3	KOR	WANA	1987	DS15/GEIER
100	Focha	FOC	CIMMYT	1991	SULA//WELLS/DWL5023
101	Bha	BHA	WANA	S/I	S/I
102	Buck N°6	B#6	ARG	S/R	YAV"S"/SCO"S"/STIL"S"
103	Haurani	HAU	WANA	1988	Selección de landrace
104	Heider//Mt/Ho	Heider//Mt/Ho	WANA	S/R	S/I
105	Om Rabi 6	OMRABI6	WANA	1992	JO/Haurani = Haurani x Jori-C69
106	Wadalmez-1	WAD1	WANA	1985	GDOVZ-512/COCORIT-71//RUFF/FLAMINGO/3/DWL-5023

N° de Orden	Genotipo	Abreviatura	Origen	Año de registro	Pedigree
107	Om Rabi	OMRABI	WANA	1985	JO/Haurani = Haurani x Jori-C69
108	Om Rabi 3 = Cham 5	OMRABI3	WANA	1993	JO/Haurani = Haurani x Jori-C69
109	Dupri	DUP	ITA	1998	DUILIO/PRIMADUR
110	Durobonus	DUR	ATR	2004	S/I
111	Joyau	JOY	FRA	2002	S/I
112	Biensur	BIE	FRA	2001	S/I
113	Orlu	ORLU	FRA	S/I	S/I
114	Karur	KAR	FRA	2002	S/I
115	Neodur	NEO	FRA	1987	184-7/Valdur//Edmore
116	Sachem	SAC	FRA	1999	S/I
117	Duetto	DUE	ITA	2002	1485/83-74
118	Garic	GAR	FRA	S/I	S/I
119	Byblos	BYB	FRA	S/I	S/I
120	Vivadur	VIV	FRA	2005	S/I
121	Nautilur	NAU	FRA	S/I	S/I
122	Tiziannia	TIZ	ITA	2001	PELEO/NEODUR
123	Exeldur	EXE	FRA	1992	VALDUR/REGAL
124	Argeles	ARG	FRA	1996	S/I

N° de Orden	Genotipo	Abreviatura	Origen	Año de registro	Pedigree
125	Artimon	ART	FRA	S/I	S/I
126	Portorico	POR	ITA	S/I	AMBRAL/DUILIO
127	DGE-1	DGE-1	EEUU	S/R	[(Langdon/L. elongatum//Langdon)*1/Langdon]*8
128	Ourania	OUR	CYP	2007	Cult.DW/T.DIC
129	Hekave	HEK	CYP	2003	DRA'S//LLOYD/KIA
130	Josephina	JOS	CYP	2007	Lloyd/3*KIA
131	ACA DD26	DD26	ARG	S/R	KOFA/UCD1113
132	ACA DD150	DD150	ARG	S/R	KOFA/UCD1113
133	CBW 05082	CBW05082	ARG	S/R	BICAR#9634/BONVAL
134	Llaretá	LLA	CHI	1997	D67.54.4.9A//JORI'S'/ROSNER DURUM 119-200-4Y/3/SAHEL77
135	Corcolen	COR	CHI	S/I	ALGA'S'/3/CANDEALFEN5/FLAMINGO'S'//PETREL'S'/4/CHURRILLAS'S'/5/AUK'S'/6/RUFF'S'/FLAMINGO'S'//FLAMINGO'S'/CRANE'S'/3/YAV79/HUITLES'S'
136	Lleuque	LLE	CHI	2011	YEL'S'/BAR'S'/3/GR'S'/AFN//CR'S'/5/DOM'S'//CR'S'*2/GS'S'/3/SCO'S'/4/HORA/6/LAP76/GULL'S'/7/LICAN
137	Quc 3585-2007	Quc3585-2007	CHI	S/R	POHO1/4/ALTAR84/CMH84/CMH82A.1062//RISSA'S'/3/ACONCHI89
138	Quc 3739-2008	Quc3739-2008	CHI	S/R	OSU-3880005/3/STOT//ALTAR84/ALD/4/KUCUK2/5/CRAKE10/RISSA
139	Quc 3104-2005	Quc3104-2005	CHI	S/R	ALTAR84/ALD'S'//STN'S'/CHEN'S'/ALTAR84/4/ATES1D
140	Quc 3587-2007	Quc3587-2007	CHI	S/R	POHO1/4/ALTAR84/CMH84/CMH82A.1062//RISSA'S'/3/ACONCHI89
141	Quc 3693-2008	Quc3693-2008	CHI	S/R	GUAYACAN INTA//YUAN1/GREEN18/3/SOOTHY9/RASCON 37
142	Quc 3584-2007	Quc3584-2007	CHI	S/R	POHO1/4/ALTAR84/CMH84/CMH82A.1062//RISSA'S'/3/ACONCHI89

N° de Orden	Genotipo	Abreviatura	Origen	Año de registro	Pedigree
143	Quc 3738-2008	Quc3738-2008	CHI	S/R	OSU-3880005/3/STOT//ALTAR84/ALD/4/KUCUK2/5/RASCON 37/2*TARRO2
144	Quc 3506-2007	Quc3506-2007	CHI	S/R	ALTAR84/STINT'S//SILVER/4/ALTAR84/CMH82A.1062//RISSA'S/3/ACONCHI'S
145	Quc 3755-2008	Quc3755-2008	CHI	S/R	VANRRIKSE6.2//1ª-1D 2+12-5/3*WB881
146	Quc 3672-2008	Quc3672-2008	CHI	S/R	SNITAN/3/STOT//ALTAR84/ALD
147	Quc 3555-2007	Quc3555-2007	CHI	S/R	NACH'S'/CHEN'S'//RUFO'S'/ALD'S'/3/SQLA'S'/4/CRANE'S'/PLAC1485
148	Quc 3694-2008	Quc3694-2008	CHI	S/R	GUANAY/3/STOT//ALTAR84/ALD/4/BINTEPE85/SULA
149	Quc 3497-2007	Quc3497-2007	CHI	S/R	NACH'S'/CHEN'S'//RUFO'S'/ALD'S'/3/SQLA'S'/7/YEL'S'/BAR'S'/3/GR'S'/AFN//CR'S'/5/DOM'S'//CR'S'*2/GS'S'/3/SCO'S'/4/HORA/6/LAP76/GUIL'S'
150	Quc 3509-2007	Quc3509-2007	CHI	S/R	ATES 2-D/7/YEL'S'/BAR'S'/3/GR'S'/AFN//CR'S'/5/DOM'S'//CR'S'*2/GS'S'/3/SCO'S'/4/HORA/6/LAP76/GUIL'S'
151	Quc 3538-2009	Quc3538-2009	CHI	S/R	S/I
152	Quc 3730-2008	Quc3730-2008	CHI	S/R	S/I
153	Quc 3775-2008	Quc3775-2008	CHI	S/R	ATES 1-D/LLARETA INIA
154	Quc 3559-2009	Quc3559-2009	CHI	S/R	S/I
155	Quc 3506-2009	Quc3506-2009	CHI	S/R	S/I
156	Quc 3427-2009	Quc3427-2009	CHI	S/R	S/I
157	Quc 3462-2009	Quc3462-2009	CHI	S/R	S/I
158	Quc 3763-2008	Quc3763-2008	CHI	S/R	S/I
159	Langdon(Dic-3A)-10	LDNDIC3A	EEUU	S/R	LDN240/KHAPLI//LANGDON 308///MINDUM*3/VERNAL/4/VERNAL EMMER/3*MINDUM
160	CBW 05024	CBW05024	ARG	S/R	BCRIS/BICUM"S"//BICAR#9639

N° de Orden	Genotipo	Abreviatura	Origen	Año de registro	Pedigree
161	CBW 05072	CBW05072	ARG	S/R	BR180/3/DK60.120/LDS//64210/4/BERK/5/STIL"S"/YAV"S"/6/TGSB/GDO598/7/BICAR#9641
162	CBW 05080 = Bonaerense INTA Quillen	CBW05080	ARG	2013	BICAR#9634/BONVAL
163	CBW 05081	CBW05081	ARG	S/R	BICAR#9634/BONVAL
164	CBW 08131	CBW08131	ARG	S/R	BCRIS/BICUM"S"//BICAR#9639/3/POHO_1//CETA/SRN_3
165	CBW 09034	CBW09034	ARG	S/R	BONVAL/3/POHO_1//CETA/SRN_3
166	ACA 2125.07	ACA2125.07	ARG	S/R	S/I
167	ACA 4420.08	ACA4420.08	ARG	S/R	ACA_1801F/KOFA-10
168	Buck 32.1375.4-3-4-1	B#32.1375	ARG	S/R	BTOP/4/CMH79.1159/YAV"S"/3/BBAL//CAPRI/BTOP
169	7100 IDSN 39	7100IDSN39	CIMMYT	S/R	KUCUK_2PATA_2//AJAIA_13/YAZI/4/YAZI_1/AKAKI_4//SOMAT_3/3/AUK/GIL//GREEN
170	7144IDSN 39	7144IDSN39	CIMMYT	S/R	RISSA/GAN//POHO_1/3/PLATA_3/CREX/ALLA/4/ALTAR_84STINT//SILVER_45/7/EUDO//CHEN_1/TEZ/3/TANTLO_1/5/CHEN/ALTAR_84/3/HUI/POC/BUB/RUFO/4/FNFOOT/6/MOJO/KITTI

Total genotipos argentinos	60
Total genotipos italianos	31
Total genotipos CIMMYT	11
Total genotipos húngaros	1
Total genotipos estadounidenses	5
Total genotipos rusos	1
Total genotipos franceses	18
Total genotipos WANA	14
Total genotipos austríacos	1
Total genotipos chipriotas	3
Total genotipos chilenos	25
<b>TOTAL</b>	<b>170</b>

**Tabla AT4.** Estimadores de las medias del modelo mixto para los caracteres Rendimiento (**RTO**, Kg ha<sup>-1</sup>), días a espigazón (**dEsp**, días), peso de mil granos (**TKW**, g.), contenido de proteína en grano (**PROT**, %) y fuerza de gluten (volumen de sedimentación test de **SDS**, mm). **Año 2011**. **CA:** Cabildo, **BW:** Barrow, **PS:** Pieres. **s/d:** sin dato.

Genotipo	RTO CA11	RTO BW11	RTO PS11	dEsp CA11	dEsp BW11	dEsp PS11	TKW CA11	TKW BW11	TKW PS11	PROT CA11	PROT BW11	PROT PS11	SDS CA11	SDS BW11	SDS PS11
1 BPLA	970	3508	5155	81	91	s/d	40.2	51.4	51.4	15.4	13.5	12.3	77	83	68
2 BTOP	1097	3513	4707	82	91	s/d	40.8	50.3	40.1	14.5	13.5	11.6	65	73	48
3 BESM	906	3138	5257	81	88	s/d	45.8	58.6	51.2	14.7	13.3	11.4	52	53	38
4 BCRI	738	3891	4133	80	88	s/d	44.7	63.8	51.0	14.7	12.9	11.1	51	50	47
5 BAMB	953	3770	5400	83	92	s/d	41.8	58.0	52.3	15.8	13.1	11.6	66	76	65
6 BIFAC	900	3693	5308	78	88	s/d	40.1	51.6	45.8	15.2	13.2	11.7	76	90	77
7 BICAR	1140	3630	6668	81	91	s/d	40.9	54.1	52.6	15.5	12.9	11.2	81	62	58
8 BICUM	953	3789	3939	80	88	s/d	47.4	53.7	45.1	15.0	13.5	12.4	84	91	87
9 CIC	831	3055	3760	69	83	s/d	39.4	49.0	39.2	14.2	12.9	11.8	65	68	73
10 ADA	995	4303	4489	75	87	s/d	42.0	51.6	39.9	13.8	13.0	11.4	58	66	58
11 COL	1175	3274	5281	71	86	s/d	37.8	43.9	43.1	14.3	12.7	11.7	63	54	49
12 DUI	954	2660	4188	69	87	s/d	40.9	50.2	42.7	14.2	12.8	11.9	77	75	73
13 SIM	937	3506	3913	71	83	s/d	45.9	45.4	39.8	14.6	13.7	12.2	67	63	70
14 65-IAT2	815	4728	5378	69	86	s/d	37.0	40.7	36.8	14.2	12.7	11.6	73	73	69
15 66-IAT2	1095	3228	5351	74	88	s/d	40.2	51.2	36.3	13.7	12.7	11.2	75	75	71
16 69-IAT2	1026	3428	4700	71	89	s/d	40.0	46.7	36.8	14.5	13.3	12.2	73	84	83

Genotipo	RTO CA11	RTO BW11	RTO PS11	dEsp CA11	dEsp BW11	dEsp PS11	TKW CA11	TKW BW11	TKW PS11	PROT CA11	PROT BW11	PROT PS11	SDS CA11	SDS BW11	SDS PS11
17 71-IAT2	955	4052	3959	77	88	s/d	36.1	48.8	31.7	15.1	13.0	11.7	75	76	71
18 73-IAT2	1113	3875	5139	70	86	s/d	38.4	45.0	36.4	14.1	13.1	11.4	67	52	48
19 80-IAT2	842	3126	4537	69	86	s/d	38.8	47.7	41.6	14.3	13.1	12.3	61	53	48
20 VF0154	919	3622	5254	73	88	s/d	35.2	46.9	38.0	13.0	11.8	10.8	73	72	65
21 VF042	824	2593	4550	80	90	s/d	46.2	59.8	50.1	14.6	13.1	11.1	53	50	50
22 VF0113	963	3606	4781	86	91	s/d	36.9	52.5	43.1	15.1	13.2	11.3	69	74	60
23 VF0163	1103	4069	4472	81	91	s/d	40.6	51.9	40.8	14.7	13.0	11.2	71	83	60
24 VF003	1139	3353	5178	78	87	s/d	42.7	53.9	40.8	13.7	12.3	11.2	79	81	73
25 VF0121	681	3116	4481	96	98	s/d	35.7	43.7	37.0	16.0	12.3	11.0	57	48	47
26 VF0167	1158	2682	5262	83	91	s/d	43.8	50.5	42.0	14.5	13.1	10.9	70	81	51
27 VF0136	952	3790	4488	77	88	s/d	33.2	46.2	35.6	13.9	12.2	11.0	67	74	54
28 VF0137	920	4314	4498	78	89	s/d	36.9	49.8	39.3	15.0	12.7	11.7	56	76	57
29 B#24	866	3771	6623	78	89	s/d	35.2	47.2	45.0	15.0	13.5	12.3	55	46	42
30 B#25	889	4257	3356	72	88	s/d	46.4	58.1	51.6	13.8	12.6	11.8	76	76	68
31 B#27	1070	4091	5258	81	92	s/d	48.2	61.3	54.3	15.4	14.2	11.6	78	88	71
32 ACA1801F	859	3291	4453	79	89	s/d	50.4	60.5	53.3	14.5	13.8	12.2	81	89	81
33 CBW0105	967	3371	5223	81	95	s/d	29.6	39.1	35.3	13.9	12.3	11.5	84	87	69
34 CBW0112	1161	3546	4748	82	92	s/d	42.8	53.1	45.6	15.0	13.0	11.8	76	81	63

Genotipo	RTO CA11	RTO BW11	RTO PS11	dEsp CA11	dEsp BW11	dEsp PS11	TKW CA11	TKW BW11	TKW PS11	PROT CA11	PROT BW11	PROT PS11	SDS CA11	SDS BW11	SDS PS11
35 CBW0120	1168	3146	4550	83	93	s/d	40.8	51.0	44.2	14.4	13.1	11.8	62	81	71
36 CBW0141	738	3715	4031	79	89	s/d	42.1	57.7	50.7	15.6	14.5	12.5	72	78	53
37 CBW0153	1117	2764	4344	80	91	s/d	41.5	s/d	46.9	15.4	13.1	11.2	77	77	70
38 CBW0200	1106	3611	4415	82	89	s/d	49.1	54.3	51.3	15.3	14.3	12.8	68	78	63
39 CBW0210	837	3673	4926	79	87	s/d	39.8	47.8	46.6	15.8	14.2	12.4	65	75	65
40 CBW0225	846	4209	5248	77	87	s/d	39.9	51.5	51.2	15.6	13.8	12.5	77	88	76
41 CBW0230	939	2591	4980	83	91	s/d	38.6	50.4	47.3	15.2	13.4	11.8	65	71	57
42 CANN	853	3392	4112	69	85	s/d	44.4	54.5	44.8	14.9	13.8	12.8	80	71	81
43 CON	991	3578	4321	68	82	s/d	45.0	53.7	41.6	14.4	13.9	12.4	79	76	78
44 ITA	573	3826	5430	71	87	s/d	43.0	47.1	47.0	14.1	12.9	12.3	54	65	37
45 CAT	1164	2511	3727	79	90	s/d	42.7	s/d	47.0	14.3	13.7	12.3	84	90	73
46 CANT	890	3896	5136	70	82	s/d	44.4	52.9	38.5	14.0	13.1	11.6	69	72	63
47 CORE	905	3259	5127	70	87	s/d	45.0	57.3	43.9	13.9	13.6	11.9	71	75	57
48 Ci1936	685	3571	4889	76	89	s/d	43.0	56.4	48.6	14.0	13.4	11.2	61	80	59
49 Co1937	916	3607	4474	69	84	s/d	42.7	50.2	44.3	13.7	13.3	11.9	75	64	68
50 CBW0001	969	3645	4553	79	88	s/d	44.4	45.2	42.3	14.7	13.5	12.1	51	49	37
51 CBW0002	1020	2981	4771	77	88	s/d	36.5	45.9	33.3	13.4	12.6	11.1	74	72	59
52 CBW0004	924	3560	4450	79	90	s/d	39.9	s/d	35.7	13.9	12.6	11.3	69	69	48

Genotipo	RTO CA11	RTO BW11	RTO PS11	dEsp CA11	dEsp BW11	dEsp PS11	TKW CA11	TKW BW11	TKW PS11	PROT CA11	PROT BW11	PROT PS11	SDS CA11	SDS BW11	SDS PS11
53 AMA	940	3579	6068	81	93	s/d	37.9	53.9	48.1	14.7	13.4	10.8	54	58	22
54 CBW0101	1119	2453	5498	92	97	s/d	32.1	43.3	36.8	14.7	12.1	10.8	72	61	56
55 CBW0111	1347	3482	5579	83	97	s/d	48.0	s/d	49.6	14.3	12.6	11.4	78	90	69
56 CBW0156	1005	3737	5458	81	91	s/d	46.8	58.0	50.9	14.8	13.1	11.7	63	79	70
57 ARB	1192	2999	5307	83	94	s/d	38.4	45.0	40.4	15.3	13.7	11.7	37	36	36
58 ALC	1077	3288	6043	78	89	s/d	45.4	57.1	49.4	13.6	13.1	11.5	59	55	36
59 ARC	1286	3436	5231	80	89	s/d	43.5	54.8	46.2	14.6	12.9	11.8	72	78	60
60 FOR	1033	3677	4648	75	88	s/d	47.4	53.4	47.3	14.6	13.1	12.0	74	72	55
61 ARD	1106	3440	5600	80	89	s/d	42.7	s/d	52.3	15.6	14.0	13.0	57	63	48
62 APP	731	3654	4269	68	84	s/d	38.9	44.9	41.8	13.6	13.6	11.5	37	37	24
63 IXOS	1124	3277	4827	82	90	s/d	43.9	49.6	45.6	14.4	14.1	12.6	86	88	74
64 BGRA	936	4047	4856	82	93	s/d	46.2	59.5	51.5	15.4	13.5	11.9	64	90	72
65 ACA1901	741	2965	4302	73	82	s/d	41.3	52.2	40.6	13.9	13.2	12.7	55	81	74
66 KOFA	943	4014	3886	68	81	s/d	41.7	51.9	39.2	14.7	14.2	11.9	84	82	86
67 UC1113	799	3331	3697	70	85	s/d	41.4	53.1	39.9	13.5	13.1	12.1	72	73	65
68 CRE	1054	3507	5143	82	89	s/d	45.8	53.7	50.3	14.3	13.2	12.0	68	74	66
69 GAB	879	3690	4576	80	91	s/d	40.0	44.1	38.4	14.7	13.5	11.6	39	38	32
70 GRA	1447	3790	4747	82	96	s/d	44.4	51.2	43.0	15.2	14.5	13.0	27	29	18

Genotipo	RTO CA11	RTO BW11	RTO PS11	dEsp CA11	dEsp BW11	dEsp PS11	TKW CA11	TKW BW11	TKW PS11	PROT CA11	PROT BW11	PROT PS11	SDS CA11	SDS BW11	SDS PS11
71 CAP	804	3629	4879	70	85	s/d	40.2	50.6	47.1	13.9	13.3	12.4	78	82	71
72 GHD575	962	2424	3445	85	88	s/d	44.9	46.6	38.8	15.2	13.9	12.6	11	10	12
73 GHD610	921	3899	3785	81	95	s/d	43.5	s/d	52.3	16.0	14.0	12.6	35	50	24
74 GHD645	1031	2463	4126	80	91	s/d	47.4	56.9	48.6	14.6	13.7	12.8	24	34	33
75 BONVAL	1116	4280	4217	81	88	s/d	48.7	48.2	46.4	15.0	13.7	12.3	69	93	76
76 BONQUI	916	4044	4566	77	89	s/d	48.5	57.2	50.7	14.6	13.7	12.4	83	85	72
77 BF1776	1005	3560	3883	83	89	s/d	48.0	55.0	45.8	14.6	14.3	12.7	76	86	76
78 ETIT38	706	3558	4374	79	89	s/d	38.6	45.8	44.0	14.5	13.5	12.7	11	11	12
79 BALINTA	857	3447	5543	76	88	s/d	45.8	50.4	50.9	14.4	13.7	11.9	70	67	68
80 BMEC	803	4119	3913	79	90	s/d	46.1	57.3	54.6	14.3	13.5	12.0	78	86	65
81 CDBUCK	1094	3853	4192	81	94	s/d	51.8	64.9	52.4	15.3	14.4	11.5	76	79	58
82 CRZ-1.12	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d
83 GAB 125	923	2952	4264	81	90	s/d	48.3	s/d	50.8	15.0	14.2	12.8	73	74	57
84 GHD574	923	3983	3551	81	89	s/d	45.2	49.8	40.5	14.4	14.1	11.6	24	31	24
85 MAR	926	4264	4996	76	87	s/d	39.5	s/d	43.4	14.1	13.4	12.9	48	44	38
86 POL	787	3318	4808	82	94	s/d	34.3	40.1	39.1	15.0	14.8	13.2	25	20	21
87 B#33.1123	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d
88 TG	1145	2699	3998	83	95	s/d	48.6	56.3	50.1	15.6	14.8	13.1	68	75	49

Genotipo	RTO CA11	RTO BW11	RTO PS11	dEsp CA11	dEsp BW11	dEsp PS11	TKW CA11	TKW BW11	TKW PS11	PROT CA11	PROT BW11	PROT PS11	SDS CA11	SDS BW11	SDS PS11
89 TGBB	1336	3477	3267	80	94	s/d	51.5	59.8	49.1	15.7	14.4	12.9	60	81	63
90 TGSB	1021	2893	4098	81	94	s/d	48.3	61.0	49.1	15.5	14.3	12.9	56	71	53
91 TGVF	1120	2864	3872	80	92	s/d	47.5	54.4	48.2	15.8	14.1	12.7	49	75	71
92 OMRABI5	671	3094	4826	69	84	s/d	38.1	47.0	36.9	13.7	12.6	11.5	49	50	29
93 BILIKNo2	955	2849	4530	78	88	s/d	39.2	51.1	38.2	14.1	13.0	11.3	74	81	61
94 MARR	943	3627	4897	69	86	s/d	44.2	50.1	40.3	14.1	13.4	12.0	61	65	38
95 ALTAR84	698	4294	5018	69	83	s/d	47.1	s/d	47.5	14.8	13.7	12.6	63	63	53
96 OMGUER4	824	2990	4560	70	87	s/d	41.8	49.3	40.7	13.9	13.4	12.5	13	14	11
97 GAN	1243	3145	5188	77	86	s/d	45.4	52.1	45.0	13.3	12.5	11.1	49	38	56
98 CHAM1	692	3245	5023	70	83	s/d	40.8	50.5	41.7	15.2	14.0	12.5	35	32	24
99 KOR	905	4125	4853	69	85	s/d	48.2	52.1	42.2	13.6	13.0	11.5	68	74	52
100 FOC	730	2781	3843	72	84	s/d	41.1	50.7	40.0	14.3	13.4	12.7	72	55	62
101 BHA	817	4570	4801	75	88	s/d	36.4	46.4	34.4	13.7	12.6	11.0	75	75	60
102 B#6	1110	3012	4092	81	91	s/d	45.5	53.9	45.2	14.5	14.0	12.0	36	36	24
103 HAU	713	3998	3380	83	88	s/d	s/d	44.8	36.3	15.0	14.2	12.5	81	89	71
104 Heider//Mt/Ho	1043	3652	4950	74	87	s/d	43.5	55.1	48.3	14.1	13.5	12.1	27	26	27
105 OMRABI6	872	3451	5025	73	83	s/d	38.5	42.0	33.5	13.6	13.1	11.9	49	47	28
106 WAD1	1004	3073	4519	72	86	s/d	43.2	49.9	43.2	14.9	14.6	13.0	85	81	81

Genotipo	RTO CA11	RTO BW11	RTO PS11	dEsp CA11	dEsp BW11	dEsp PS11	TKW CA11	TKW BW11	TKW PS11	PROT CA11	PROT BW11	PROT PS11	SDS CA11	SDS BW11	SDS PS11
107 OMRABI	784	3386	5066	70	83	s/d	39.1	44.4	36.6	14.0	12.8	11.7	44	33	35
108 OMRABI3	884	3123	5122	69	85	s/d	37.1	45.8	37.3	14.2	13.0	12.1	43	45	30
109 DUP	1098	4129	4529	81	92	s/d	42.9	48.2	39.6	15.1	13.2	11.9	57	76	53
110 DUR	943	3563	5179	79	89	s/d	38.7	47.9	40.5	14.3	12.8	11.1	44	68	32
111 JOY	1161	3357	5233	91	97	s/d	35.8	37.1	37.5	14.9	13.1	11.9	79	85	65
112 BIE	1025	3203	4690	85	91	s/d	s/d	42.9	36.1	14.3	13.0	11.9	78	87	76
113 ORLU	1157	2965	4662	79	94	s/d	40.4	48.4	38.8	14.9	13.6	12.0	35	47	28
114 KAR	1179	3543	4855	87	92	s/d	37.4	47.8	38.3	14.9	13.0	11.8	76	81	53
115 NEO	1156	2820	4495	92	91	s/d	36.7	48.9	43.2	15.3	14.0	12.0	36	73	35
116 SAC	978	3479	4779	85	93	s/d	s/d	49.6	46.0	14.8	13.2	12.4	57	74	37
117 DUE	795	3245	6095	82	92	s/d	s/d	s/d	53.9	16.2	14.0	12.1	64	73	40
118 GAR	1090	4305	4562	85	89	s/d	44.9	57.9	51.8	16.0	13.9	13.3	36	39	34
119 BYB	999	2902	5351	87	92	s/d	44.4	51.9	45.3	13.9	13.3	11.6	34	57	21
120 VIV	1122	2710	4780	80	91	s/d	41.0	49.9	38.8	14.5	12.7	11.2	50	48	36
121 NAU	1056	2932	5471	80	90	s/d	44.5	46.4	45.5	15.1	13.1	11.7	59	71	34
122 TIZ	990	3218	6623	79	89	s/d	47.0	55.5	52.3	14.4	13.0	11.8	71	75	49
123 EXE	1037	3108	3634	87	89	s/d	34.0	43.3	31.0	15.1	14.0	12.7	65	70	50
124 ARG	1082	4275	4407	81	89	s/d	s/d	53.2	43.7	14.6	13.0	11.8	63	75	54

Genotipo	RTO CA11	RTO BW11	RTO PS11	dEsp CA11	dEsp BW11	dEsp PS11	TKW CA11	TKW BW11	TKW PS11	PROT CA11	PROT BW11	PROT PS11	SDS CA11	SDS BW11	SDS PS11
125 ART	917	3146	5969	85	91	s/d	32.0	41.8	34.7	14.4	13.9	12.3	86	89	74
126 POR	1253	4201	4580	78	88	s/d	47.3	53.3	46.5	14.4	13.6	12.4	59	58	46
127 DGE-1	922	4336	3220	82	94	s/d	33.2	39.6	29.9	15.8	14.2	12.2	38	36	28
128 OUR	1080	4005	4896	70	83	s/d	42.3	52.2	41.2	14.4	13.8	12.7	71	70	66
129 HEK	932	4087	5319	70	82	s/d	43.7	56.1	46.4	14.1	13.0	11.2	73	71	61
130 JOS	857	3703	5334	70	83	s/d	42.6	47.3	42.3	14.2	12.9	12.2	76	81	72
131 DD26	673	3254	4461	70	83	s/d	40.3	s/d	44.9	14.6	13.3	11.8	60	71	64
132 DD150	816	2824	4027	69	82	s/d	39.9	47.3	41.9	13.9	12.9	11.9	73	75	66
133 CBW05082	1059	4207	5278	81	93	s/d	39.1	48.2	40.2	14.8	12.9	11.8	81	88	71
<b>Promedio</b>	<b>969</b>	<b>3490</b>	<b>4725</b>	<b>78</b>	<b>89</b>	<b>s/d</b>	<b>42.0</b>	<b>50.8</b>	<b>43.7</b>	<b>14.6</b>	<b>13.4</b>	<b>11.9</b>	<b>62</b>	<b>67</b>	<b>54</b>
<b>Mínimo</b>	<b>573</b>	<b>2424</b>	<b>3220</b>	<b>68</b>	<b>81</b>	<b>s/d</b>	<b>29.6</b>	<b>37.1</b>	<b>29.9</b>	<b>13.0</b>	<b>11.8</b>	<b>10.8</b>	<b>11</b>	<b>10</b>	<b>11</b>
<b>Máximo</b>	<b>1447</b>	<b>4728</b>	<b>6668</b>	<b>96</b>	<b>98</b>	<b>s/d</b>	<b>51.8</b>	<b>64.9</b>	<b>54.6</b>	<b>16.2</b>	<b>14.8</b>	<b>13.3</b>	<b>86</b>	<b>93</b>	<b>87</b>

**Tabla AT5.** Estimadores de las medias del modelo mixto para los caracteres Rendimiento (**RTO**, Kg ha<sup>-1</sup>), días a espigazón (**dEsp**, días), peso de mil granos (**TKW**, g.), contenido de proteína en grano (**PROT**, %) y fuerza de gluten (volumen de sedimentación test de **SDS**, mm). **Año 2014**. **CA:** Cabildo, **BW:** Barrow, **PS:** Pieres. **s/d:** sin dato.

Genotipo	RTO CA14	RTO BW14	RTO PS14	dEsp CA14	dEsp BW14	dEsp PS14	TKW CA14	TKW BW14	TKW PS14	PROT CA14	PROT BW14	PROT PS14	SDS CA14	SDS BW14	SDS PS14
1 BPLA	3079	5045	3381	78	83	72	36.2	42.9	36.8	14.7	11.4	11.7	69	64	60
2 BTOP	2607	4126	1978	79	84	75	31.6	35.8	25.6	12.6	11.8	13.6	69	49	72
3 BESM	3630	4867	4198	72	79	68	43.0	45.5	34.9	12.4	11.0	11.3	56	45	52
4 BCRI	2959	4857	3187	77	83	73	45.7	52.7	39.2	12.0	10.8	11.2	56	43	48
5 BAMB	3218	4475	3277	79	84	73	35.9	45.4	33.9	14.5	10.3	11.2	75	53	60
6 BIFAC	3884	4197	3980	71	79	69	38.2	39.1	35.3	13.0	11.3	12.3	70	81	68
7 BICAR	3888	3538	4136	78	86	75	32.0	38.4	34.4	14.9	12.3	12.1	91	68	69
8 BICUM	3363	3511	2362	73	79	72	44.6	41.5	32.8	11.8	12.6	13.1	90	95	91
9 CIC	2831	2940	3086	77	84	71	35.8	35.9	33.2	12.3	12.6	13.1	88	81	82
10 ADA	3290	2879	1567	70	77	69	36.3	34.5	21.4	12.5	12.4	14.0	73	73	89
11 COL	3173	2990	2615	71	80	69	33.8	38.3	29.2	11.9	11.3	11.0	58	78	73
12 DUI	3213	2890	3459	67	71	66	40.5	36.1	33.1	11.8	12.4	12.5	62	87	73
13 SIM	4059	2386	2036	69	72	68	37.9	35.5	27.4	14.3	13.9	13.0	74	86	88
14 65-IAT2	4068	3052	3416	66	72	66	30.4	29.5	27.2	11.2	11.4	10.8	43	75	65
15 66-IAT2	3951	4230	3619	68	75	70	33.0	31.7	29.1	12.6	11.1	11.2	61	73	83
16 69-IAT2	3944	3871	3524	66	70	66	33.3	34.0	29.5	12.0	12.2	12.3	71	85	82
17 71-IAT2	3177	2909	2782	72	74	70	30.1	37.9	27.8	10.9	11.6	11.5	49	86	81
18 73-IAT2	4175	3814	2740	66	71	66	34.1	33.8	25.9	12.2	11.6	11.9	57	66	63

Genotipo	RTO CA14	RTO BW14	RTO PS14	dEsp CA14	dEsp BW14	dEsp PS14	TKW CA14	TKW BW14	TKW PS14	PROT CA14	PROT BW14	PROT PS14	SDS CA14	SDS BW14	SDS PS14
19 80-IAT2	3667	2811	2909	66	71	66	36.1	33.5	31.7	12.1	12.2	11.9	42	59	55
20 VF0154	3566	3534	2615	70	77	75	35.0	35.8	29.1	14.0	12.6	11.0	28	36	68
21 VF042	3526	4676	3507	79	81	72	41.1	45.1	40.1	14.2	10.4	11.3	69	48	59
22 VF0113	2560	4027	2275	80	84	74	30.9	37.9	25.8	14.9	10.7	13.0	87	56	94
23 VF0163	2753	3111	1759	80	86	75	35.0	36.3	30.6	14.8	11.8	12.9	71	53	83
24 VF003	3623	3603	3355	70	78	69	41.1	37.6	33.7	10.8	11.8	11.8	72	81	88
25 VF0121	440	1074	1299	NA	106	NA	39.9	28.4	24.0	10.4	12.6	12.5	41	57	70
26 VF0167	2566	3615	2885	79	84	73	33.0	38.1	30.2	13.6	10.7	11.9	74	58	65
27 VF0136	4060	3263	3848	67	76	69	30.4	30.8	35.1	13.0	11.7	11.3	71	66	73
28 VF0137	3903	4005	3897	71	76	71	34.6	31.1	36.3	11.7	11.4	12.4	53	73	75
29 B#24	3935	3617	4732	70	76	69	33.7	35.1	36.6	13.6	11.7	12.1	49	66	46
30 B#25	3843	3512	3809	69	74	69	47.4	41.9	39.9	12.0	12.1	12.7	80	74	72
31 B#27	3006	4342	3561	73	78	70	33.2	33.8	32.1	14.2	11.2	12.2	23	22	23
32 ACA1801F	2941	4575	2673	74	78	72	41.5	44.3	38.2	12.8	11.3	12.2	91	83	86
33 CBW0105	3341	4638	4279	82	84	78	28.1	30.8	28.3	12.5	10.6	11.5	72	69	59
34 CBW0112	3111	4603	3490	78	82	73	35.5	42.6	32.7	14.2	10.5	11.2	82	71	72
35 CBW0120	3391	4933	3357	80	84	75	34.1	42.9	34.5	15.2	11.6	12.7	67	68	73
36 CBW0141	3300	3769	4218	69	76	70	42.8	37.9	40.4	12.3	11.9	12.0	62	74	68
37 CBW0153	3038	5129	3825	77	83	74	35.2	42.3	33.9	13.7	9.9	11.5	86	68	76
38 CBW0200	3135	4490	3359	77	79	73	46.1	46.1	32.6	13.6	12.6	13.2	58	78	57
39 CBW0210	4113	3819	3044	71	78	71	34.6	40.2	32.6	13.6	11.9	12.5	56	73	74

Genotipo	RTO CA14	RTO BW14	RTO PS14	dEsp CA14	dEsp BW14	dEsp PS14	TKW CA14	TKW BW14	TKW PS14	PROT CA14	PROT BW14	PROT PS14	SDS CA14	SDS BW14	SDS PS14
40 CBW0225	3167	4809	3857	72	79	69	36.7	39.7	36.8	13.2	11.5	12.4	77	77	80
41 CBW0230	2043	2770	2936	82	86	75	29.5	30.1	30.8	13.8	10.6	11.5	69	46	57
42 CANN	3933	2955	2734	67	70	67	39.5	34.5	32.0	11.9	13.3	13.2	76	88	90
43 CON	3703	2922	2598	67	70	70	40.0	36.9	30.3	12.6	13.1	13.2	71	92	91
44 ITA	3988	2899	4314	69	73	67	36.9	32.6	31.3	13.7	13.1	11.8	38	54	42
45 CAT	2797	2750	1805	74	79	71	39.4	33.3	28.7	12.2	12.1	12.4	78	93	93
46 CANT	3655	2761	3804	65	68	66	34.5	27.2	34.1	11.8	12.4	12.7	48	91	83
47 CORE	3812	2773	3463	67	70	65	43.1	38.9	33.5	11.0	11.9	11.3	52	74	63
48 Ci1936	2923	3468	2641	71	77	69	46.6	44.4	30.7	13.4	12.1	12.8	59	84	88
49 Co1937	3191	2837	2556	67	71	68	36.8	36.4	26.9	12.6	12.8	12.5	87	86	95
50 CBW0001	3337	3356	2926	72	79	70	41.6	38.1	33.4	10.3	11.9	11.9	26	53	63
51 CBW0002	4183	3350	4038	69	74	70	31.9	28.4	28.0	12.0	11.5	11.2	47	68	59
52 CBW0004	3510	2733	2699	72	78	68	29.9	26.9	24.6	12.6	11.7	11.4	45	60	53
53 AMA	2694	4313	3301	80	85	77	32.3	38.2	29.8	14.8	10.2	12.0	58	37	48
54 CBW0101	2951	4913	4461	83	87	82	27.6	35.8	29.4	16.3	10.4	11.3	82	67	48
55 CBW0111	2919	3755	2343	82	87	79	37.2	46.7	33.4	14.9	12.2	12.5	76	91	88
56 CBW0156	3343	4697	4226	77	83	72	39.7	43.6	38.7	14.2	11.0	11.2	86	71	63
57 ARB	3222	3208	2590	83	87	79	29.1	31.8	24.0	14.9	13.7	13.1	64	42	74
58 ALC	3060	2367	3661	73	77	70	33.0	30.7	28.7	11.9	11.7	11.7	42	49	51
59 ARC	2690	4316	4641	80	84	75	32.0	38.4	35.0	15.0	10.8	11.4	58	54	52
60 FOR	3675	3326	2847	72	78	71	43.3	37.9	31.9	12.2	12.2	12.7	49	69	82

Genotipo	RTO CA14	RTO BW14	RTO PS14	dEsp CA14	dEsp BW14	dEsp PS14	TKW CA14	TKW BW14	TKW PS14	PROT CA14	PROT BW14	PROT PS14	SDS CA14	SDS BW14	SDS PS14
61 ARD	3221	4122	3232	75	80	72	35.2	36.8	31.5	13.0	12.5	13.2	40	41	74
62 APP	2505	2338	2134	68	72	69	33.1	32.9	29.1	13.2	12.8	11.3	23	43	40
63 IXOS	3111	3272	2964	75	80	70	33.5	35.0	34.8	13.9	13.3	13.1	70	83	78
64 BGRA	2795	4487	4030	82	87	77	33.9	44.7	38.5	16.1	11.5	12.6	71	71	74
65 ACA1901	3715	2611	2406	67	71	68	39.4	33.0	30.4	12.1	13.4	13.1	63	79	92
66 KOFA	3599	2680	2750	63	68	65	39.2	35.4	30.4	12.4	13.3	13.3	72	87	96
67 UC1113	3529	2702	2622	67	70	68	37.8	27.5	29.2	12.5	14.4	12.7	50	76	75
68 CRE	3539	4039	4272	77	81	74	38.2	41.6	40.3	11.9	11.4	11.6	69	61	68
69 GAB	3203	3385	1804	77	79	73	36.2	35.8	29.9	13.4	11.8	11.4	45	43	69
70 GRA	2482	4258	3174	84	88	79	34.3	43.7	37.9	14.9	13.6	13.7	28	22	35
71 CAP	2081	2970	1592	70	77	72	38.9	33.4	27.7	13.2	12.6	12.6	74	87	88
72 GHD575	2366	2133	1948	73	79	71	36.0	26.9	30.1	12.9	14.2	13.8	14	14	12
73 GHD610	1704	3122	2747	81	85	77	36.3	47.9	45.1	15.0	13.2	12.7	45	27	53
74 GHD645	2753	3837	2745	79	84	75	38.4	39.8	32.7	14.3	12.0	13.1	36	27	46
75 BONVAL	2963	3881	3511	75	80	72	39.7	39.4	31.0	14.1	12.1	12.1	92	79	88
76 BONQUI	2979	3232	2737	72	76	70	38.0	41.6	33.1	10.2	11.0	11.3	61	56	59
77 BF1776	3185	3516	2999	71	79	69	39.9	38.7	33.8	12.9	12.6	12.6	89	85	74
78 ETIT38	2788	2132	3195	73	78	73	41.9	33.1	29.5	12.2	13.9	14.3	10	21	25
79 BALINTA	3590	2672	3227	74	81	72	40.2	40.5	40.3	13.1	12.4	12.4	81	86	67
80 BMEC	3697	3083	3058	75	80	70	43.6	40.3	33.1	13.5	12.3	12.1	61	70	70
81 CDBUCK	1419	3607	2317	80	84	76	44.0	53.3	40.8	14.5	10.4	11.9	78	80	71

Genotipo	RTO CA14	RTO BW14	RTO PS14	dEsp CA14	dEsp BW14	dEsp PS14	TKW CA14	TKW BW14	TKW PS14	PROT CA14	PROT BW14	PROT PS14	SDS CA14	SDS BW14	SDS PS14
82 CRZ-1.12	2373	3490	2953	75	77	72	37.0	42.1	38.1	14.6	12.3	12.3	82	70	61
83 GAB 125	3466	2685	2965	76	78	71	42.7	38.5	37.7	12.6	13.0	12.0	63	80	72
84 GHD574	3029	2832	2668	72	79	71	35.4	33.9	26.3	12.3	12.7	12.3	25	27	30
85 MAR	2498	3874	2029	75	74	70	42.2	40.0	31.9	12.7	12.3	12.6	31	44	52
86 POL	1887	3290	3047	80	85	77	27.2	34.6	26.7	15.1	12.5	14.8	18	22	21
87 B#33.1123	2915	3885	2778	78	84	74	33.1	33.5	25.6	14.6	11.9	12.0	90	74	76
88 TG	1487	3239	2003	81	85	78	37.8	44.3	33.9	15.9	12.7	12.8	84	82	74
89 TGBB	1738	3985	2000	81	85	72	40.5	49.0	32.6	13.8	12.0	13.3	74	89	77
90 TGSB	1651	3088	2234	81	86	77	33.4	41.5	36.1	14.4	13.2	13.3	62	87	84
91 TGVF	1766	3104	2131	81	85	77	35.4	46.1	35.4	15.4	12.4	13.4	82	83	78
92 OMRABI5	3826	2767	3391	66	70	69	38.4	32.0	35.3	13.4	13.1	12.9	37	76	43
93 BILIKNo2	2349	2497	2912	70	77	68	35.0	31.3	26.8	10.9	12.5	12.1	57	89	66
94 MARR	3997	3895	2863	67	70	72	39.8	35.9	35.3	11.4	12.4	12.0	51	74	63
95 ALTAR84	4396	2541	3597	65	71	66	38.9	34.8	36.6	13.5	14.4	12.7	56	73	63
96 OMGUER4	3161	3679	2682	68	77	68	41.8	37.3	30.4	12.9	13.3	14.2	11	11	12
97 GAN	3961	3964	3836	70	79	69	36.6	37.0	34.8	10.9	11.7	11.7	37	37	58
98 CHAM1	3726	3236	3568	65	70	66	35.7	31.5	29.3	13.9	13.6	12.9	24	28	38
99 KOR	3823	2977	2832	67	71	69	33.9	33.5	29.0	12.5	12.3	12.0	71	73	76
100 FOC	3983	2264	2501	66	73	67	36.8	29.9	30.6	12.4	13.0	12.4	49	74	75
101 BHA	2673	3133	4233	70	77	69	31.3	31.8	31.4	13.6	11.2	10.8	69	69	55
102 B#6	2949	2829	1324	80	85	73	41.6	35.4	34.2	12.8	12.8	13.6	31	37	32

Genotipo	RTO CA14	RTO BW14	RTO PS14	dEsp CA14	dEsp BW14	dEsp PS14	TKW CA14	TKW BW14	TKW PS14	PROT CA14	PROT BW14	PROT PS14	SDS CA14	SDS BW14	SDS PS14
103 HAU	2447	1551	1910	77	81	73	30.9	31.0	28.3	12.1	13.3	13.7	69	87	72
104 Heider//Mt/Ho	3594	3209	3963	67	74	68	37.7	31.5	32.5	10.3	11.4	10.5	48	72	53
105 OMRABI6	3455	2840	2777	67	70	66	35.9	28.6	25.2	13.3	13.3	12.3	54	59	54
106 WAD1	3835	2923	3189	67	70	66	38.5	30.3	33.2	12.7	13.6	13.3	80	95	80
107 OMRABI	3550	3224	3136	66	70	67	39.5	31.3	29.6	12.5	12.9	12.7	31	78	51
108 OMRABI3	3452	2880	3140	67	71	65	39.6	30.4	28.5	13.4	13.5	12.9	33	73	41
109 DUP	3223	4042	3014	79	84	75	31.2	33.3	29.8	13.8	12.0	13.2	66	86	60
110 DUR	3056	3719	4126	76	81	72	32.8	33.5	30.6	11.6	10.6	11.1	46	74	46
111 JOY	3381	4097	4579	81	85	76	35.1	36.2	31.0	14.4	12.2	12.4	59	79	81
112 BIE	2890	3435	2178	77	81	72	31.8	28.0	23.2	11.5	12.3	13.3	78	80	91
113 ORLU	3014	4431	3353	79	81	75	35.8	39.0	29.9	14.6	11.6	12.3	43	36	40
114 KAR	2821	4290	3225	83	84	76	30.1	33.8	27.4	14.0	12.1	12.1	57	63	63
115 NEO	2641	3644	3403	74	79	72	35.0	36.8	32.1	10.0	10.9	11.8	43	57	57
116 SAC	2736	2776	2837	82	83	76	35.1	33.5	27.7	13.1	12.6	12.9	71	83	74
117 DUE	3163	5276	4872	80	84	76	36.4	41.4	40.0	14.8	11.4	12.0	80	21	38
118 GAR	3427	4364	4459	76	80	71	42.4	44.5	37.7	14.8	12.7	12.8	59	55	59
119 BYB	2272	2501	3138	78	83	73	30.1	30.0	29.1	12.3	12.1	13.4	40	32	43
120 VIV	3024	4072	3882	76	81	71	34.5	34.9	32.9	12.3	11.4	11.5	48	64	43
121 NAU	3597	2726	2615	67	70	67	36.6	37.5	27.5	12.0	12.6	12.5	51	47	68
122 TIZ	3667	4498	4866	76	81	72	35.3	39.9	40.9	12.8	11.8	11.9	74	83	59
123 EXE	2446	2675	1861	77	82	73	33.9	27.9	20.1	12.4	12.9	14.5	54	66	77

Genotipo	RTO CA14	RTO BW14	RTO PS14	dEsp CA14	dEsp BW14	dEsp PS14	TKW CA14	TKW BW14	TKW PS14	PROT CA14	PROT BW14	PROT PS14	SDS CA14	SDS BW14	SDS PS14
124 ARG	3568	3891	3140	72	79	70	43.0	38.7	37.4	10.2	12.2	12.0	61	72	52
125 ART	3465	4135	3036	77	80	71	27.2	32.2	29.4	14.6	11.4	12.6	74	76	76
126 POR	3725	2437	3283	71	78	70	43.7	37.7	34.6	10.7	12.7	11.7	39	44	44
127 DGE-1	1194	4035	3179	83	87	78	25.4	38.1	28.6	14.1	11.0	11.4	28	18	24
128 OUR	3492	3072	2824	67	70	67	40.5	33.3	31.6	11.3	14.1	13.8	61	81	76
129 HEK	3393	3600	3216	65	70	67	41.5	41.2	34.2	10.8	12.7	12.3	50	82	71
130 JOS	3576	3077	3627	66	71	66	37.4	32.8	30.0	11.3	12.9	12.9	55	87	87
131 DD26	2933	3391	3403	66	69	66	38.3	36.7	34.9	13.5	13.2	12.2	66	85	70
132 DD150	3549	2249	2490	66	69	66	35.2	29.2	29.4	13.6	14.4	13.1	63	96	84
133 CBW05082	3426	5731	3163	81	85	76	28.7	45.1	27.9	16.5	11.0	12.9	86	83	82
134 LLA	4315	2943	3557	66	69	67	37.3	31.5	33.5	13.1	13.0	13.2	67	91	74
135 COR	4049	2478	3527	70	75	68	36.5	30.2	31.0	13.1	13.5	13.0	63	91	78
136 LLE	4047	4497	3528	71	79	67	43.4	40.6	32.0	12.5	12.4	13.3	57	67	71
137 Quc3585-2007	3777	4178	4280	72	77	69	35.2	30.6	32.8	10.2	12.0	12.1	58	73	74
138 Quc3739-2008	3448	3872	5256	71	78	70	31.0	31.7	30.4	12.1	12.0	11.6	73	74	63
139 Quc3104-2005	2992	4240	5015	73	75	70	42.6	40.0	42.1	12.9	13.2	11.9	50	60	64
140 Quc3587-2007	4282	3657	3906	71	76	70	33.8	29.8	31.4	11.4	11.8	12.2	67	61	80
141 Quc3693-2008	3488	3792	4484	69	71	67	34.3	29.4	31.2	11.7	12.2	10.8	64	83	55
142 Quc3584-2007	3573	3566	4630	72	78	68	31.4	26.5	28.5	10.9	11.9	12.3	46	58	48
143 Quc3738-2008	4016	4020	4399	71	78	68	34.7	31.0	30.9	12.3	11.3	12.0	54	72	66
144 Quc3506-2007	4394	3155	4574	68	76	68	36.1	31.0	33.9	11.5	12.4	12.5	58	71	63

Genotipo	RTO CA14	RTO BW14	RTO PS14	dEsp CA14	dEsp BW14	dEsp PS14	TKW CA14	TKW BW14	TKW PS14	PROT CA14	PROT BW14	PROT PS14	SDS CA14	SDS BW14	SDS PS14
145 Quc3755-2008	2924	3380	4103	68	71	67	36.6	30.0	30.0	13.0	12.8	12.1	63	68	55
146 Quc3672-2008	4611	3118	3968	70	77	68	38.8	31.6	33.3	12.0	12.1	12.0	64	70	64
147 Quc3555-2007	4051	4334	3629	71	78	70	35.9	33.0	29.2	12.7	12.4	13.3	42	46	60
148 Quc3694-2008	4373	4339	5311	68	71	67	30.3	31.2	33.4	12.0	11.6	11.1	56	74	73
149 Quc3497-2007	3596	3924	3378	73	77	70	34.7	39.0	31.8	15.0	12.9	12.5	35	29	39
150 Quc3509-2007	3419	2649	4252	69	72	68	33.8	33.3	34.2	12.9	13.6	12.7	68	72	84
151 Quc3538-2009	4675	4884	4473	69	74	68	37.6	38.0	37.8	12.8	12.2	12.2	62	87	81
152 Quc3730-2008	3296	3476	4030	72	78	70	29.6	26.0	28.3	11.6	11.9	11.0	49	65	64
153 Quc3775-2008	3227	2494	2957	79	84	75	24.6	25.3	23.3	15.2	12.9	12.9	74	87	86
154 Quc3559-2009	4025	2841	5074	69	75	69	32.8	28.0	30.7	12.1	12.6	11.8	60	53	55
155 Quc3506-2009	2861	4961	4001	80	85	76	38.0	42.4	37.7	14.1	11.0	12.1	67	82	82
156 Quc3427-2009	3435	3306	3350	72	76	70	39.1	32.8	31.1	12.2	12.5	12.3	26	49	49
157 Quc3462-2009	4194	3697	4292	68	76	69	33.5	31.7	30.6	13.0	12.0	12.0	52	73	71
158 Quc3763-2008	3343	3352	4441	67	71	68	34.5	36.8	35.7	14.1	12.0	11.7	69	61	62
159 LDNDIC3A	782	1923	819	80	84	73	32.7	38.9	35.2	14.2	12.0	12.0	31	22	24
160 CBW05024	2783	5031	4009	82	87	77	32.1	49.3	35.8	13.5	11.6	12.4	81	75	93
161 CBW05072	3523	4593	4153	82	86	78	38.3	43.1	33.7	13.3	12.1	12.9	38	43	44
162 CBW05080	2796	5019	3798	80	84	67	34.3	42.4	32.1	13.9	11.5	12.3	78	73	82
163 CBW05081	3282	6162	4337	81	85	74	35.2	44.9	34.9	12.6	11.1	12.1	52	65	74
164 CBW08131	3390	3482	2907	74	78	70	34.7	31.9	27.5	12.0	12.2	13.4	66	89	95
165 CBW09034	3179	4337	2877	73	76	69	32.3	37.4	30.8	16.3	13.4	13.4	71	91	94

Genotipo	RTO CA14	RTO BW14	RTO PS14	dEsp CA14	dEsp BW14	dEsp PS14	TKW CA14	TKW BW14	TKW PS14	PROT CA14	PROT BW14	PROT PS14	SDS CA14	SDS BW14	SDS PS14
166 ACA2125.07	3459	2871	2990	68	71	66	42.0	34.6	31.3	12.0	12.7	12.8	57	87	86
167 ACA4420.08	3452	3089	3445	69	75	68	37.4	35.0	31.9	12.1	13.2	13.2	59	95	92
168 B#32.1375	3258	5363	3811	80	84	75	36.5	45.3	37.5	14.4	12.0	12.3	58	49	68
169 7100IDSN39	4120	3006	3605	69	78	69	35.1	28.7	29.6	12.0	12.7	12.6	68	82	85
170 7144IDSN39	3940	3420	4653	68	75	68	43.0	33.7	37.9	12.4	12.5	12.2	44	76	83
<b>Promedio</b>	<b>3249</b>	<b>3545</b>	<b>3283</b>	<b>73</b>	<b>78</b>	<b>71</b>	<b>36.2</b>	<b>36.2</b>	<b>32.1</b>	<b>13.0</b>	<b>12.2</b>	<b>12.4</b>	<b>59</b>	<b>66</b>	<b>66</b>
<b>Mínimo</b>	440	1074	819	63	68	65	24.6	25.3	20.1	10.0	9.9	10.5	10	11	12
<b>Máximo</b>	4675	6162	5311	84	106	82	47.4	53.3	45.1	16.5	14.4	14.8	92	96	96

**Tablas AT6.** Salidas de los MLM (REML) en SAS 9.0® (PROC MIXED) para los caracteres fenotípicos determinados.

**Año 2011**

**Rendimiento - Cabildo**

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	130	6251621	48089	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	116	2.83	<.0001
Rep	1	211991	211991	Var(Residual) + 16.296 Var(BI(Rep)) + 130.37 Var(Rep)	1.9911 MS(BI(Rep)) - 0.9911 MS(Residual)	11.072	1.56	0.2375
BI(Rep)	14	1074130	76724	Var(Residual) + 8.1848 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	116	4.52	<.0001
Residual	116	1967760	16963	Var(Residual)	.	.	.	.

**Rendimiento - Barrow**

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	130	62572268	481325	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	116	3.02	<.0001
Rep	1	516261	516261	Var(Residual) + 16.296 Var(BI(Rep)) + 130.37 Var(Rep)	1.9911 MS(BI(Rep)) - 0.9911 MS(Residual)	7.9003	1.07	0.3321
BI(Rep)	14	4510882	322206	Var(Residual) + 8.1848 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	116	2.02	0.0216
Residual	116	18476162	159277	Var(Residual)	.	.	.	.

**Rendimiento - Pieres**

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	130	113545137	873424	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	116	3.45	<.0001
Rep	1	10537260	10537260	Var(Residual) + 16.296 Var(BI(Rep)) + 130.37 Var(Rep)	1.9911 MS(BI(Rep)) - 0.9911 MS(Residual)	7.1588	16.44	0.0046
BI(Rep)	14	6273295	448092	Var(Residual) + 8.1848 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	116	1.77	0.0516
Residual	116	29396429	253417	Var(Residual)	.	.	.	.

**Días a Espigazón – Cabildo**

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	130	5870.462620	45.157405	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	56	17.65	<.0001
Rep	1	0.862568	0.862568	Var(Residual) + 8.1868 Var(BI(Rep)) + 65.495 Var(Rep)	1.8541 MS(BI(Rep)) - 0.8541 MS(Residual)	4.2917	0.30	0.6100
BI(Rep)	14	38.061690	2.718692	Var(Residual) + 4.4155 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	56	1.06	0.4096
Residual	56	143.262254	2.558255	Var(Residual)	.	.	.	.

### Días a Espigazón – Barrow

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	130	4017.145643	30.901120	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	116	12.30	<.0001
Rep	1	0.001443	0.001443	Var(Residual) + 16.296 Var(BI(Rep)) + 130.37 Var(Rep)	1.9911 MS(BI(Rep)) - 0.9911 MS(Residual)	5.4507	0.00	0.9859
BI(Rep)	14	47.186189	3.370442	Var(Residual) + 8.1848 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	116	1.34	0.1937
Residual	116	291.309994	2.511293	Var(Residual)	.	.	.	.

### Peso de mil granos – Cabildo

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	125	4530.178011	36.241424	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	92	28.33	<.0001
Rep	1	13.752220	13.752220	Var(Residual) + 12.644 Var(BI(Rep)) + 101.15 Var(Rep)	1.8975 MS(BI(Rep)) - 0.8975 MS(Residual)	6.1082	6.01	0.0490
BI(Rep)	14	25.366677	1.811906	Var(Residual) + 6.6636 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	92	1.42	0.1613
Residual	92	117.675956	1.279086	Var(Residual)	.	.	.	.

### Peso de mil granos – Barrow

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	119	4432.802726	37.250443	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	32	8.95	<.0001
Rep	1	0.224973	0.224973	Var(Residual) + 4.4719 Var(BI(Rep)) + 35.775 Var(Rep)	1.552 MS(BI(Rep)) - 0.552 MS(Residual)	9.3723	0.02	0.8880
BI(Rep)	14	117.576014	8.398287	Var(Residual) + 2.8815 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	32	2.02	0.0496
Residual	32	133.189426	4.162170	Var(Residual)	.	.	.	.

### Peso de mil granos – Pieres

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	130	8211.193210	63.163025	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	114	14.07	<.0001
Rep	1	3.475861	3.475861	Var(Residual) + 16.013 Var(BI(Rep)) + 128.1 Var(Rep)	1.987 MS(BI(Rep)) - 0.987 MS(Residual)	7.2597	0.30	0.6004
BI(Rep)	14	112.918028	8.065573	Var(Residual) + 8.0587 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	114	1.80	0.0473
Residual	114	511.866039	4.490053	Var(Residual)	.	.	.	.

### Contenido de proteína – Cabildo

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	130	106.096894	0.816130	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	116	33.27	<.0001
Rep	1	0.070374	0.070374	Var(Residual) + 16.296 Var(BI(Rep)) + 130.37 Var(Rep)	1.9911 MS(BI(Rep)) - 0.9911 MS(Residual)	10.405	0.46	0.5128
BI(Rep)	14	1.248466	0.089176	Var(Residual) + 8.1848 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	116	3.63	<.0001
Residual	116	2.845962	0.024534	Var(Residual)	.	.	.	.

### Contenido de proteína – Barrow

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	130	83.415273	0.641656	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	116	19.69	<.0001
Rep	1	0.000012811	0.000012811	Var(Residual) + 16.296 Var(BI(Rep)) + 130.37 Var(Rep)	1.9911 MS(BI(Rep)) - 0.9911 MS(Residual)	10.368	0.00	0.9938
BI(Rep)	14	1.640140	0.117153	Var(Residual) + 8.1848 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	116	3.60	<.0001
Residual	116	3.779249	0.032580	Var(Residual)	.	.	.	.

### Contenido de proteína – Pieres

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	130	85.496545	0.657666	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	116	8.86	<.0001
Rep	1	1.198260	1.198260	Var(Residual) + 16.296 Var(BI(Rep)) + 130.37 Var(Rep)	1.9911 MS(BI(Rep)) - 0.9911 MS(Residual)	4.4023	12.44	0.0207
BI(Rep)	14	1.194470	0.085319	Var(Residual) + 8.1848 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	116	1.15	0.3235
Residual	116	8.608202	0.074209	Var(Residual)	.	.	.	.

### Fuerza de gluten – Cabildo

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	130	71519	550.143934	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	116	69.34	<.0001
Rep	1	102.041077	102.041077	Var(Residual) + 16.296 Var(BI(Rep)) + 130.37 Var(Rep)	1.9911 MS(BI(Rep)) - 0.9911 MS(Residual)	3.4669	12.72	0.0297
BI(Rep)	14	111.687369	7.977669	Var(Residual) + 8.1848 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	116	1.01	0.4528
Residual	116	920.404234	7.934519	Var(Residual)	.	.	.	.

### Fuerza de gluten – Barrow

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	130	85830	660.229634	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	116	83.35	<.0001
Rep	1	42.116806	42.116806	Var(Residual) + 16.296 Var(BI(Rep)) + 130.37 Var(Rep)	1.9911 MS(BI(Rep)) - 0.9911 MS(Residual)	8.5079	1.50	0.2539
BI(Rep)	14	252.967378	18.069098	Var(Residual) + 8.1848 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	116	2.28	0.0086
Residual	116	918.864683	7.921247	Var(Residual)	.	.	.	.

### Fuerza de gluten – Pieres

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	130	82340	633.382679	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	116	94.18	<.0001
Rep	1	61.980404	61.980404	Var(Residual) + 16.296 Var(BI(Rep)) + 130.37 Var(Rep)	1.9911 MS(BI(Rep)) - 0.9911 MS(Residual)	7.0976	3.70	0.0953
BI(Rep)	14	164.724349	11.766025	Var(Residual) + 8.1848 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	116	1.75	0.0550
Residual	116	780.138246	6.725330	Var(Residual)	.	.	.	.

### Año 2014

### Rendimiento – Cabildo

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	169	150632247	891315	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	132	7.81	<.0001
Rep	1	3144632	3144632	Var(Residual) + 9.6289 Var(BI(Rep)) + 163.69 Var(Rep)	1.9845 MS(BI(Rep)) - 0.9845 MS(Residual)	17.51	9.55	0.0065
BI(Rep)	32	7122059	222564	Var(Residual) + 4.8521 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	132	1.95	0.0047
Residual	132	15071249	114176	Var(Residual)	.	.	.	.

### Rendimiento – Barrow

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	169	212554909	1257721	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	137	4.25	<.0001
Rep	1	18875330	18875330	Var(Residual) + 10 Var(BI(Rep)) + 170 Var(Rep)	2 MS(BI(Rep)) - MS(Residual)	23.396	10.63	0.0034
BI(Rep)	32	33144160	1035755	Var(Residual) + 5 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	137	3.50	<.0001
Residual	137	40554561	296019	Var(Residual)	.	.	.	.

### Rendimiento – Pieres

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	169	218663486	1293867	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	137	3.89	<.0001
Rep	1	1934146	1934146	Var(Residual) + 10 Var(BI(Rep)) + 170 Var(Rep)	2 MS(BI(Rep)) - MS(Residual)	11.163	3.85	0.0752
BI(Rep)	32	13363370	417605	Var(Residual) + 5 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	137	1.25	0.1866
Residual	137	45598883	332839	Var(Residual)	.	.	.	.

### Días a Espigazón – Cabildo

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	168	8556.887216	50.933852	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	135	99.54	<.0001
Rep	1	2.294489	2.294489	Var(Residual) + 9.8379 Var(BI(Rep)) + 167.24 Var(Rep)	1.9912 MS(BI(Rep)) - 0.9912 MS(Residual)	10.742	3.13	0.1050
BI(Rep)	32	19.917574	0.622424	Var(Residual) + 4.9407 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	135	1.22	0.2197
Residual	135	69.079450	0.511700	Var(Residual)	.	.	.	.

### Días a Espigazón – Barrow

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	169	9922.402679	58.712442	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	137	26.09	<.0001
Rep	1	60.144118	60.144118	Var(Residual) + 10 Var(BI(Rep)) + 170 Var(Rep)	2 MS(BI(Rep)) - MS(Residual)	16.339	10.34	0.0053
BI(Rep)	32	129.058562	4.033080	Var(Residual) + 5 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	137	1.79	0.0115
Residual	137	308.297321	2.250345	Var(Residual)	.	.	.	.

### Días a Espigazón – Pieres

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	168	3953.966959	23.535518	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	136	8.14	<.0001
Rep	1	8.719364	8.719364	Var(Residual) + 9.9275 Var(BI(Rep)) + 168.77 Var(Rep)	1.9973 MS(BI(Rep)) - 0.9973 MS(Residual)	10.093	2.25	0.1643
BI(Rep)	32	108.284184	3.383881	Var(Residual) + 4.9704 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	136	1.17	0.2638
Residual	136	393.088597	2.890357	Var(Residual)	.	.	.	.

### Peso de mil granos – Cabildo

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	169	5580.511496	33.020778	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	130	4.86	<.0001
Rep	1	9.924011	9.924011	Var(Residual) + 9.469 Var(BI(Rep)) + 160.97 Var(Rep)	1.9757 MS(BI(Rep)) - 0.9757 MS(Residual)	24.16	0.22	0.6413
BI(Rep)	32	829.534332	25.922948	Var(Residual) + 4.7928 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	130	3.82	<.0001
Residual	130	882.414111	6.787801	Var(Residual)	.	.	.	.

### Peso de mil granos – Barrow

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	169	9941.222472	58.823802	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	132	15.54	<.0001
Rep	1	486.147940	486.147940	Var(Residual) + 9.6605 Var(BI(Rep)) + 164.23 Var(Rep)	1.9909 MS(BI(Rep)) - 0.9909 MS(Residual)	19.463	35.64	<.0001
BI(Rep)	32	279.516235	8.734882	Var(Residual) + 4.8523 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	132	2.31	0.0005
Residual	132	499.741024	3.785917	Var(Residual)	.	.	.	.

### Peso de mil granos – Pieres

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	169	5541.356744	32.789093	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	136	3.43	<.0001
Rep	1	85.433079	85.433079	Var(Residual) + 9.9276 Var(BI(Rep)) + 168.77 Var(Rep)	1.9973 MS(BI(Rep)) - 0.9973 MS(Residual)	16.948	3.25	0.0892
BI(Rep)	32	573.736787	17.929275	Var(Residual) + 4.9704 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	136	1.88	0.0071
Residual	136	1299.957009	9.558507	Var(Residual)	.	.	.	.

### Contenido de proteína – Cabildo

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	169	548.431296	3.245156	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	132	2.00	<.0001
Rep	1	1.702706	1.702706	Var(Residual) + 9.594 Var(BI(Rep)) + 163.1 Var(Rep)	1.9774 MS(BI(Rep)) - 0.9774 MS(Residual)	26.782	0.10	0.7558
BI(Rep)	32	304.874695	9.527334	Var(Residual) + 4.8517 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	132	5.86	<.0001
Residual	132	214.665085	1.626251	Var(Residual)	.	.	.	.

### Contenido de proteína – Barrow

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	169	250.536608	1.482465	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	135	4.31	<.0001
Rep	1	47.629462	47.629462	Var(Residual) + 9.8549 Var(BI(Rep)) + 167.53 Var(Rep)	1.9946 MS(BI(Rep)) - 0.9946 MS(Residual)	15.522	58.67	<.0001
BI(Rep)	32	18.509986	0.578437	Var(Residual) + 4.9408 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	135	1.68	0.0217
Residual	135	46.406840	0.343754	Var(Residual)	.	.	.	.

### Contenido de proteína – Pieres

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	169	187.235901	1.107905	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	137	4.35	<.0001
Rep	1	0.642495	0.642495	Var(Residual) + 10 Var(BI(Rep)) + 170 Var(Rep)	2 MS(BI(Rep)) - MS(Residual)	20.758	0.60	0.4488
BI(Rep)	32	21.321306	0.666291	Var(Residual) + 5 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	137	2.62	<.0001
Residual	137	34.897899	0.254729	Var(Residual)	.	.	.	.

### Fuerza de gluten – Cabildo

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	169	96525	571.151893	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	132	18.26	<.0001
Rep	1	12.848018	12.848018	Var(Residual) + 9.6339 Var(BI(Rep)) + 163.78 Var(Rep)	1.9855 MS(BI(Rep)) - 0.9855 MS(Residual)	14.418	0.20	0.6641
BI(Rep)	32	1550.443727	48.451366	Var(Residual) + 4.8521 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	132	1.55	0.0456
Residual	132	4129.174454	31.281625	Var(Residual)	.	.	.	.

### Fuerza de gluten – Barrow

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	169	117643	696.113958	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	135	35.42	<.0001
Rep	1	968.140181	968.140181	Var(Residual) + 9.8549 Var(BI(Rep)) + 167.53 Var(Rep)	1.9946 MS(BI(Rep)) - 0.9946 MS(Residual)	6.628	55.84	0.0002
BI(Rep)	32	591.754365	18.492324	Var(Residual) + 4.9408 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	135	0.94	0.5635
Residual	135	2653.385516	19.654708	Var(Residual)	.	.	.	.

## Fuerza de gluten – Pieres

Fuente	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperada	Término del error	Error DF	F-Valor	Pr > F
Genot	169	96715	572.279705	Var(Residual) + Q(Genot)	MS(Residual)	135	43.53	<.0001
Rep	1	6.378238	6.378238	Var(Residual) + 9.8551 Var(BI(Rep)) + 167.54 Var(Rep)	1.9946 MS(BI(Rep)) - 0.9946 MS(Residual)	14.166	0.24	0.6343
BI(Rep)	32	642.883647	20.090114	Var(Residual) + 4.9408 Var(BI(Rep))	MS(Residual)	135	1.53	0.0503
Residual	135	1774.818734	13.146805	Var(Residual)	.	.	.	.

**Tablas AT7.** Salida de los MLM (REML) en SAS 9.0® (PROC MIXED) para los caracteres fenotípicos determinados, agrupados por homocedasticidad de varianzas (Levene test).

## Año 2011

### Contenido de proteína

Cov Parm	Estimador	Error estándar	Z Value	Pr Z
Rep(Loc)	0.002020	0.002606	0.78	0.2192
BI(Loc*Rep)	0.006514	0.002625	2.48	0.0065
Residual	0.04379	0.003320	13.19	<.0001

Effect	Num DF	Den DF	F-Valor	Pr > F
Loc	2	3	1121.81	<.0001
Genot	130	348	34.28	<.0001
Loc*Genot	260	348	7.49	<.0001

### Fuerza de gluten

Cov Parm	Estimador	Error estándar	Z Value	Pr Z
Rep(Loc)	0.3792	0.4219	0.90	0.1843
BI(Loc*Rep)	0.6237	0.3404	1.83	0.0334
Residual	7.5198	0.5695	13.20	<.0001

Effect	Num DF	Den DF	F-Valor	Pr > F
Loc	2	3	152.25	0.0010
Genot	130	348	228.36	<.0001
Loc*Genot	260	348	11.73	<.0001

## Año 2014

Fuerza de gluten

Cov Parm	Estimador	Error estándar	Z Value	Pr Z
Rep(Loc)	1.7536	1.6154	1.09	0.1388
BI(Loc*Rep)	1.6577	0.8899	1.86	0.0312
Residual	21.1957	1.4845	14.28	<.0001

Effect	Num DF	Den DF	F-Valor	Pr > F
Loc	2	3	18.62	0.0204
Genot	169	402	73.28	<.0001
Loc*Genot	338	402	8.90	<.0001

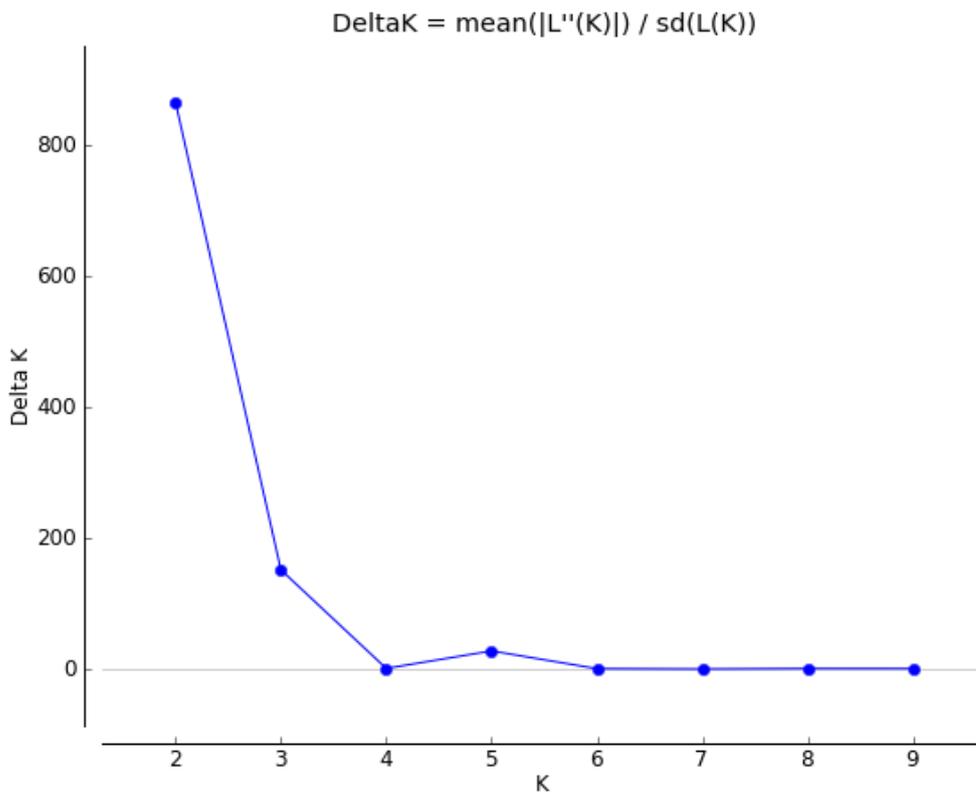
**Tabla AT8.** Componentes de varianza y heredabilidad en sentido amplio para rendimiento (RTO), días a espigazón (dEsp), peso de mil granos, (TKW) contenido de proteína (PROT) y fuerza de gluten (SDS).

	2011					2014					2011 y 2014				
	RTO	dEsp	TKW	PROT	SDS	RTO	dEsp	TKW	PROT	SDS	RTO	dEsp	TKW	PROT	SDS
	Varianza					Varianza					Varianza				
Genotipo*Loc	148803	4.906	5.198	0.1471	41.393	358828	2.623	9.796	0.812	97.87	0	0.831	3.274	0.12261	31.344
Genotipo*Año											0	1.5576	2.078	0.05949	40.72
Genotipo	2691	18.691	20.307	0.2055	281.541	234168	24.425	11.83	0.2199	245.13	9.06E+04	19.9716	12.554	0.14531	218.19
Loc	3663965	60.488	23.006	1.77447	38.793	21708	13.491	5.643	0.1688	17.82	7.60E+05	20.9594	6.163	0.57097	11.12
Año											3.39E+04	27.5789	53.33	0.32054	1.899
Rep en Loc*Año											2.35E-01	0.7131	5.261	1.49833	188.909
Residual	186228	2.613	3.641	0.05224	8.519	223498	1.202	6.558	0.9098	16.32	1.09E+06	5.9594	13.525	1.13429	61.38
<b>Heredabilidad (h<sup>2</sup>)</b>	<b>0.024</b>	<b>0.882</b>	<b>0.873</b>	<b>0.756</b>	<b>0.944</b>	<b>0.547</b>	<b>0.950</b>	<b>0.685</b>	<b>0.277</b>	<b>0.866</b>	<b>0.332</b>	<b>0.907</b>	<b>0.741</b>	<b>0.359</b>	<b>0.842</b>

**Tabla AT9.** Tabla con los resultados del software STRUCTURE HARVESTER. K=2 (n=170 genotipos).

The Evanno table output is also available as a tab-delimited text file (for use with Excel) [here](#).

K	Reps	Mean LnP(K)	Stdev LnP(K)	Ln'(K)	Ln''(K)	Delta K
1	5	-170578.340000	0.823408	—	—	—
2	5	-157842.120000	5.887869	12736.220000	5084.640000	863.579013
3	5	-150190.540000	22.117143	7651.580000	3357.580000	151.808941
4	5	-145896.540000	115.537669	4294.000000	206.840000	1.790239
5	5	-141809.380000	23.991394	4087.160000	681.340000	28.399350
6	5	-138403.560000	472.676864	3405.820000	680.880000	1.440477
7	5	-135678.620000	703.587313	2724.940000	636.360000	0.904451
8	5	-132317.320000	319.760054	3361.300000	518.280000	1.620840
9	5	-129474.300000	554.700482	2843.020000	868.980000	1.566575
10	5	-127500.260000	1023.167336	1974.040000	—	—



**Figura AF1.** Método propuesto por Evanno et al. (2005) para la detección del número de K utilizando el valor  $\Delta K$ . Salida gráfica del software STRUCTURE HARVESTER. K=2, n=170 genotipos.

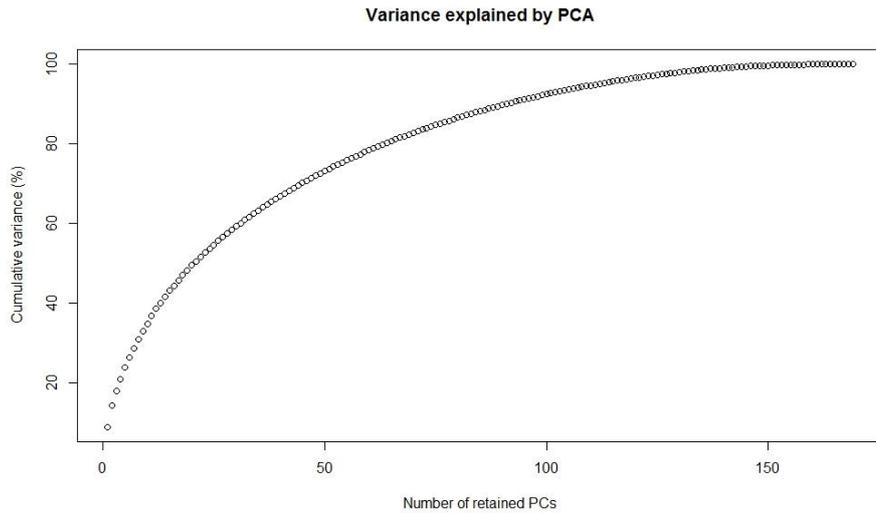
**Tabla AT10.** Asignación de los genotipos de la colección de CERZOS (n=170) a los clústeres de estructura de población según el software STRUCTURE o DAPC.

N° entrada CERZOS	Abreviatura	Origen	STRUCTURE			DAPC				
			K=1	K=2	CLUSTER	K=1	K=2	K=3	K=4	CLUSTER
1	BPLA	ARG	0.987	0.013	1	0	0	1	0	3
2	BTOP	ARG	0.723	0.277	Mixto	0.9999	0	8E-05	0	1
3	BESM	ARG	0.875	0.125	1	0	0	1	0	3
4	BCRI	ARG	0.64	0.36	Mixto	0.0002	0	0.9998	0	3
5	BAMB	ARG	0.769	0.231	Mixto	0	0	1	0	3
6	BIFAC	ARG	0.922	0.078	1	0	0	1	0	3
7	BICAR	ARG	0.603	0.397	Mixto	0.9998	0	0.0002	0	1
8	BICUM	ARG	0.003	0.997	2	0	1	0	0	2
9	CIC	ITA	0.002	0.998	2	0	1	0	0	2
10	ADA	ITA	0.004	0.996	2	0	1	0	0	2
11	COL	ITA	0.486	0.514	Mixto	0	0	1	0	3
12	DUI	ITA	0.999	0.001	1	0	0	1	0	3
13	SIM	ITA	0.002	0.998	2	0	1	0	0	2
14	65-IAT2	CIMMYT	0.959	0.041	1	0	0	0	1	4
15	66-IAT2	CIMMYT	0.992	0.008	1	0	0	0.9923	0.0077	3
16	69-IAT2	CIMMYT	0.998	0.002	1	0	0	0.0905	0.9095	4
17	71-IAT2	CIMMYT	0.997	0.003	1	0	0	0	1	4
18	73-IAT2	CIMMYT	0.995	0.005	1	0	0	0	1	4
19	80-IAT2	CIMMYT	0.998	0.002	1	0	0	1	0	3
20	VF0154	ARG	0.998	0.002	1	0	0	0.0003	0.9997	4
21	VF042	ARG	0.643	0.357	Mixto	0.0002	0	0.9998	0	3
22	VF0113	ARG	0.598	0.402	Mixto	1	0	0	0	1
23	VF0163	ARG	0.658	0.342	Mixto	1	0	4E-05	0	1
24	VF003	ARG	0.789	0.211	Mixto	0	0	0.0001	0.9999	4
25	VF0121	OTH	0.461	0.539	Mixto	0.522	0.0004	0.4776	0	1-3
26	VF0167	ARG	0.521	0.479	Mixto	1	0	0	0	1
27	VF0136	ARG	0.997	0.003	1	0	0	0	1	4
28	VF0137	ARG	0.999	0.001	1	0	0	0	1	4
29	B#24	ARG	0.935	0.065	1	0	0	0.0001	0.9999	4
30	B#25	ARG	0.906	0.094	1	0	0	1	0	3
31	B#27	ARG	0.777	0.223	Mixto	0	0	1	0	3
32	ACA1801F	ARG	0.838	0.162	1	0	0	1	0	3
33	CBW0105	ARG	0.707	0.293	Mixto	0.9994	0	0.0006	0	1
34	CBW0112	ARG	0.511	0.489	Mixto	0.9982	0	0.0018	0	1
35	CBW0120	ARG	0.523	0.477	Mixto	0.9989	3E-05	0.0011	0	1
36	CBW0141	ARG	0.915	0.085	1	0	0	1	0	3
37	CBW0153	ARG	0.513	0.487	Mixto	0.9951	0	0.0049	0	1
38	CBW0200	ARG	0.398	0.602	Mixto	0.9956	0.0039	0.0005	0	1
39	CBW0210	ARG	0.599	0.401	Mixto	0.003	0	0.997	0	3
40	CBW0225	ARG	0.948	0.052	1	0	0	1	0	3
41	CBW0230	ARG	0.507	0.493	Mixto	1	0	1E-05	0	1

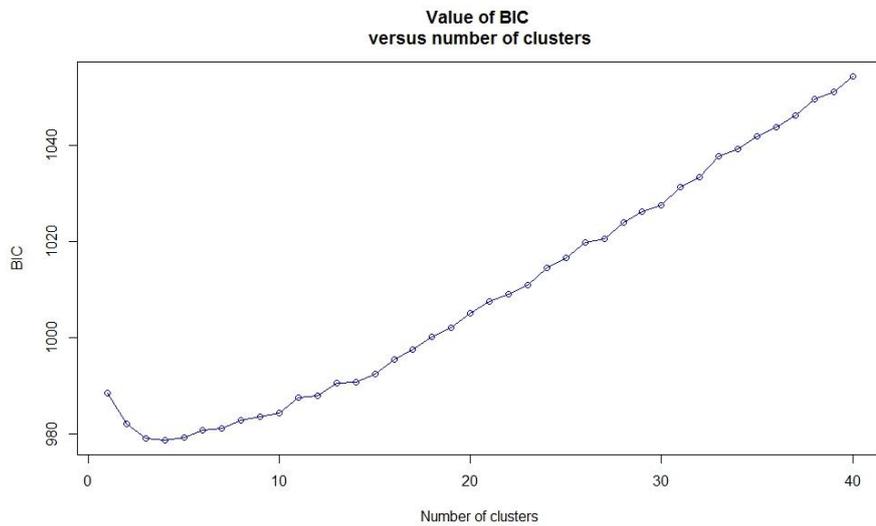
N° entrada CERZOS	Abreviatura	Origen	STRUCTURE			DAPC				
			K=1	K=2	CLUSTER	K=1	K=2	K=3	K=4	CLUSTER
42	CANN	ITA	0.004	0.996	2	0	1	0	0	2
43	CON	ITA	0.003	0.997	2	0	1	0	0	2
44	ITA	ITA	0.61	0.39	Mixto	0.0338	2E-05	0.9662	0	3
45	CAT	ITA	0.244	0.756	Mixto	0.0003	0.8861	0.1137	0	2
46	CANT	ITA	0.546	0.454	Mixto	0	5E-05	0.9999	0	3
47	CORE	ITA	0.606	0.394	Mixto	0	0.0002	0.9998	0	3
48	Ci1936	ITA	0.465	0.535	Mixto	1E-05	0	1	0	3
49	Co1937	ITA	0.003	0.997	2	0	1	0	0	2
50	CBW0001	ARG	0.932	0.068	1	0.0003	0	0.9997	0	3
51	CBW0002	ARG	0.998	0.002	1	0	0	0	1	4
52	CBW0004	ARG	0.998	0.002	1	0	0	0.0381	0.9619	4
53	AMA	EEUU	0.656	0.344	Mixto	1	0	0	0	1
54	CBW0101	ARG	0.761	0.239	Mixto	0.9999	0	0.0001	0	1
55	CBW0111	ARG	0.422	0.578	Mixto	0	1	0	0	2
56	CBW0156	ARG	0.493	0.507	Mixto	0.9562	0	0.0438	0	1
57	ARB	FRA	0.444	0.556	Mixto	1	0	1E-05	0	1
58	ALC	FRA	0.604	0.396	Mixto	0.0003	0	0.9997	0	3
59	ARC	FRA	0.865	0.135	1	0	0	1	0	3
60	FOR	ITA	0.011	0.989	2	0	1	0	0	2
61	ARD	FRA	0.393	0.607	Mixto	0.0001	0.9997	0.0002	0	2
62	APP	ITA	0.004	0.996	2	0	1	0	0	2
63	IXOS	FRA	0.21	0.79	Mixto	0.9999	0.0001	1E-05	0	1
64	BGRA	ARG	0.771	0.229	Mixto	0	0	1	0	3
65	ACA1901	ARG	0.688	0.312	Mixto	0.0031	0	0.9969	0	3
66	KOFA	EEUU	0.585	0.415	Mixto	0.9392	0	0.0608	0	1
67	UC1113	EEUU	0.892	0.108	1	0	0	1	0	3
68	CRE	ITA	0.575	0.425	Mixto	0	0	1	0	3
69	GAB	ITA	0.314	0.686	Mixto	1	5E-05	0	0	1
70	GRA	ITA	0.038	0.962	2	0	1	0	0	2
71	CAP	ITA	0.003	0.997	2	0	1	0	0	2
72	GDO575	ITA	0.151	0.849	2	0	1	0	0	2
73	GDO610	ITA	0.137	0.863	2	0.0017	0.9983	0	0	2
74	GDO645	ITA	0.089	0.911	2	0	1	0	0	2
75	BONVAL	ARG	0.117	0.883	2	1	0	0	0	1
76	BONQUI	ARG	0.966	0.034	1	0	0	1	0	3
77	BF1776	ARG	0.117	0.883	2	1	0	0	0	1
78	ETIT38	WANA	0.166	0.834	2	0	1	0	0	2
79	BALINTA	ARG	0.241	0.759	Mixto	0	1	0	0	2
80	BMEC	ARG	0.627	0.373	Mixto	0.054	1E-05	0.946	0	3
81	CDBUCK	ARG	0.141	0.859	2	0	1	0	0	2
82	CRZ-1.12	ITA	0.116	0.884	2	0	1	0	0	2
83	GAB 125	ITA	0.095	0.905	2	0	1	0	0	2
84	GDO574	ITA	0.154	0.846	2	0.2098	0.7783	0.0119	0	2
85	MAR	ITA	0.169	0.831	2	0	1	0	0	2

N° entrada CERZOS	Abreviatura	Origen	STRUCTURE			DAPC				
			K=1	K=2	CLUSTER	K=1	K=2	K=3	K=4	CLUSTER
86	POL	ITA	0.26	0.74	Mixto	0	1	0	0	2
87	B#33.1123	ARG	0.721	0.279	Mixto	0.0066	0	0.9934	0	3
88	TG	OTH	0.002	0.998	2	0	1	0	0	2
89	TGBB	ARG	0.011	0.989	2	0	1	0	0	2
90	TGSB	ARG	0.002	0.998	2	0	1	0	0	2
91	TGVF	ARG	0.002	0.998	2	0	1	0	0	2
92	OMRABI5	WANA	0.438	0.562	Mixto	0	1	0	0	2
93	BILIKNo2	WANA	0.887	0.113	1	0.0005	0	0.9995	0	3
94	MARR	WANA	0.993	0.007	1	0	0	1	0	3
95	ALTAR84	CIMMYT	0.989	0.011	1	0	0	1	1E-05	3
96	OMGUER4	WANA	0.619	0.381	Mixto	0.0013	0.1199	0.8788	0	3
97	GAN	CIMMYT	0.797	0.203	Mixto	0	0	0.0001	0.9999	4
98	CHAM1	WANA	0.879	0.121	1	0	0	1	0	3
99	KOR	WANA	0.662	0.338	Mixto	0.0006	0	0.9994	0	3
100	FOC	CIMMYT	0.901	0.099	1	0	0	1	1E-05	3
101	BHA	WANA	0.935	0.065	1	3E-05	0	0.9888	0.0112	3
102	B#6	ARG	0.088	0.912	2	0	1	0	0	2
103	HAU	WANA	0.187	0.813	2	0	1	0	0	2
104	Heider//Mt/Ho	WANA	0.868	0.132	1	0	0	1	0	3
105	OMRABI6	WANA	0.358	0.642	Mixto	0	1	0	0	2
106	WAD1	WANA	0.7	0.3	Mixto	7E-05	0	0.9999	1E-05	3
107	OMRABI	WANA	0.421	0.579	Mixto	0	1	0	0	2
108	OMRABI3	WANA	0.424	0.576	Mixto	0	1	0	0	2
109	DUP	ITA	0.765	0.235	Mixto	0.0414	0	0.9586	0	3
110	DUR	OTH	0.53	0.47	Mixto	1	0	0	0	1
111	JOY	FRA	0.457	0.543	Mixto	1	0	0	0	1
112	BIE	FRA	0.35	0.65	Mixto	1	0	1E-05	0	1
113	ORLU	FRA	0.333	0.667	Mixto	1	0	0	0	1
114	KAR	FRA	0.664	0.336	Mixto	0.9995	0	0.0005	0	1
115	NEO	FRA	0.402	0.598	Mixto	1	0	0	0	1
116	SAC	FRA	0.455	0.545	Mixto	1	0	0	0	1
117	DUE	ITA	0.482	0.518	Mixto	0.9993	7E-05	0.0006	0	1
118	GAR	FRA	0.416	0.584	Mixto	1	0	5E-05	0	1
119	BYB	FRA	0.674	0.326	Mixto	0.9149	0	0.0851	0	1
120	VIV	FRA	0.527	0.473	Mixto	1	0	0	0	1
121	NAU	FRA	0.369	0.631	Mixto	0.9725	0.0004	0.0271	0	1
122	TIZ	ITA	0.672	0.328	Mixto	0.0659	0	0.9341	0	3
123	EXE	FRA	0.507	0.493	Mixto	1	0	0	0	1
124	ARG	FRA	0.522	0.478	Mixto	0.988	0	0.012	0	1
125	ART	FRA	0.461	0.539	Mixto	1	0	0	0	1
126	POR	ITA	0.935	0.065	1	0.0003	0	0.9997	0	3
127	DGE-1	EEUU	0.605	0.395	Mixto	1	0	0	0	1
128	OUR	OTH	0.877	0.123	1	0	0	1	0	3
129	HEK	OTH	0.798	0.202	Mixto	8E-05	0	0.9999	0	3

N° entrada CERZOS	Abreviatura	Origen	STRUCTURE			DAPC				
			K=1	K=2	CLUSTER	K=1	K=2	K=3	K=4	CLUSTER
130	JOS	OTH	0.879	0.121	1	0	0	1	0	3
131	DD26	ARG	0.735	0.265	Mixto	0.0003	0	0.9997	0	3
132	DD150	ARG	0.55	0.45	Mixto	0.9985	0	0.0015	0	1
133	CBW05082	ARG	0.393	0.607	Mixto	1	0	0	0	1
134	LLA	CHI	0.977	0.023	1	8E-05	0	0.9999	0	3
135	COR	CHI	0.915	0.085	1	1E-05	0	1	0	3
136	LLE	CHI	0.994	0.006	1	0	0	7E-05	0.9999	4
137	Quc3585-2007	CHI	0.998	0.002	1	0	0	0	1	4
138	Quc3739-2008	CHI	0.939	0.061	1	0	0	0	1	4
139	Quc3104-2005	CHI	0.996	0.004	1	0	0	0.9998	0.0002	3
140	Quc3587-2007	CHI	0.998	0.002	1	0	0	0	1	4
141	Quc3693-2008	CHI	0.988	0.012	1	0	0	0	1	4
142	Quc3584-2007	CHI	0.998	0.002	1	0	0	0	1	4
143	Quc3738-2008	CHI	0.944	0.056	1	0	0	0	1	4
144	Quc3506-2007	CHI	0.998	0.002	1	0	0	0	1	4
145	Quc3755-2008	CHI	0.88	0.12	1	0	0	1E-05	1	4
146	Quc3672-2008	CHI	0.959	0.041	1	0	0	1E-05	1	4
147	Quc3555-2007	CHI	0.776	0.224	Mixto	1E-05	0	1	0	3
148	Quc3694-2008	CHI	0.998	0.002	1	0	0	0	1	4
149	Quc3497-2007	CHI	0.952	0.048	1	0	0	1	0	3
150	Quc3509-2007	CHI	0.916	0.084	1	0	0	1	0	3
151	Quc3538-2009	CHI	0.994	0.006	1	0	0	0.9846	0.0154	3
152	Quc3730-2008	CHI	0.997	0.003	1	0	0	0	1	4
153	Quc3775-2008	CHI	0.854	0.146	1	0	0	0.0026	0.9974	4
154	Quc3559-2009	CHI	0.998	0.002	1	0	0	0	1	4
155	Quc3506-2009	CHI	0.952	0.048	1	0	0	0	1	4
156	Quc3427-2009	CHI	0.896	0.104	1	6E-05	0	0.9999	0	3
157	Quc3462-2009	CHI	0.99	0.01	1	0	0	0	1	4
158	Quc3763-2008	CHI	0.965	0.035	1	0	0	1	0	3
159	LDNDIC3A	EEUU	0.638	0.362	Mixto	1	0	0	0	1
160	CBW05024	ARG	0.414	0.586	Mixto	0.9811	0.0003	0.0186	0	1
161	CBW05072	ARG	0.351	0.649	Mixto	0.9999	0.0001	1E-05	0	1
162	CBW05080	ARG	0.37	0.63	Mixto	1	0	0	0	1
163	CBW05081	ARG	0.374	0.626	Mixto	1	0	0	0	1
164	CBW08131	ARG	0.622	0.378	Mixto	0.2934	0	0.7066	0	3
165	CBW09034	ARG	0.654	0.346	Mixto	0.9996	0	0.0004	0	1
166	ACA2125.07	ARG	0.731	0.269	Mixto	0.0059	0	0.9941	0	3
167	ACA4420.08	ARG	0.76	0.24	Mixto	0.0601	0	0.9399	0	3
168	B#32.1375	ARG	0.653	0.347	Mixto	0.12	0	0.88	0	3
169	7100IDSN39	CIMMYT	0.996	0.004	1	0	0	0	1	4
170	7144IDSN39	CIMMYT	0.998	0.002	1	0	0	0	1	4



**Figura AF2.** Varianza acumulada explicada por el Análisis de Componentes Principales (PCA) relativas al número de Componentes Principales (PCs). n=170 genotipos.

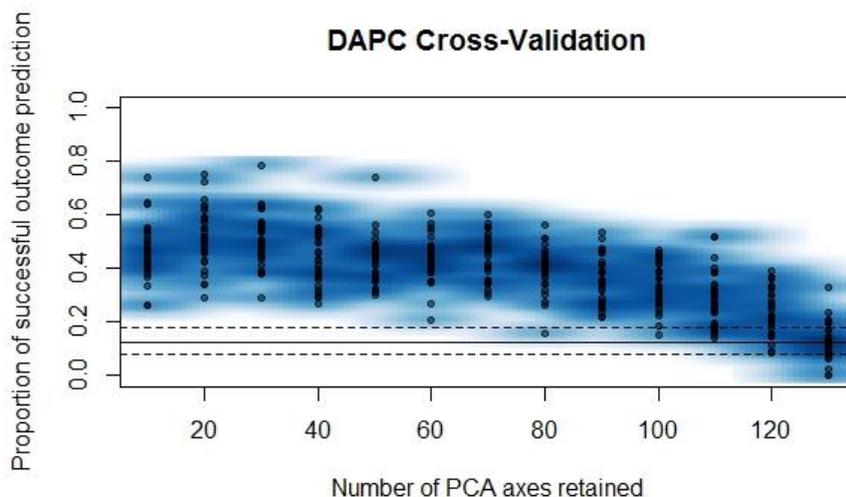


**Figura AF3.** Selección del número óptimo de clústeres utilizando el menor Criterio de Información Bayesiano (BIC). K=4, n=170 genotipos.

Salidas de texto del software R, paquete *adeigenet* v. 2.0, indicando los 8 primeros valores de BIC para cada k, pertenecientes a la Figura MNK. K=4, n=170 genotipos.

`head(grp$Kstat, 8)`

K=1	K=2	K=3	K=4	K=5	K=6	K=7	K=8
988.6351	982.2045	979.0445	978.8278	979.3238	980.9042	981.2866	982.8557



**Figura AF4.** Procedimiento de Validación Cruzada para la elección del número óptimo de Componentes Principales para el análisis DAPC.

Salidas de texto del software R, paquete *adeigenet* v. 2.0, indicando los mejores valores de PCs para la predicción con el menor error cuadrado (MSE), pertenecientes a la figura MNL.

Median and Confidence Interval for Random Chance												
2.50%	50%	97.50%										
0.0816802	0.12242	0.180245										
Mean Successful Assignment by Number of PCs of PCA												
10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130
0.4653472	0.5196528	0.5050694	0.4421528	0.4352083	0.4345139	0.4486111	0.4013889	0.3558333	0.3384722	0.2870833	0.2375694	0.1271528
Number of PCs Achieving Highest mean Success												
20												
Root mean Squared Error by Number of PCs of PCA												
10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130
0.5442562	0.4926008	0.5047553	0.5669542	0.5715887	0.5714328	0.5578066	0.6041111	0.6501424	0.6666838	0.7201916	0.7671816	0.8755353
Number of PCs Achieving Lowest MSE												
20												

**Tablas AT11.** Estimadores de las medias de los MLM (REML) en SAS 9.0® (PROC MIXED) para los caracteres fenotípicos determinados del año 2014, tomando a la variable Clúster como factor fijo. n=170 genotipos.

**Rendimiento (RTO, Kg ha-1)**

Effect	Cluster	Estimador	Err.estándar	Least Squares Means		Pr >  t	Alfa	Lower	Upper
				DF	Valor t				
Cluster	1	3385.15	114.78	804	29.49	<.0001	0.05	3159.85	3610.45
Cluster	2	2786.64	120.88	804	23.05	<.0001	0.05	2549.36	3023.91
Cluster	3	3502.95	108.19	804	32.38	<.0001	0.05	3290.57	3715.32
Cluster	4	3794.03	125.51	804	30.23	<.0001	0.05	3547.66	4040.40

**Días a espigazón (dEsp, días)**

Effect	Cluster	Estimador	Err.estándar	Least Squares Means		Pr >  t	Alfa	Lower	Upper
				DF	Valor t				
Cluster	1	77.6642	2.2130	809	35.10	<.0001	0.05	73.3203	82.0080
Cluster	2	74.9511	2.2342	809	33.55	<.0001	0.05	70.5655	79.3367
Cluster	3	71.9832	2.1906	809	32.86	<.0001	0.05	67.6832	76.2832
Cluster	4	71.8609	2.2514	809	31.92	<.0001	0.05	67.4416	76.2803

**Peso de mil granos (TKW, g.)**

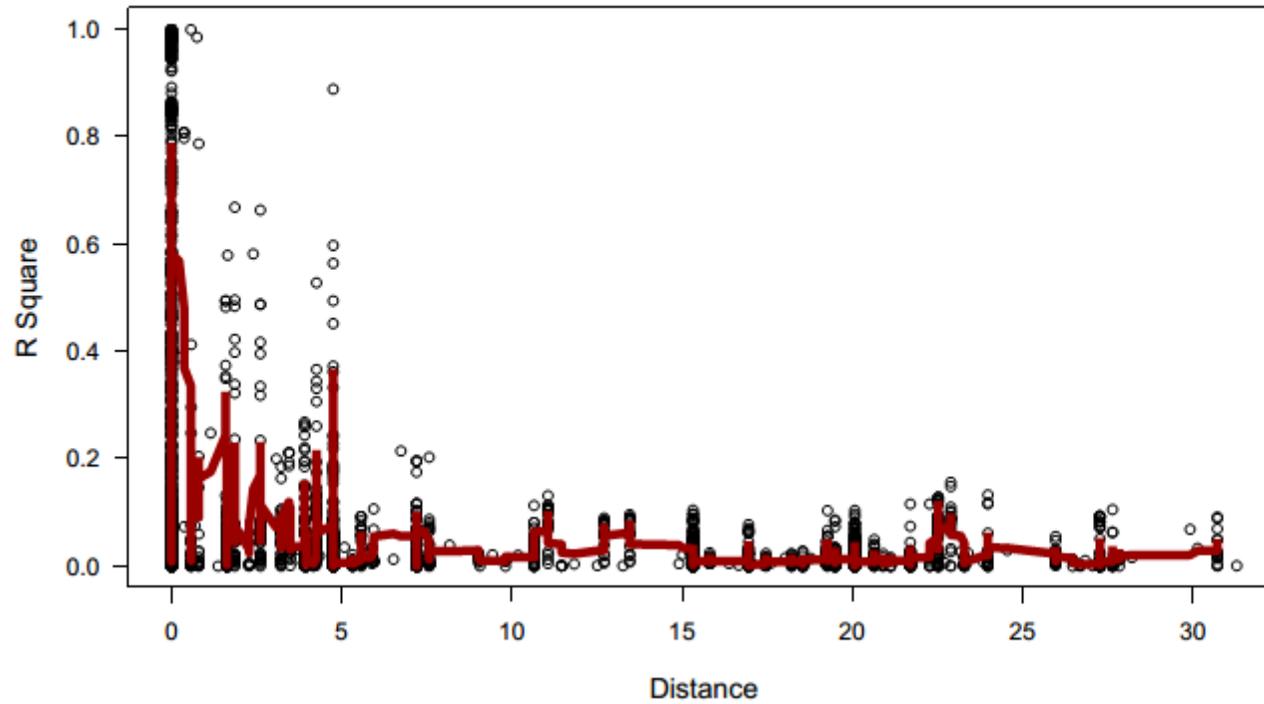
Effect	Cluster	Estimador	Err.estándar	Least Squares Means		Pr >  t	Alfa	Lower	Upper
				DF	Valor t				
Cluster	1	34.2971	1.4830	797	23.13	<.0001	0.05	31.3860	37.2083
Cluster	2	35.7532	1.5110	797	23.66	<.0001	0.05	32.7872	38.7193
Cluster	3	36.0121	1.4543	797	24.76	<.0001	0.05	33.1574	38.8668
Cluster	4	32.3022	1.5327	797	21.08	<.0001	0.05	29.2936	35.3108

**Contenido de proteína (PROT, %)**

Effect	Cluster	Estimador	Err.estándar	Least Squares Means		Pr >  t	Alfa	Lower	Upper
				DF	Valor t				
Cluster	1	12.5737	0.2776	803	45.30	<.0001	0.05	12.0288	13.1186
Cluster	2	13.0441	0.2823	803	46.21	<.0001	0.05	12.4900	13.5981
Cluster	3	12.4130	0.2730	803	45.47	<.0001	0.05	11.8771	12.9488
Cluster	4	11.9910	0.2858	803	41.95	<.0001	0.05	11.4300	12.5521

**Fuerza de gluten (valor de sedimentación SDS, mm)**

Least Squares Means									
Effect	Cluster	Estimador	Err.estándar	DF	Valor t	Pr >  t	Alfa	Lower	Upper
Cluster	1	64.7310	3.5413	801	18.28	<.0001	0.05	57.7797	71.6824
Cluster	2	61.9739	3.7640	801	16.46	<.0001	0.05	54.5855	69.3624
Cluster	3	63.9188	3.2956	801	19.40	<.0001	0.05	57.4498	70.3878
Cluster	4	64.7242	3.9352	801	16.45	<.0001	0.05	56.9996	72.4487

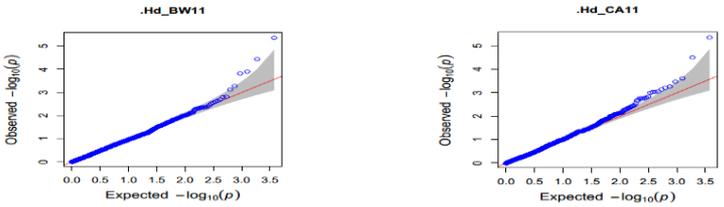


**Figura AF5.** Patrón de desequilibrio de ligamiento (DL) en la colección de CERZOS (n=170 genotipos), calculada mediante 2887 SNPs con posición asignada en Allen et al. (2016). Valores de distancia en cM en el eje de abscisas y valores de DL en  $r^2$  en el eje de ordenadas.

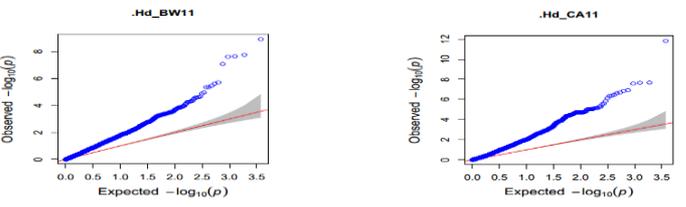
Figura AF6. Q-Q Plots de los distintos modelos de MA probados.

# Hd11

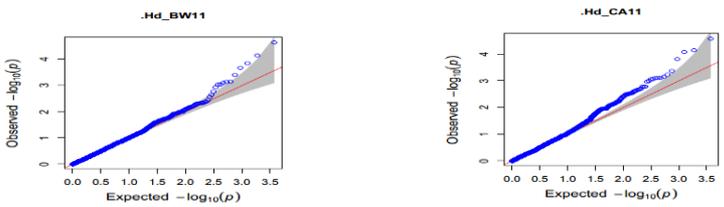
## MLM (sencillo)



## SUPER (sencillo)



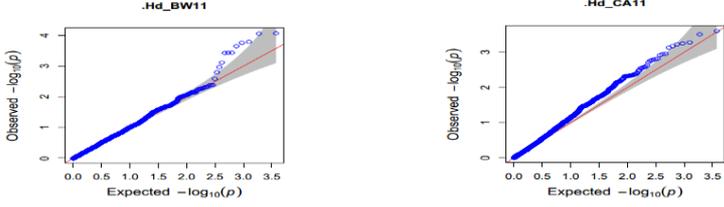
## MLM (K)



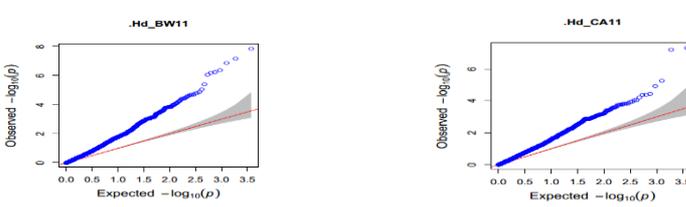
## SUPER (K):

Opción no disponible para cálculo

## MLM (Q)



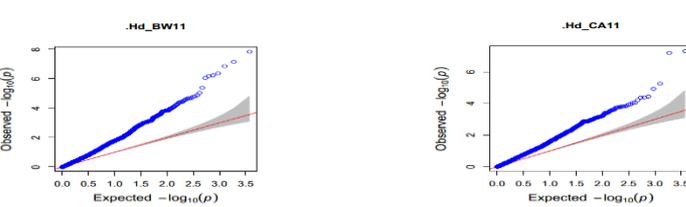
## SUPER (Q)



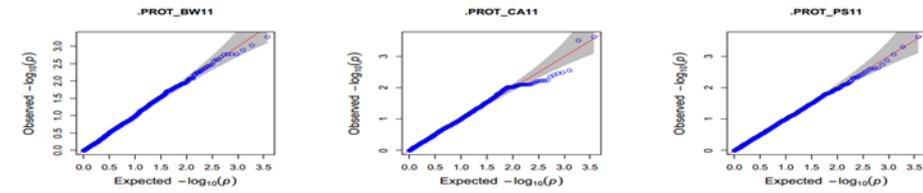
## MLM (Q+K)



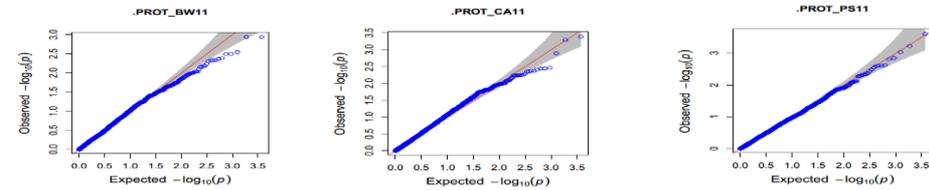
## SUPER (Q+K)



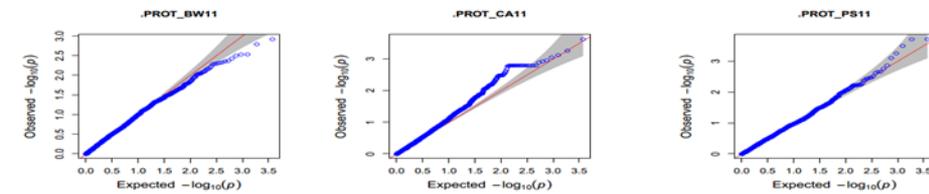
## MLM (sencillo)



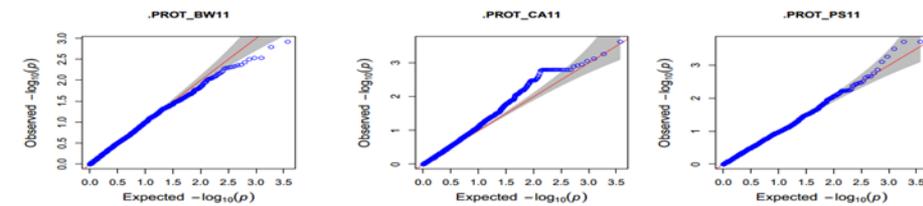
## MLM (K)



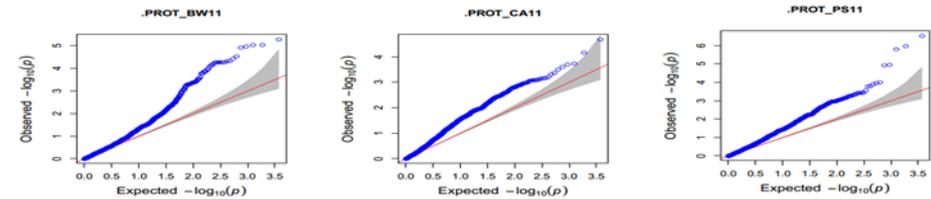
## MLM (Q)



## MLM (Q+K)



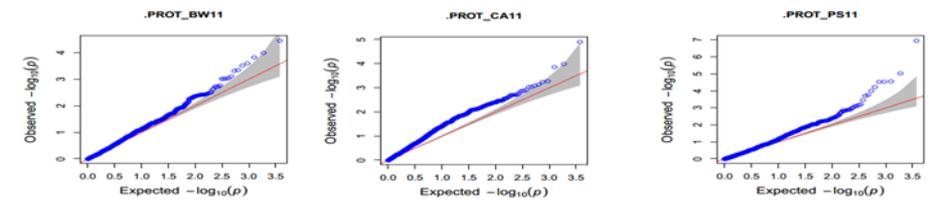
## SUPER (sencillo)



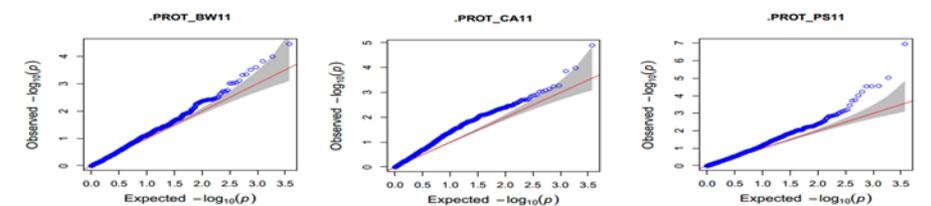
## SUPER (K):

Opción no disponible para cálculo

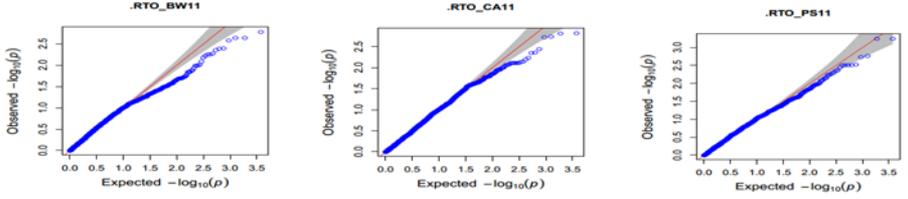
## SUPER (Q)



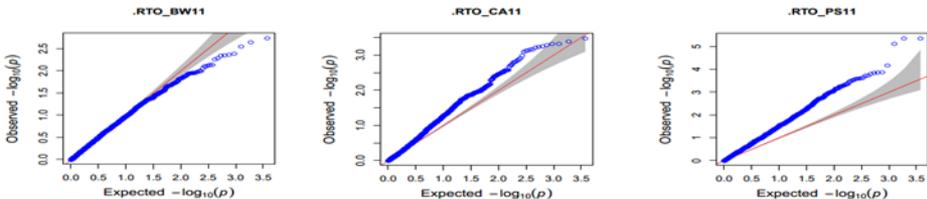
## SUPER (Q+K)



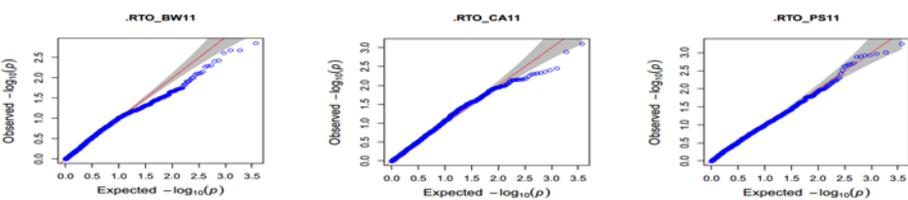
## MLM (sencillo)



## SUPER (sencillo)



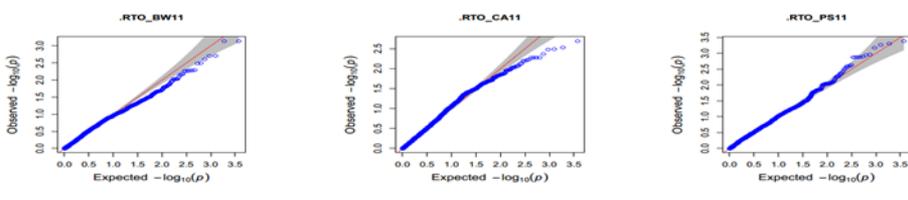
## MLM (K)



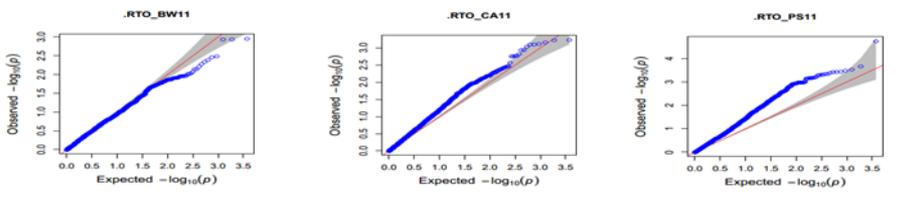
## SUPER (K):

Opción no disponible para cálculo

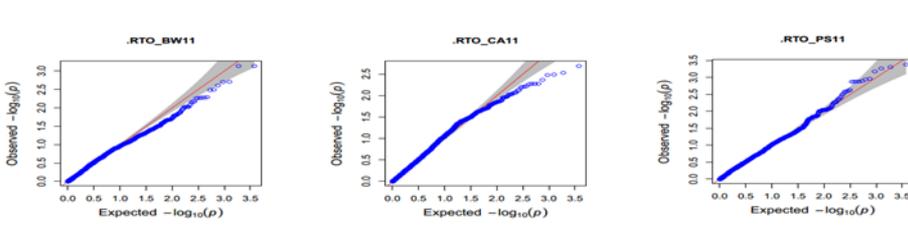
## MLM (Q)



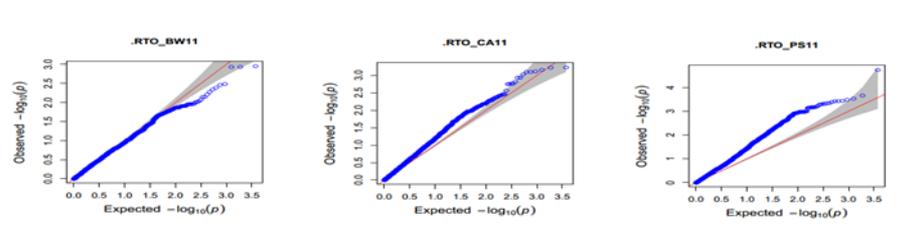
## SUPER (Q)



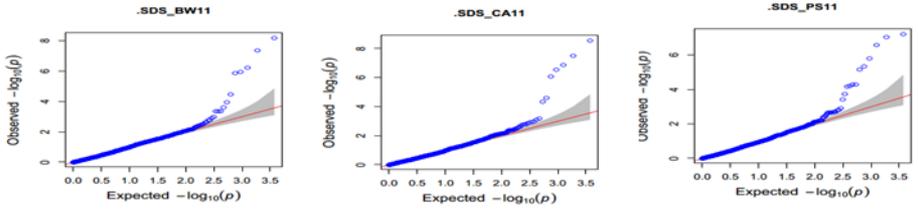
## MLM (Q+K)



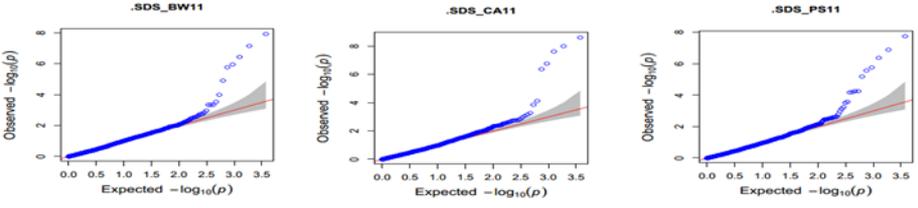
## SUPER (Q+K)



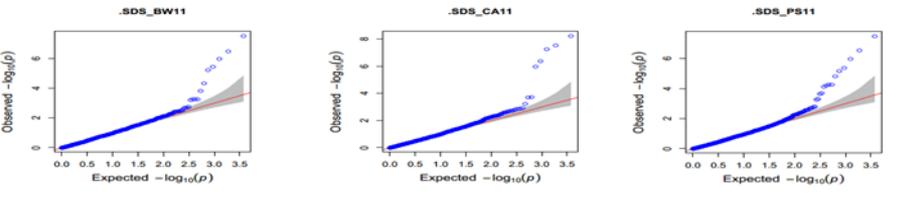
## MLM (sencillo)



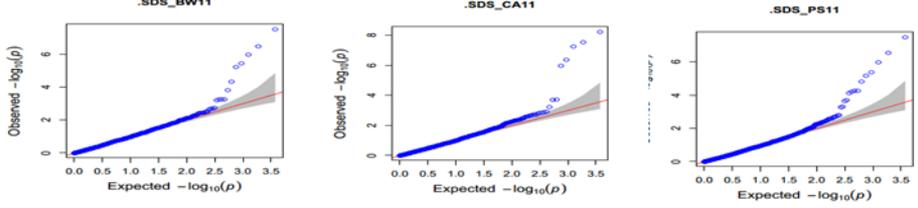
## MLM (K)



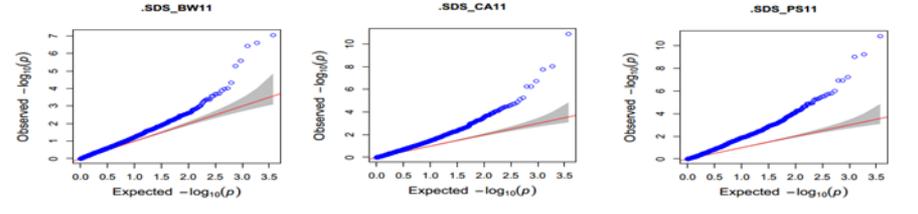
## MLM (Q)



## MLM (Q+K)



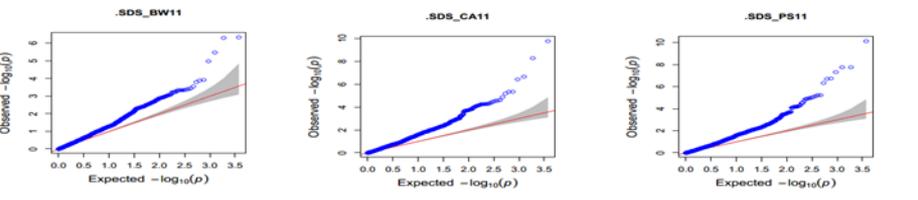
## SUPER (sencillo)



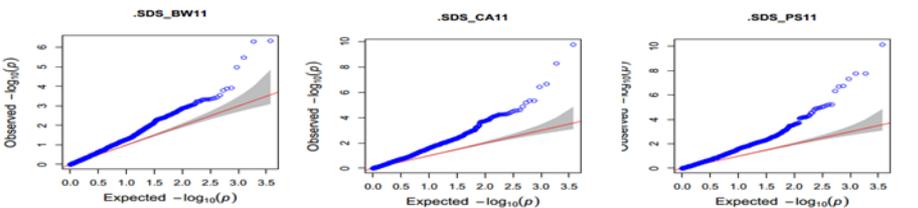
## SUPER (K):

Opción no disponible para cálculo

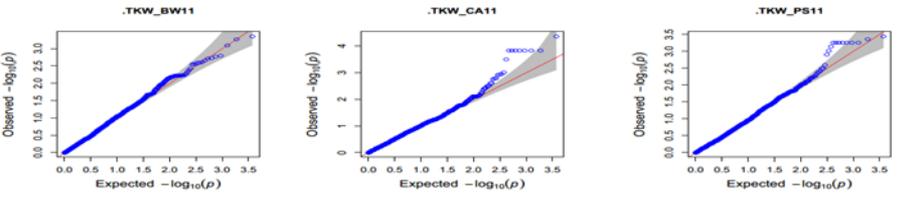
## SUPER (Q)



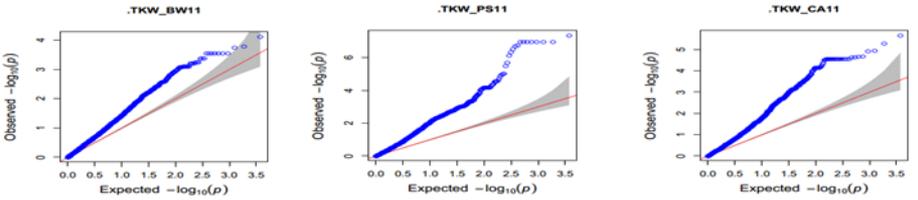
## SUPER (Q+K)



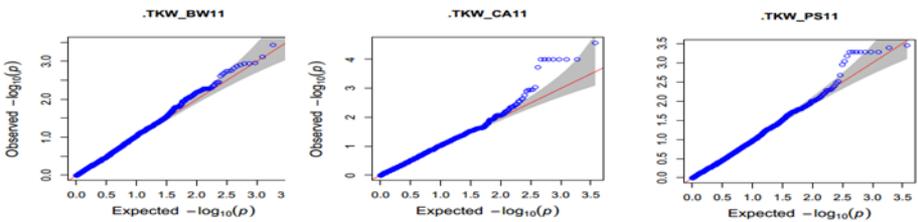
## MLM (sencillo)



## SUPER (sencillo)



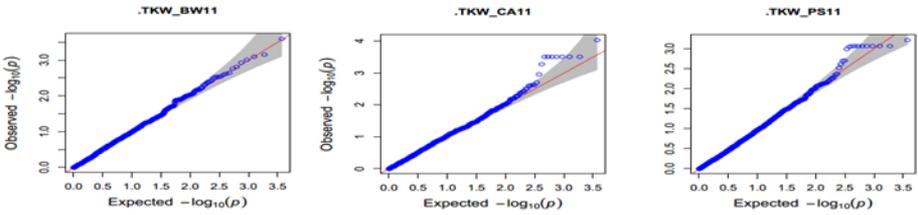
## MLM (K)



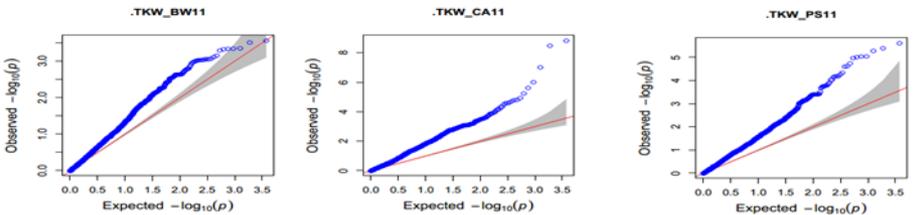
## SUPER (K):

Opción no disponible para cálculo

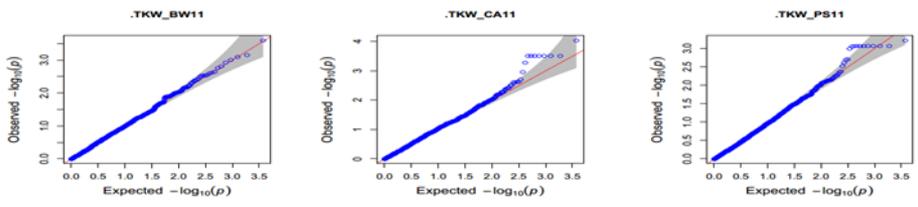
## MLM (Q)



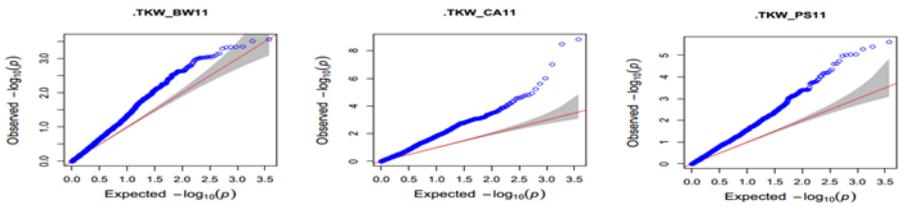
## SUPER (Q)



## MLM (Q+K)

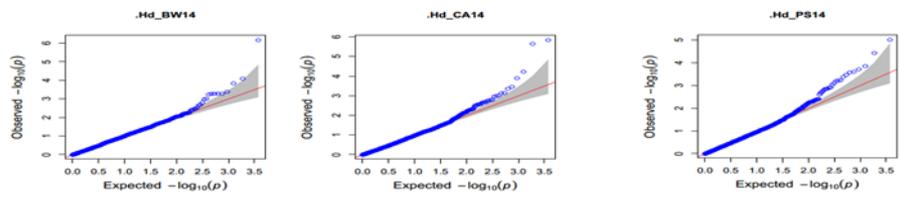


## SUPER (Q+K)

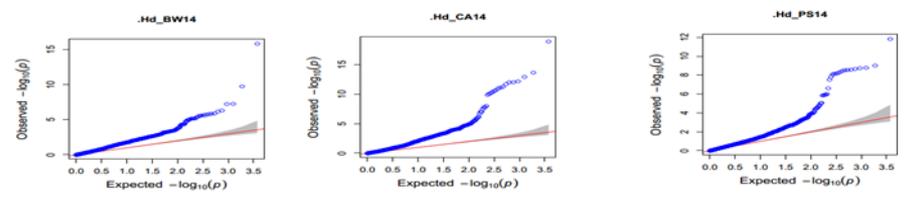


# Hd14

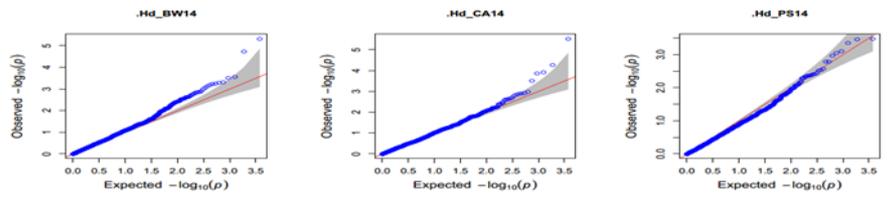
## MLM (sencillo)



## SUPER (sencillo)



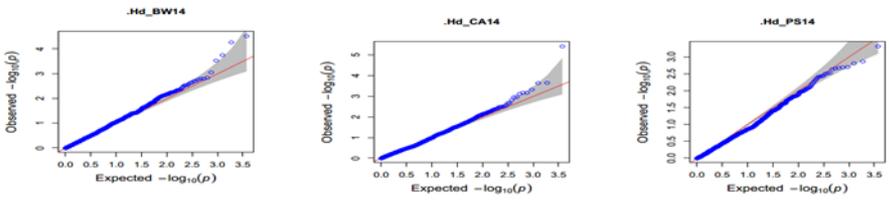
## MLM (K)



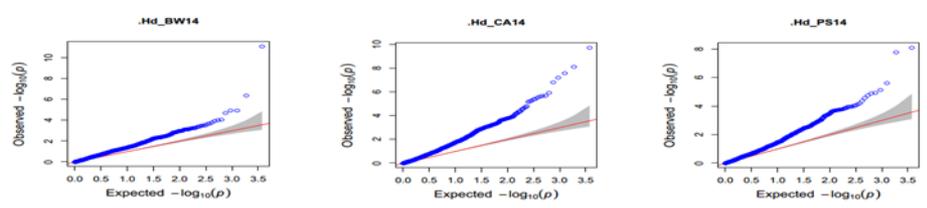
## SUPER (K):

Opción no disponible para cálculo

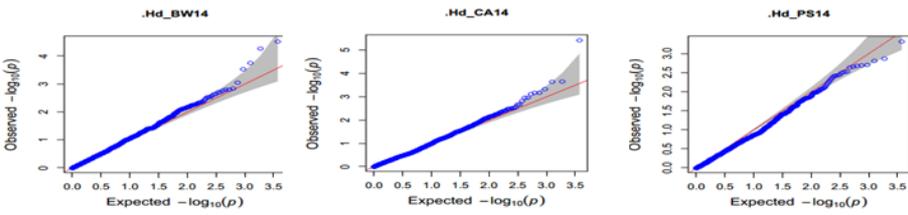
## MLM (Q)



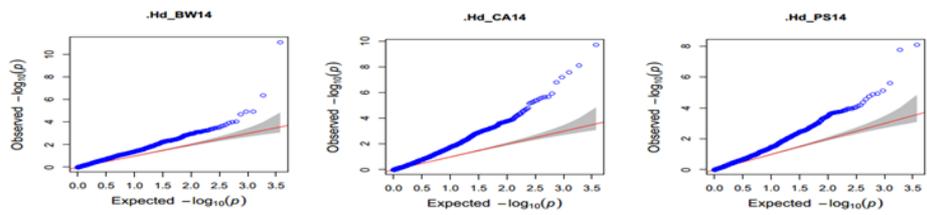
## SUPER (Q)



## MLM (Q+K)

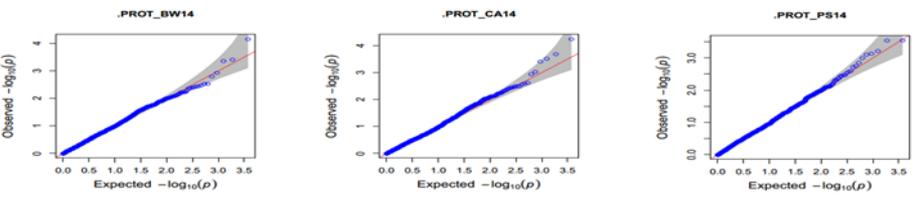


## SUPER (Q+K)

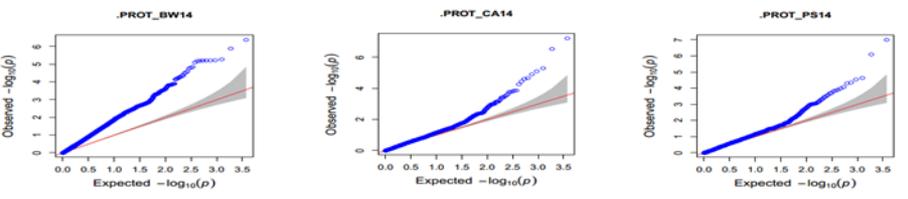


# PROT14

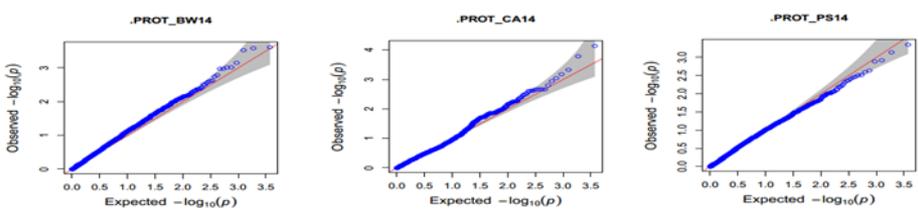
## MLM (sencillo)



## SUPER (sencillo)



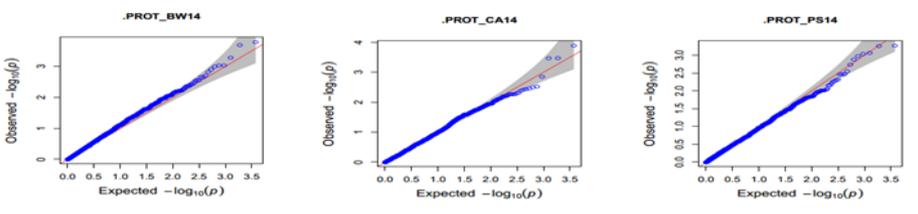
## MLM (K)



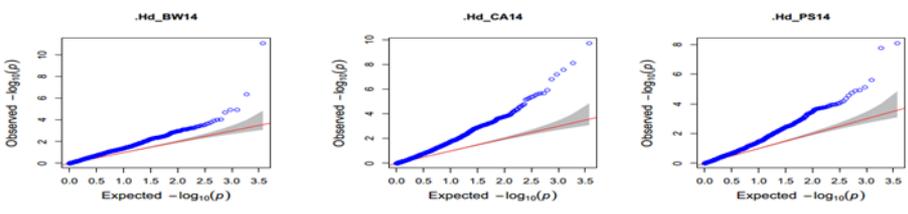
## SUPER (K):

Opción no disponible para cálculo

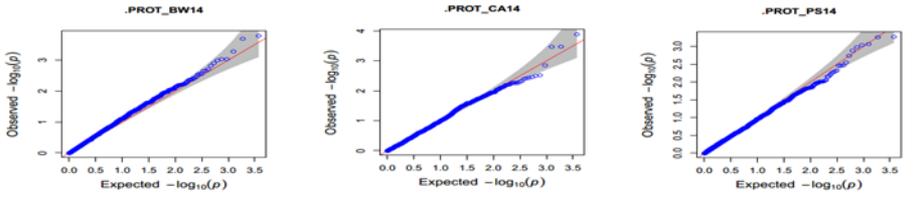
## MLM (Q)



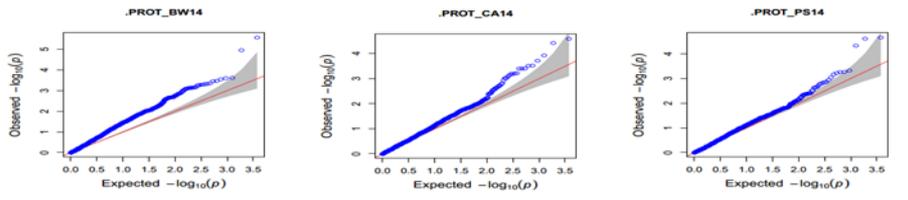
## SUPER (Q)



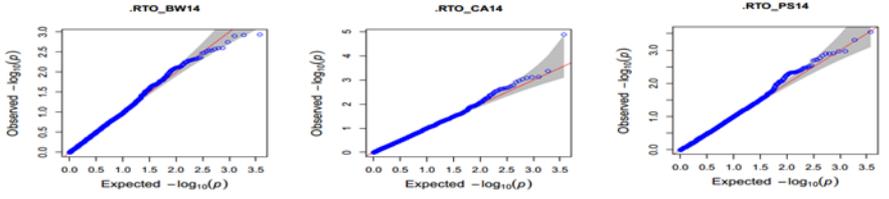
## MLM (Q+K)



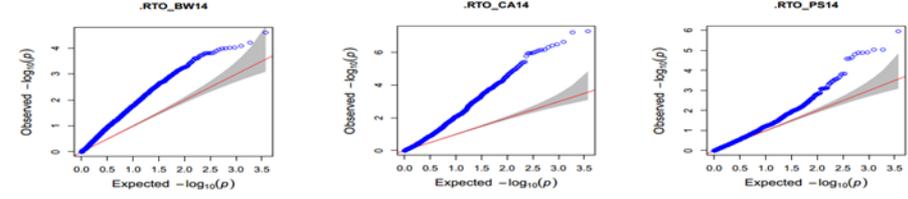
## SUPER (Q+K)



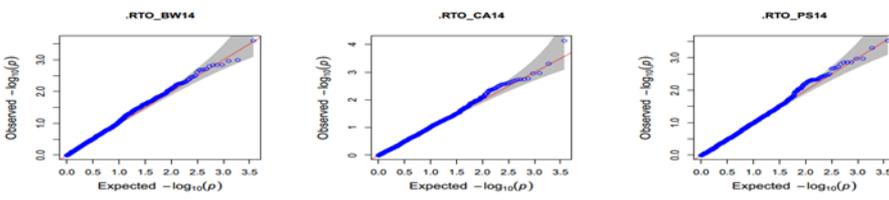
## MLM (sencillo)



## SUPER (sencillo)



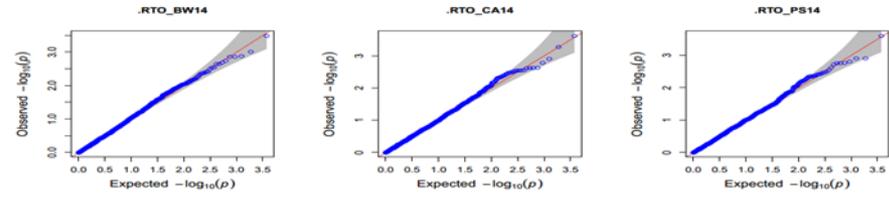
## MLM (K)



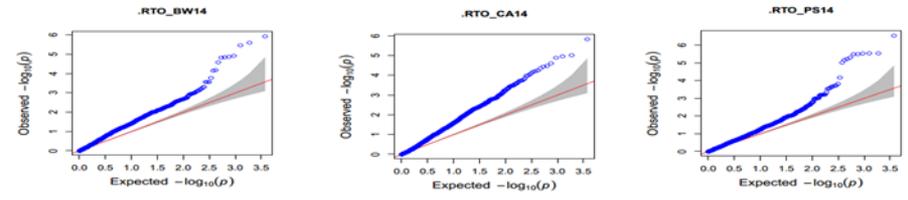
## SUPER (K):

Opción no disponible para cálculo

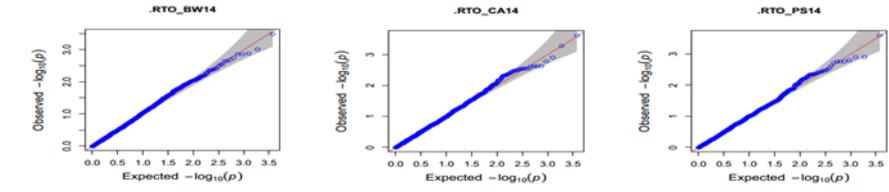
## MLM (Q)



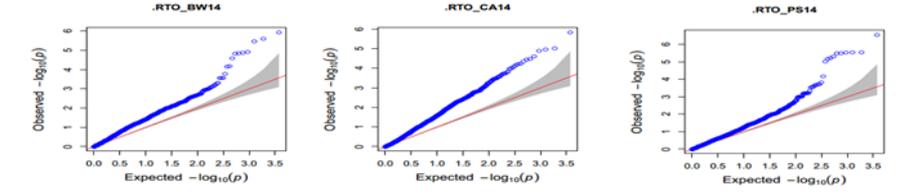
## SUPER (Q)



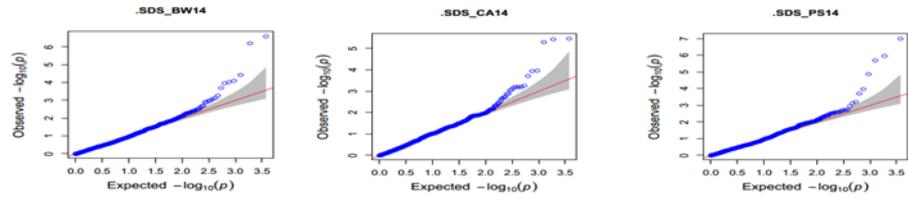
## MLM (Q+K)



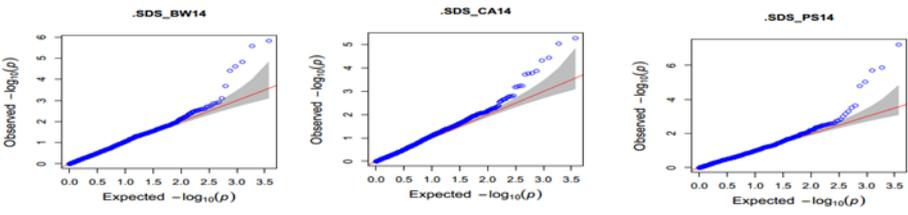
## SUPER (Q+K)



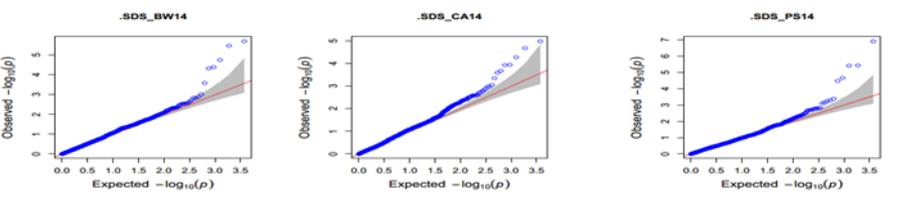
## MLM (sencillo)



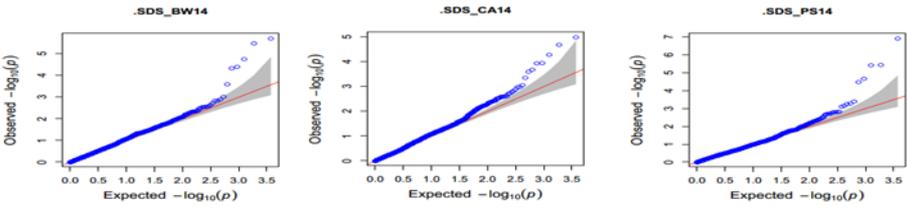
## MLM (K)



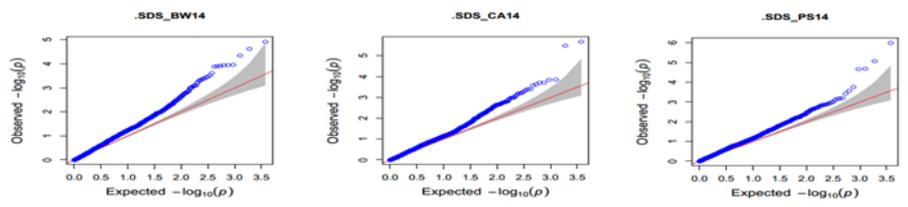
## MLM (Q)



## MLM (Q+K)



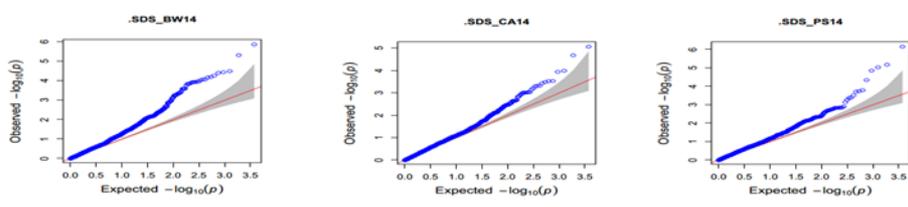
## SUPER (sencillo)



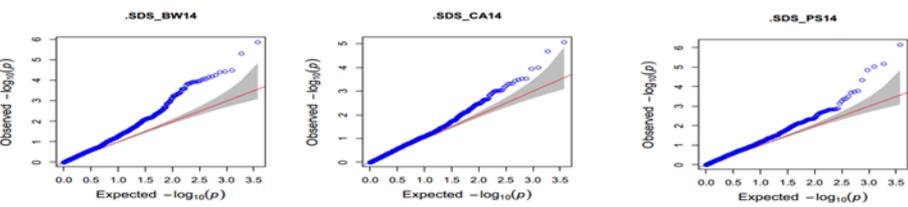
## SUPER (K):

Opción no disponible para cálculo

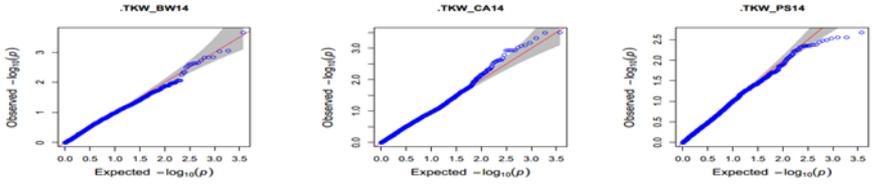
## SUPER (Q)



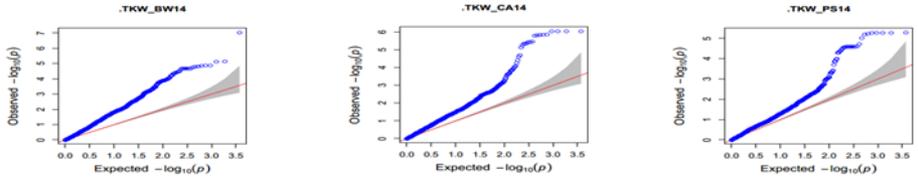
## SUPER (Q+K)



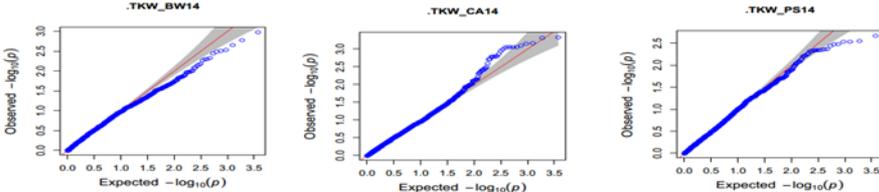
## MLM (sencillo)



## SUPER (sencillo)



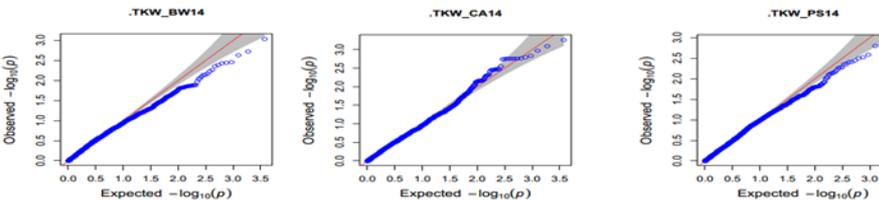
## MLM (K)



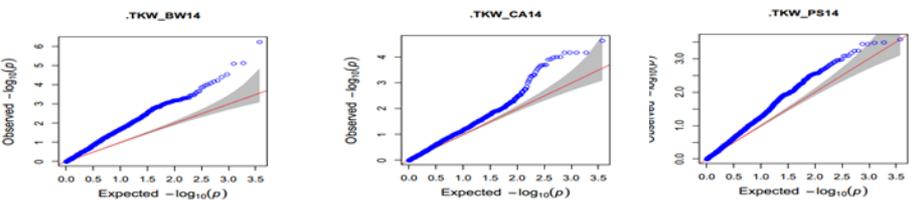
## SUPER (K):

Opción no disponible para cálculo

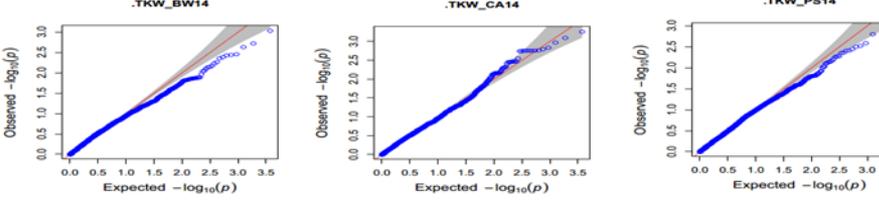
## MLM (Q)



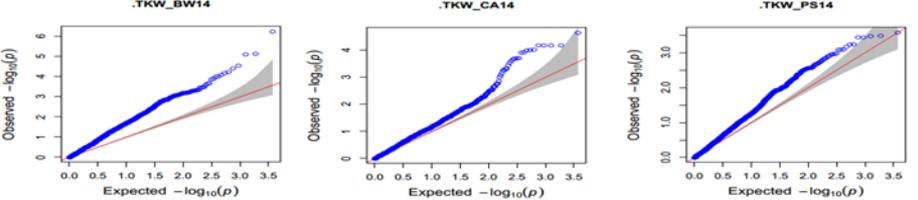
## SUPER (Q)



## MLM (Q+K)



## SUPER (Q+K)

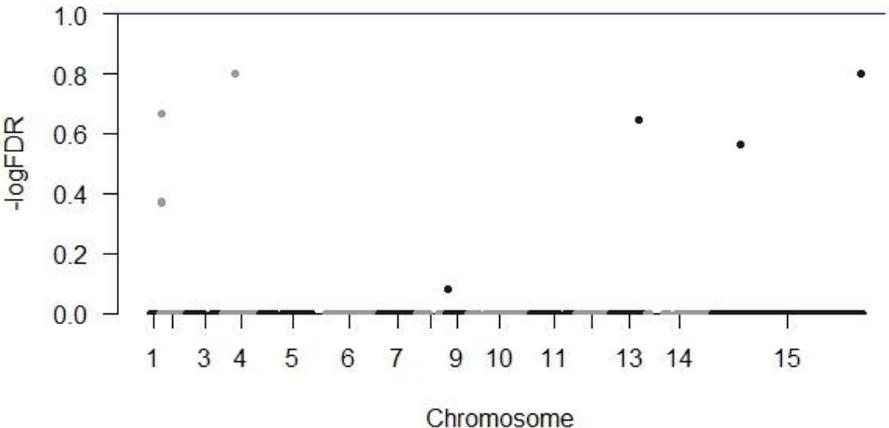


**Figura AF7.** Comparación entre modelos de MA: MLM y SUPER para los caracteres días a espigazón (**dEsp**), contenido de proteína (**PROT**), rendimiento (**RTO**), fuerza de gluten (**SDS**) y peso de mil granos (**TKW**). Cromosomas 1=1A, 2=1B, 3=2A, 4=2B, 5=3A, 6=3B, 7=4A, 8=4B, 9=5A, 10=5B, 11=6A, 12=6B, 13=7A, 14=7B, 15= sin mapear en el trabajo de Allen et.al.

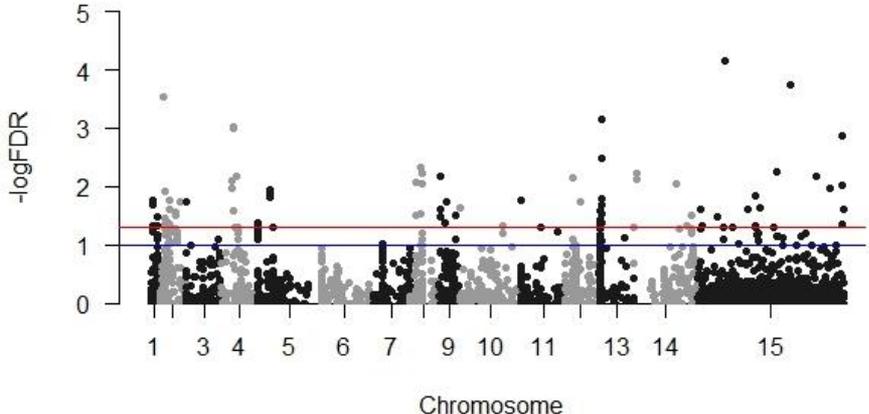
## GWAS MLM (Q+K) – Hd 2011

## GWAS SUPER (Q+K) – Hd 2011

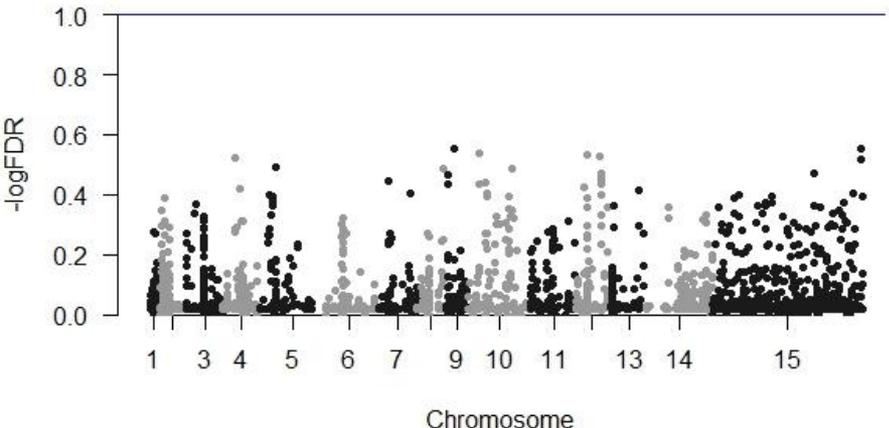
**Manhattan plot Hd Barrow11 MLM**



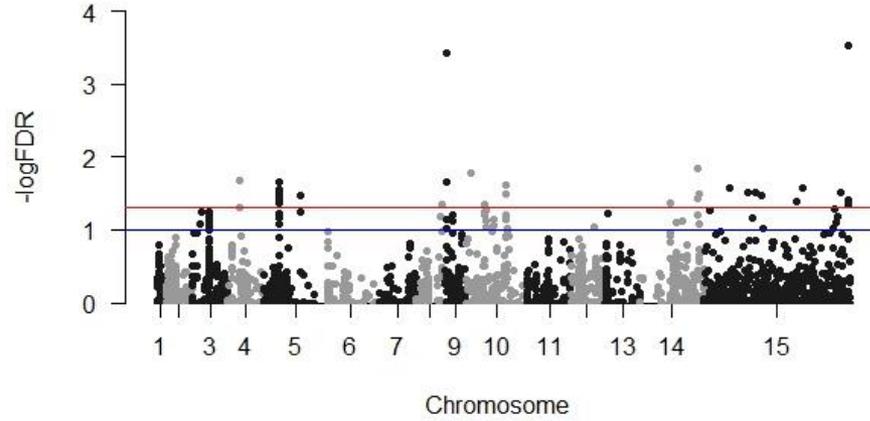
**Manhattan plot Hd Barrow11 SUPER**



**Manhattan plot Hd Cabildo11 MLM**



**Manhattan plot Hd Cabildo11 SUPER**

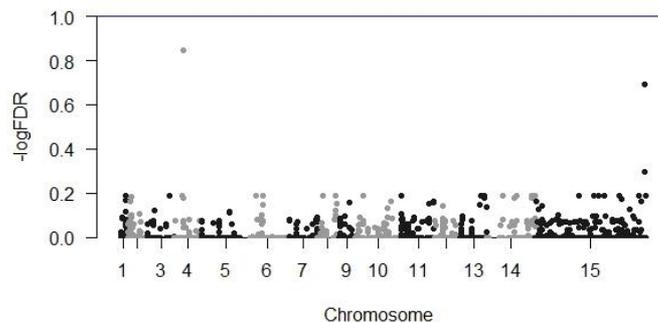


Línea en 1=FDR al 10% ; 1,3 FDR al 5%

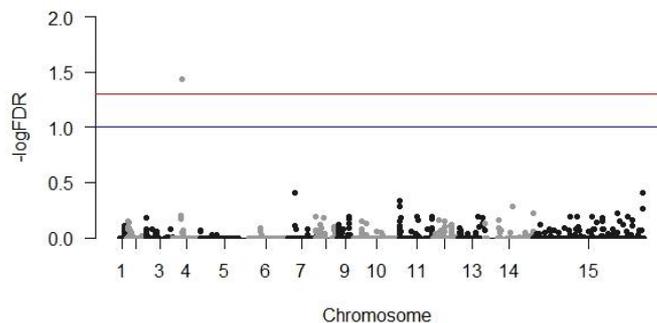
Línea en 1=FDR al 10% ; 1,3=FDR al 5%; 2=FDR al 1%; 3=0,1%

# GWAS MLM (Q+K) – Hd 2014

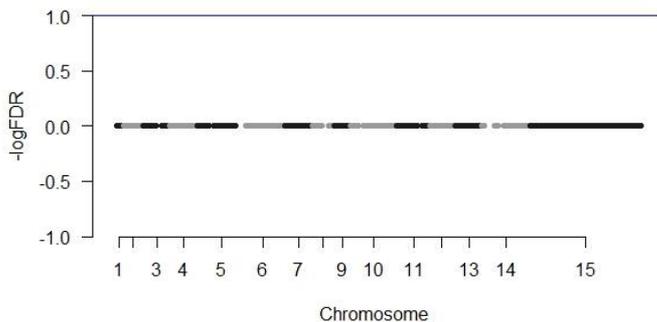
Manhattan plot Hd Barrow14 MLM



Manhattan plot Hd Cabildo14 MLM



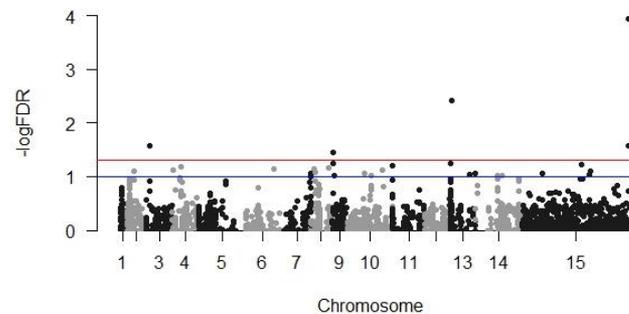
Manhattan plot Hd Pieres14 MLM



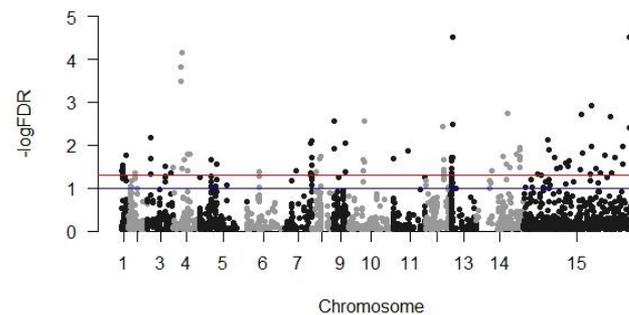
Línea en 1=FDR al 10% ; 1,3 FDR al 5%

# GWAS SUPER (Q+K) – Hd 2014

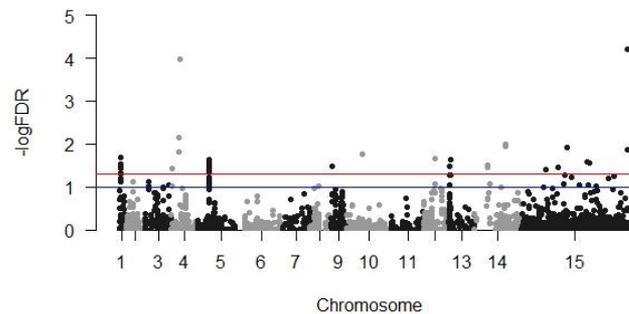
Manhattan plot Hd Barrow11 SUPER



Manhattan plot Hd Cabildo14 SUPER



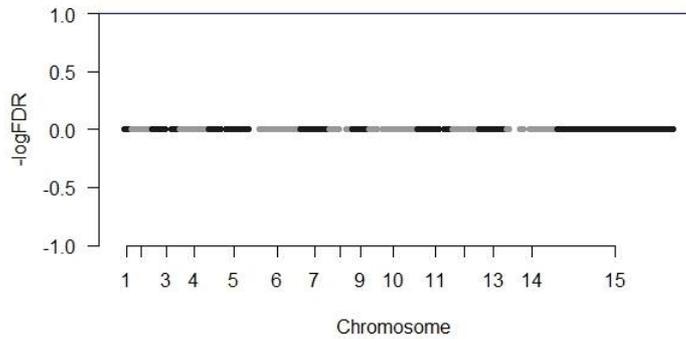
Manhattan plot Hd Pieres14 SUPER



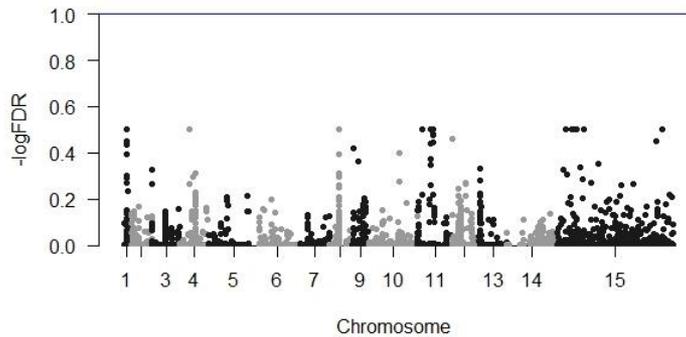
Línea en 1=FDR al 10% ; 1,3=FDR al 5%; 2=FDR al 1%; 3=0,1%

# GWAS MLM (Q+K) – PROT 2011

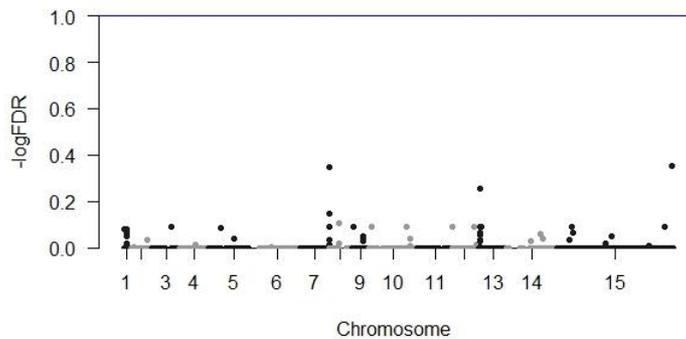
Manhattan plot PROT Barrow11 MLM



Manhattan plot PROT Cabildo11 MLM

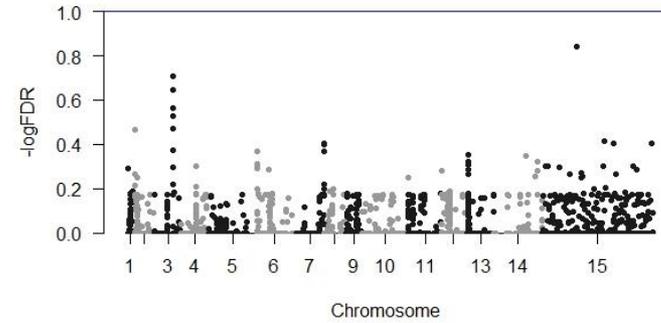


Manhattan plot PROT Pieres11 MLM

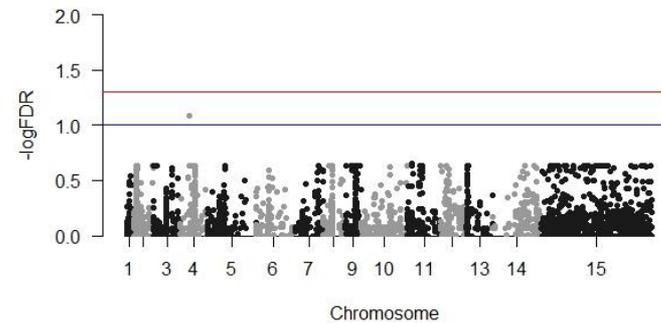


# GWAS SUPER (Q+K) – PROT 2011

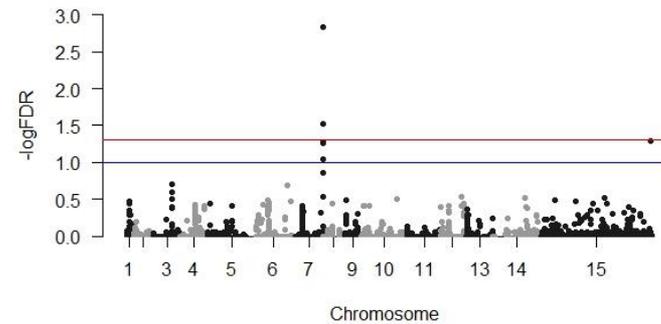
Manhattan plot PROT Barrow11 SUPER



Manhattan plot PROTCa11 SUPER



Manhattan plot PROT Pieres11 SUPER

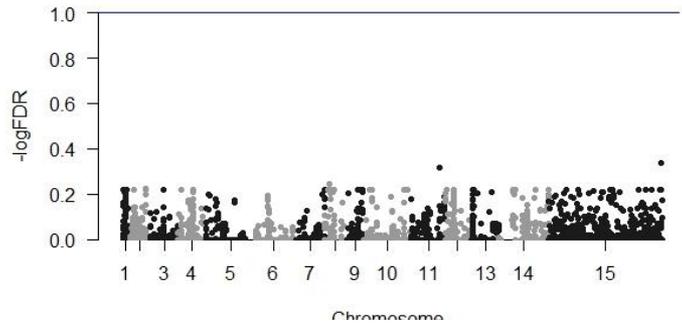


Línea en 1=FDR al 10% ; 1,3 FDR al 5%

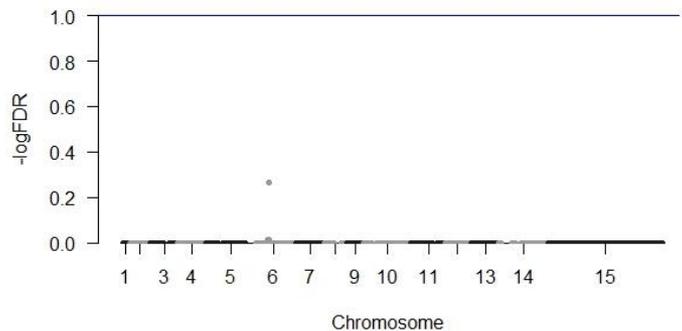
Línea en 1=FDR al 10% ; 1,3=FDR al 5%; 2=FDR al 1%; 3=0,1%

# GWAS MLM (Q+K) – PROT 2014

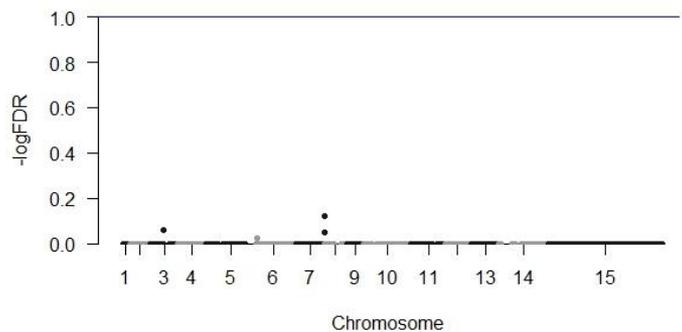
Manhattan plot PROT Barrow14 MLM



Manhattan plot PROT Cabildo14 MLM

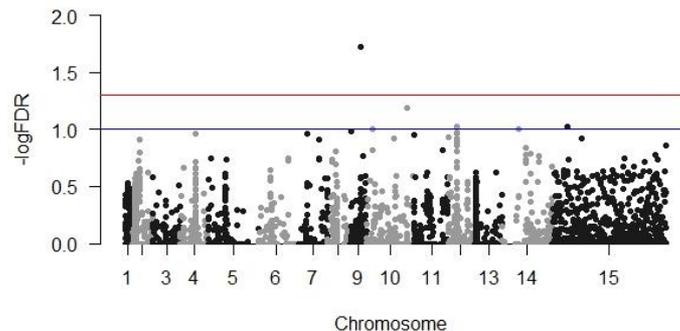


Manhattan plot PROT Pieres14 MLM

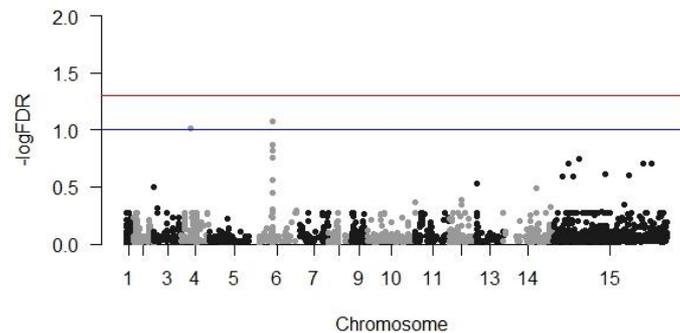


# GWAS SUPER (Q+K) – PROT 2014

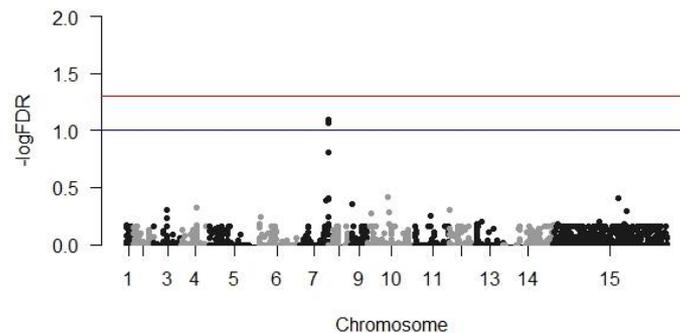
Manhattan plot PROT Barrow14 SUPER



Manhattan plot PROT Cabildo14 SUPER



Manhattan plot PROT Pieres14 SUPER

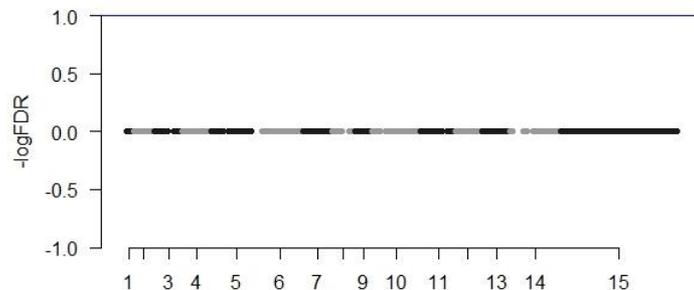


Línea en 1=FDR al 10% ; 1,3 FDR al 5%

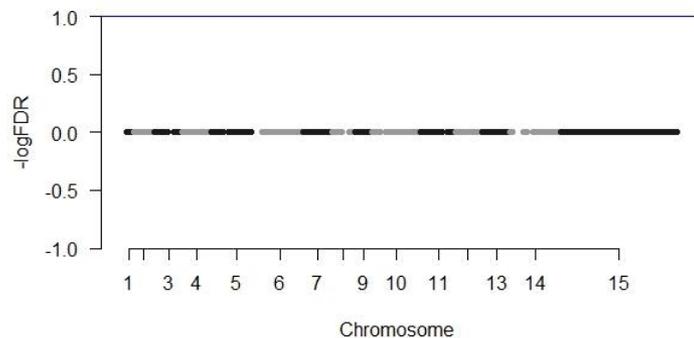
227 Línea en 1=FDR al 10% ; 1,3=FDR al 5%; 2=FDR al 1%; 3=0,1%

# GWAS MLM (Q+K) – RTO 2011

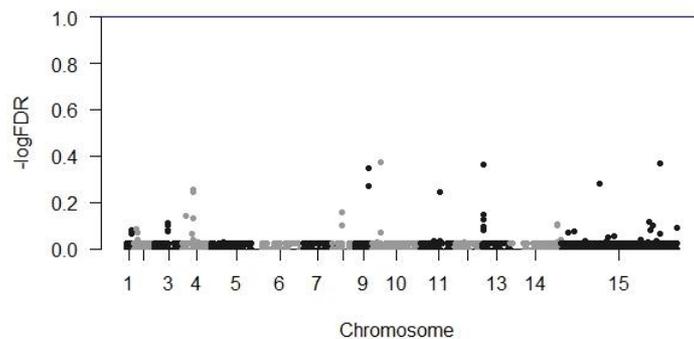
Manhattan plot RTO Barrow11 MLM



Manhattan plot RTO Cabildo11 MLM



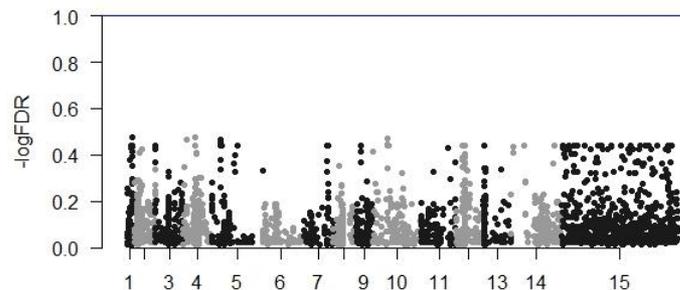
Manhattan plot RTO Pieres11 MLM



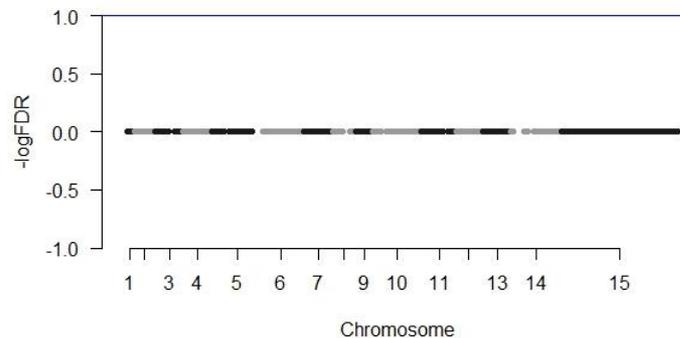
Línea en 1=FDR al 10% ; 1,3 FDR al 5%

# GWAS SUPER (Q+K) – RTO 2011

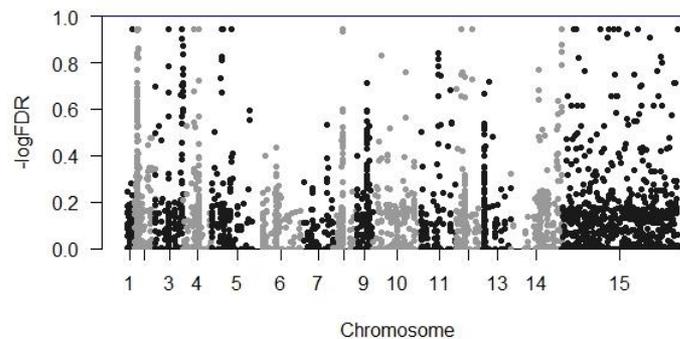
Manhattan plot RTO Cabildo11 SUPER



Manhattan plot RTOBw11 SUPER



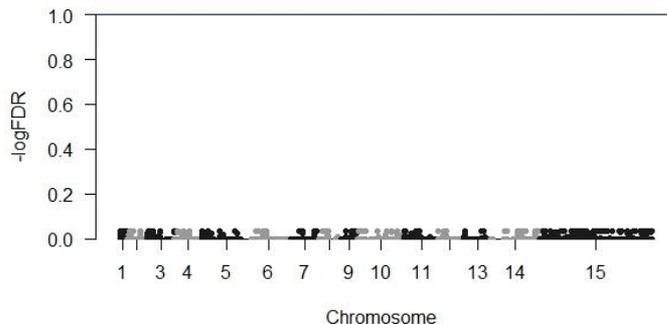
Manhattan plot RTO Pieres11 SUPER



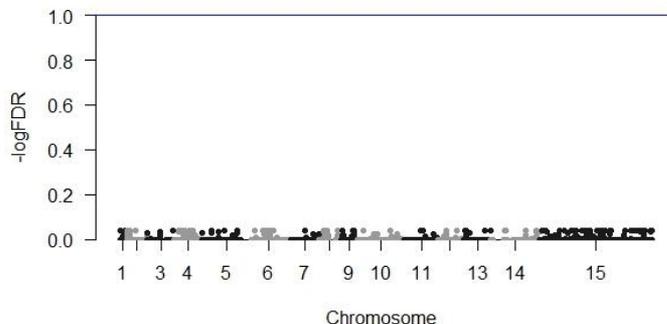
228 Línea en 1=FDR al 10% ; 1,3=FDR al 5%; 2=FDR al 1%; 3=0,1%

# GWAS MLM (Q+K) – RTO 2014

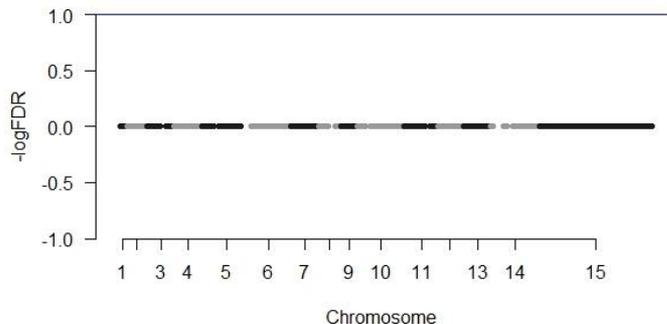
Manhattan plot RTO Barrow14 MLM



Manhattan plot RTO Cabildo14 MLM



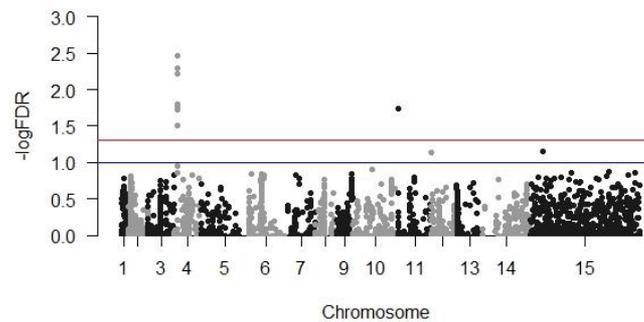
Manhattan plot RTO Pieres14 MLM



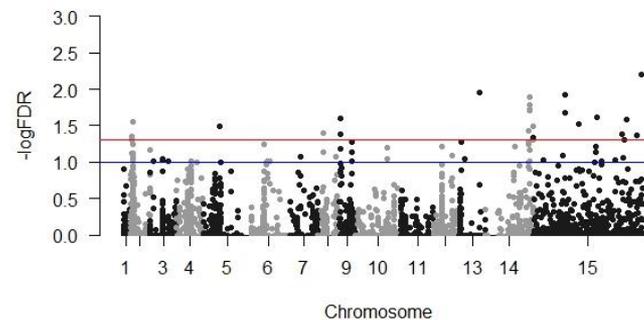
Línea en 1=FDR al 10% ; 1,3 FDR al 5%

# GWAS SUPER (Q+K) – RTO 2014

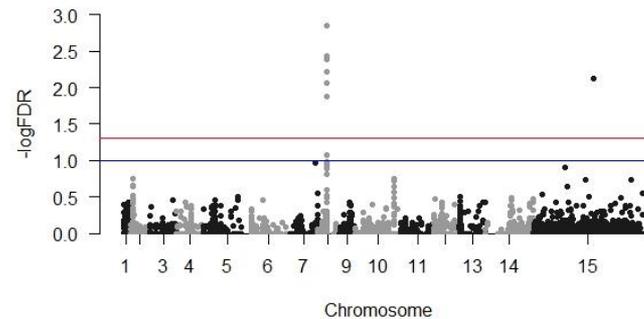
Manhattan plot RTO Barrow14 SUPER



Manhattan plot RTO Cabildo14 SUPER



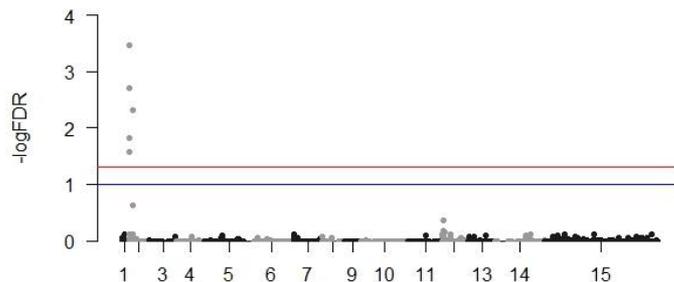
Manhattan plot RTO Pieres14 SUPER



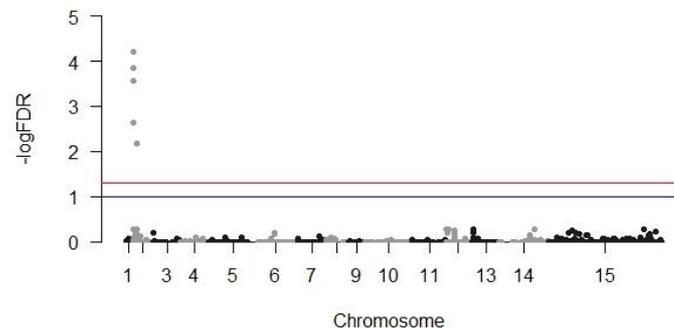
229 Línea en 1=FDR al 10% ; 1,3=FDR al 5%; 2=FDR al 1%; 3=0,1%

# GWAS MLM (Q+K) – SDS 2011

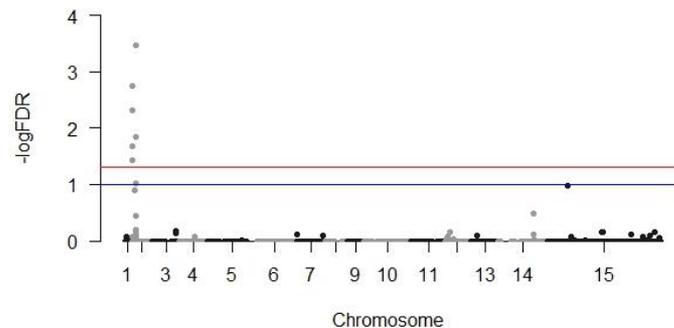
Manhattan plot SDS Barrow11 MLM



Manhattan plot SDS Cabildo11 MLM



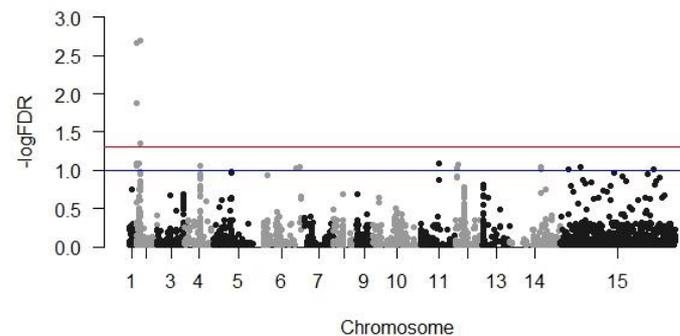
Manhattan plot SDS Pieres11 MLM



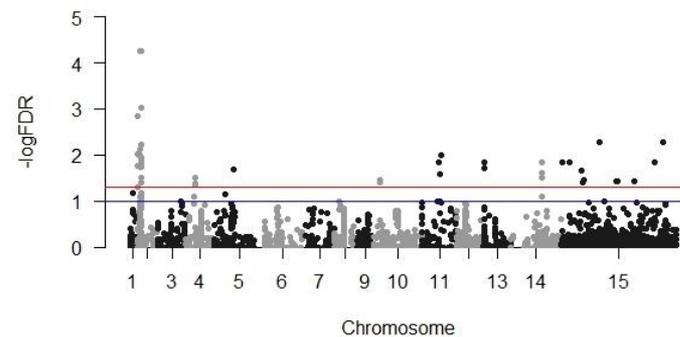
Línea en 1=FDR al 10% ; 1,3 FDR al 5%

# GWAS SUPER (Q+K) – SDS 2011

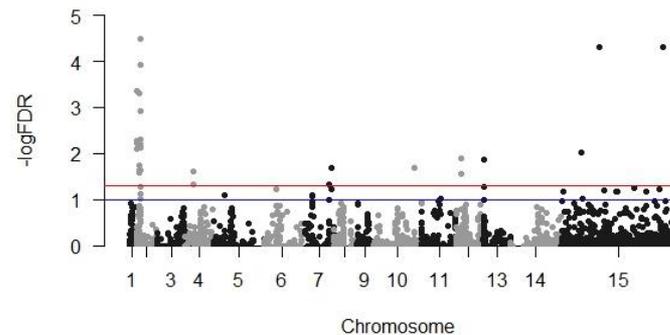
Manhattan plot SDS Barrow11 SUPER



Manhattan plot SDS cabildo11 SUPER



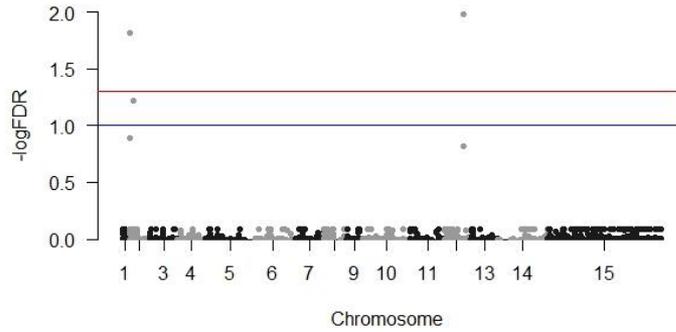
Manhattan plot SDS Pieres11 SUPER



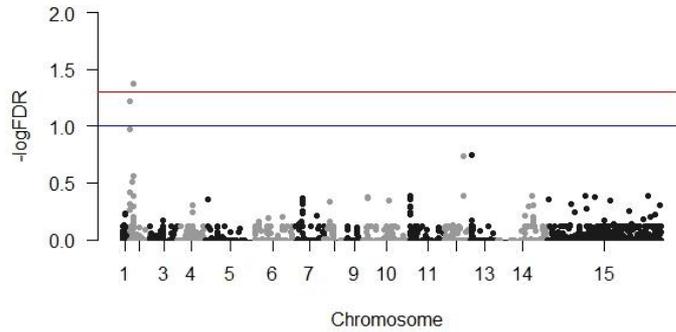
230 Línea en 1=FDR al 10% ; 1,3=FDR al 5%; 2=FDR al 1%; 3=0,1%

# GWAS MLM (Q+K) – SDS 2014

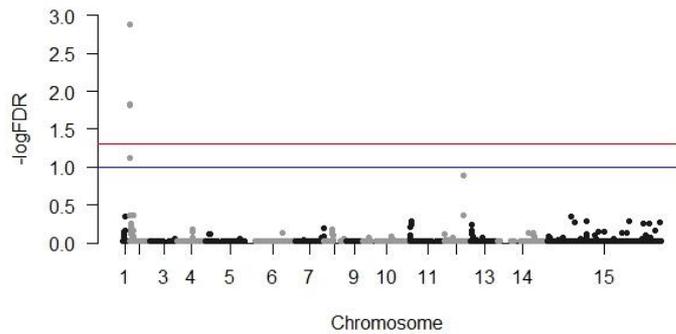
Manhattan plot SDS Barrow14 MLM



Manhattan plot SDS Cabildo14 MLM



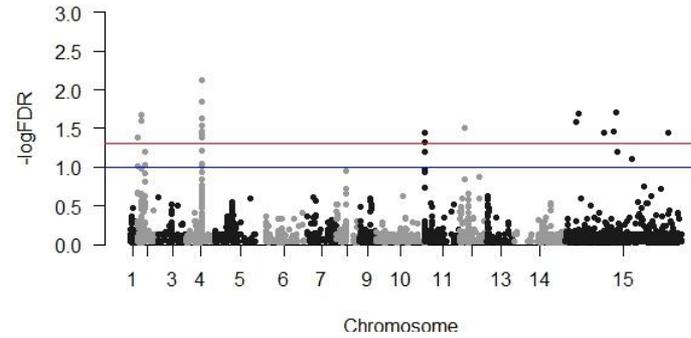
Manhattan plot SDS Pieres14 MLM



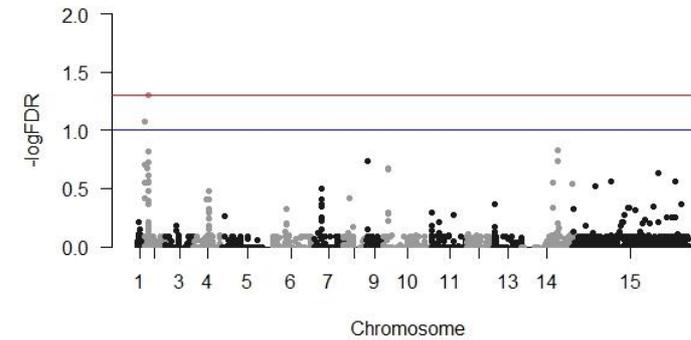
Línea en 1=FDR al 10% ; 1,3 FDR al 5%

# GWAS SUPER (Q+K) – SDS 2014

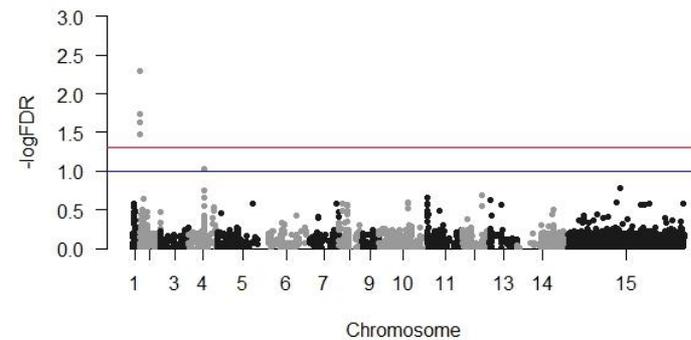
Manhattan plot SDS Barrow14 SUPER



Manhattan plot SDS Cabildo14 SUPER



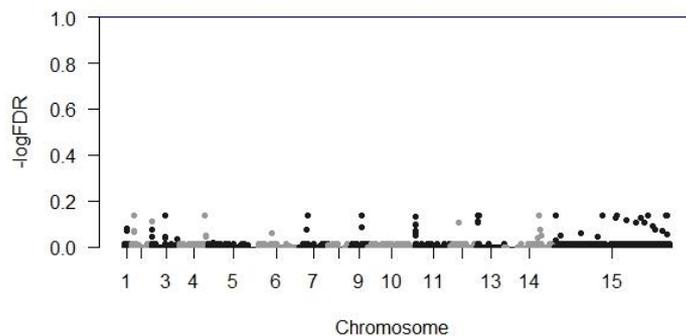
Manhattan plot SDS Pieres14 SUPER



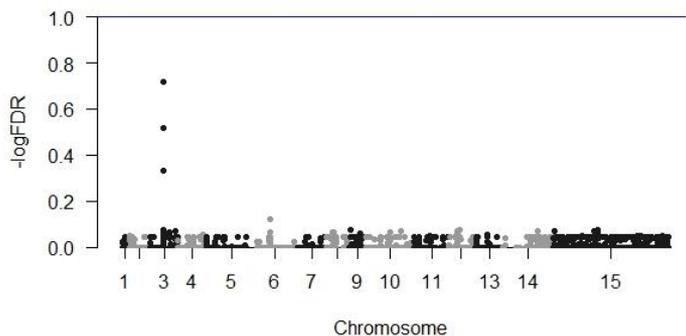
231 Línea en 1=FDR al 10% ; 1,3=FDR al 5%; 2=FDR al 1%; 3=0,1%

# GWAS MLM (Q+K) – TKW 2011

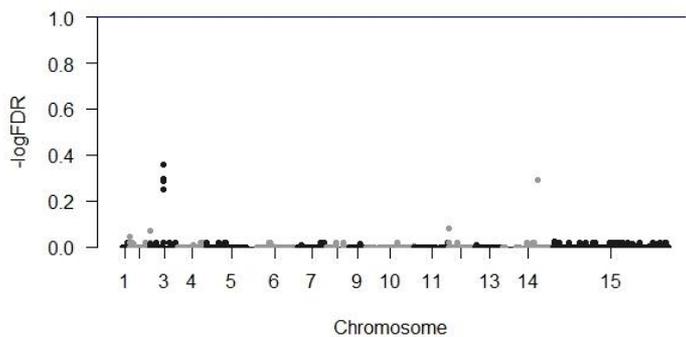
## Manhattan plot TKW Barrow11 MLM



## Manhattan plot TKW Cabildo11 MLM



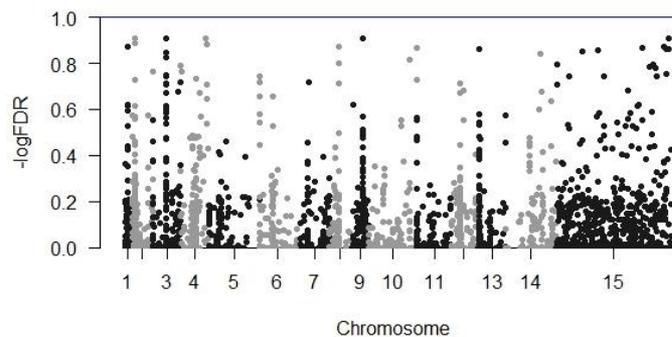
## Manhattan plot TKW Pieres11 MLM



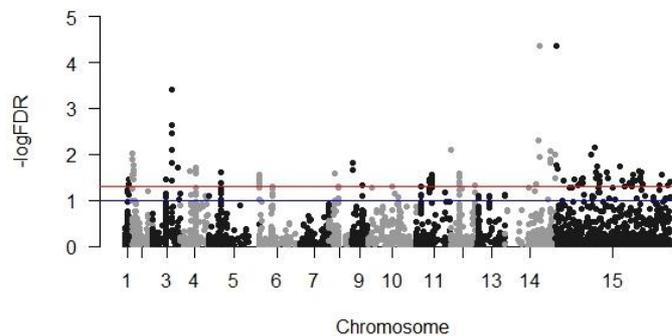
Línea en 1=FDR al 10% ; 1,3 FDR al 5%

# GWAS SUPER (Q+K) – TKW 2011

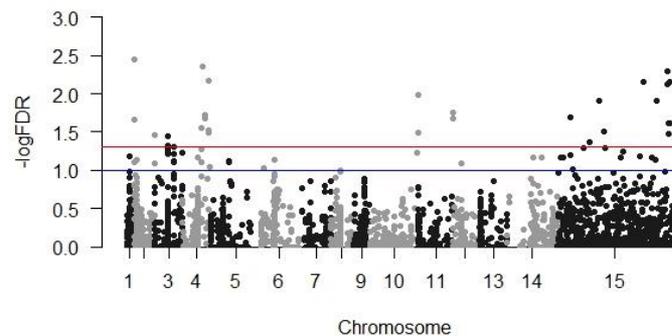
## Manhattan plot TKW Bw11 SUPER



## Manhattan plot TKW Cabildo11 SUPER



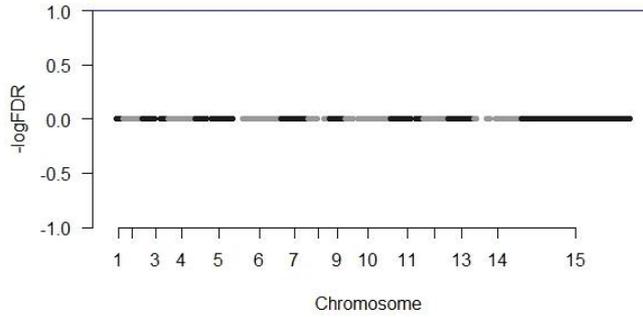
## Manhattan plot TKW Pieres11 SUPER



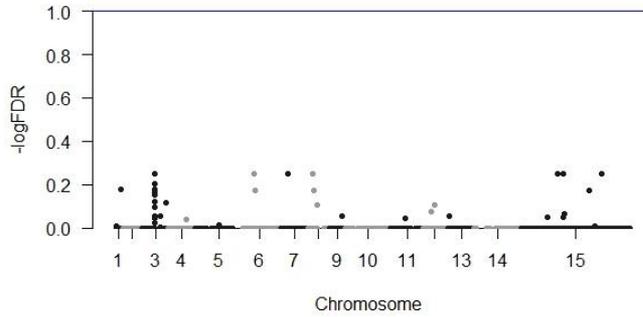
232 Línea en 1=FDR al 10% ; 1,3=FDR al 5%; 2=FDR al 1%; 3=0,1%

# GWAS MLM (Q+K) – TKW 2014

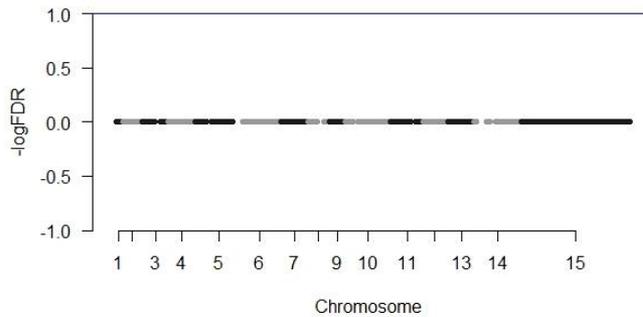
Manhattan plot TKW Barrow14 MLM



Manhattan plot TKW Cabildo14 MLM



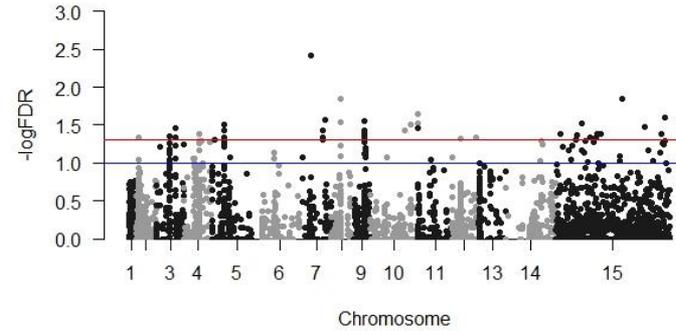
Manhattan plot TKW Pieres14 MLM



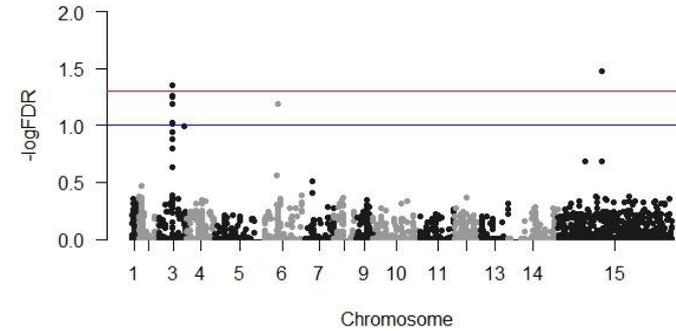
Línea en 1=FDR al 10% ; 1,3 FDR al 5%

# GWAS SUPER (Q+K) – TKW 2014

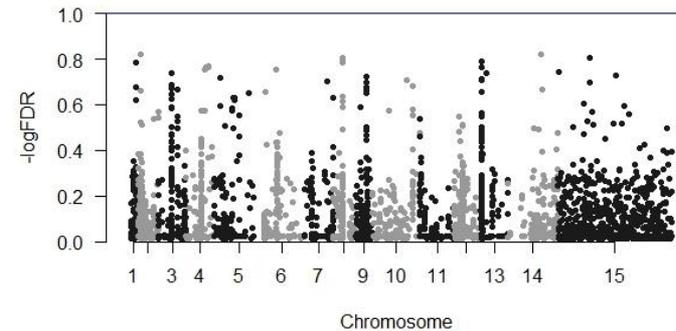
Manhattan plot TKW Barrow14 SUPER



Manhattan plot TKW Cabildo14 SUPER



Manhattan plot TKW Pieres14 SUPER



233 Línea en 1=FDR al 10% ; 1,3=FDR al 5%; 2=FDR al 1%; 3=0,1%

**Tabla AT12.** Marcadores significativos asociados a la duración de ciclo vegetativo (Hd). **Cromosoma:** en el trabajo de Allen et al., 2016 (sin mapear: sin posición en asignada dicho trabajo). **cM:** posición del marcador en el trabajo de Allen et al., 2016. **FDR%:** valor máximo de probabilidad de error, expresado en %.

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
HdBw11	AX-94458060	2B	66.33	5.83E-07	3.0288853	0.1	5
HdCa11	AX-94458060	2B	66.33	3.60E-05	1.6789485	5	
HdBw14	AX-94458060	2B	66.33	0.000203	1.1815938	10	
HdCa14	AX-94458060	2B	66.33	2.65E-08	4.1656281	0.01	
HdPs14	AX-94458060	2B	66.33	1.72E-08	3.9713041	0.1	
HdBw11	AX-94897349	5A	13.03	2.14E-05	2.1750348	1	
HdCa11	AX-94897349	5A	13.03	6.20E-08	3.4310946	0.1	
HdBw14	AX-94897349	5A	13.03	8.72E-05	1.2486411	10	
HdCa14	AX-94897349	5A	13.03	5.95E-05	1.9060898	5	
HdPs14	AX-94897349	5A	13.03	0.000172	1.4922195	5	
HdBw11	AX-94910468	7A	36.09	4.27E-07	3.141286	0.1	
HdCa11	AX-94910468	7A	36.09	0.000721	1.2307641	10	
HdBw14	AX-94910468	7A	36.09	4.17E-07	2.4268431	1	
HdCa14	AX-94910468	7A	36.09	7.6E-09	4.5091069	0.01	
HdPs14	AX-94910468	7A	36.09	9.39E-05	1.6292094	5	
HdBw11	PpdA1STS	sin mapear		8.83E-07	2.8827419	1	
HdCa11	PpdA1STS	sin mapear		4.77E-08	3.539576	0.1	
HdBw14	PpdA1STS	sin mapear		8.16E-12	3.9366114	0.1	
HdCa14	PpdA1STS	sin mapear		1.9E-10	4.5091069	0.01	
HdPs14	PpdA1STS	sin mapear		8.19E-09	4.1995677	0.01	
HdBw11	AX-94657532	7B	221.9	3.96E-05	2.0475094	1	4
HdCa11	AX-94657532	7B	221.9	0.001217	1.1139195	10	
HdCa14	AX-94657532	7B	221.9	2.09E-06	2.7538015	1	
HdPs14	AX-94657532	7B	221.9	7.52E-06	2.0011806	1	
HdBw11	AX-94852629	7B	221.9	3.96E-05	2.0475094	1	
HdCa11	AX-94852629	7B	221.9	0.001217	1.1139195	10	
HdCa14	AX-94852629	7B	221.9	2.16E-06	2.7451579	1	
HdPs14	AX-94852629	7B	221.9	1.18E-05	1.9336937	5	
HdBw11	AX-94387960	sin mapear		6.96E-08	3.7472031	0.1	
HdBw14	AX-94387960	sin mapear		0.000403	1.1043685	10	
HdCa14	AX-94387960	sin mapear		1.17E-06	2.9091797	1	
HdPs14	AX-94387960	sin mapear		0.000136	1.5485889	5	
HdCa11	PpdA1aGS105	sin mapear		0.000401	1.345471	5	
HdBw14	PpdA1aGS105	sin mapear		1.14E-05	1.5675965	5	
HdCa14	PpdA1aGS105	sin mapear		6.87E-06	2.40517	1	
HdPs14	PpdA1aGS105	sin mapear		1.79E-05	1.8750527	5	
HdBw11	AX-94493792	1A	58.79	0.001268	1.2167281	10	3
HdCa14	AX-94493792	1A	58.79	0.000863	1.3428331	10	
HdPs14	AX-94493792	1A	58.79	0.000668	1.1367078	10	
HdBw11	AX-94605029	1A	58.79	0.000141	1.7599052	5	
HdCa14	AX-94605029	1A	58.79	0.000509	1.480834	5	
HdPs14	AX-94605029	1A	58.79	6.52E-05	1.6959142	5	

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
HdBw11	AX-94607056	1A	58.79	0.000164	1.724103	5	3
HdCa14	AX-94607056	1A	58.79	0.000418	1.5282654	5	
HdPs14	AX-94607056	1A	58.79	0.00015	1.5254817	5	
HdBw11	AX-94638943	1A	58.79	0.000194	1.6857092	5	
HdCa14	AX-94638943	1A	58.79	0.000608	1.4359908	5	
HdPs14	AX-94638943	1A	58.79	0.000343	1.3072086	10	
HdBw11	AX-94773234	1A	58.79	0.000878	1.3145422	5	
HdCa14	AX-94773234	1A	58.79	0.001159	1.260135	10	
HdPs14	AX-94773234	1A	58.79	0.000207	1.4439506	5	
HdBw11	AX-94910059	1A	58.79	0.000941	1.2961917	10	
HdCa14	AX-94910059	1A	58.79	0.001325	1.2221684	10	
HdPs14	AX-94910059	1A	58.79	0.000729	1.1168075	10	
HdBw11	AX-95014454	1A	58.79	0.000141	1.7599052	5	
HdCa14	AX-95014454	1A	58.79	0.000954	1.3150085	10	
HdPs14	AX-95014454	1A	58.79	0.000313	1.332126	10	
HdBw11	AX-95020827	1A	58.79	0.00015	1.7450443	5	
HdCa14	AX-95020827	1A	58.79	0.000546	1.463302	5	
HdPs14	AX-95020827	1A	58.79	0.000201	1.4515212	5	
HdBw11	AX-95135871	1A	58.79	0.000161	1.729059	5	
HdCa14	AX-95135871	1A	58.79	0.000581	1.4477458	5	
HdPs14	AX-95135871	1A	58.79	0.000226	1.4213731	5	
HdBw11	AX-95154988	1A	58.79	0.000163	1.7255725	5	
HdCa14	AX-95154988	1A	58.79	0.000596	1.4408786	5	
HdPs14	AX-95154988	1A	58.79	0.000185	1.4730974	5	
HdBw11	AX-94810466	1B	61.73	0.000764	1.3509658	5	
HdCa14	AX-94810466	1B	61.73	0.001229	1.2436328	10	
HdPs14	AX-94810466	1B	61.73	0.000703	1.1249248	10	
HdBw11	AX-95218877	1B	61.73	0.001341	1.2017989	10	
HdBw14	AX-95218877	1B	61.73	0.000413	1.1010007	10	
HdCa14	AX-95218877	1B	61.73	0.000821	1.3562241	5	
HdBw11	AX-94395539	2B	61.48	2.95E-05	2.1099456	1	
HdCa14	AX-94395539	2B	61.48	1.54E-07	3.4789586	0.1	
HdPs14	AX-94395539	2B	61.48	0.000027	1.8216573	5	
HdBw11	AX-94643790	2B	61.15	5.84E-05	1.9619174	5	
HdCa14	AX-94643790	2B	61.15	6.27E-08	3.823536	0.1	
HdPs14	AX-94643790	2B	61.15	2.46E-06	2.1601354	1	
HdCa11	AX-94482952	3A	84.43	0.000951	1.1704133	10	
HdCa14	AX-94482952	3A	84.43	0.001082	1.2796059	10	
HdPs14	AX-94482952	3A	84.43	0.000302	1.34218	10	
HdCa11	AX-94713349	3A	84.43	0.000714	1.2329558	10	
HdCa14	AX-94713349	3A	84.43	0.002457	1.0494309	10	
HdPs14	AX-94713349	3A	84.43	0.000452	1.2335519	10	
HdCa11	AX-94900738	3A	84.43	0.000113	1.5460322	5	
HdCa14	AX-94900738	3A	84.43	0.00022	1.667191	5	
HdPs14	AX-94900738	3A	84.43	0.000111	1.5943754	5	
HdCa11	AX-95175980	3A	84.43	0.000174	1.4833072	5	

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos	
HdCa14	AX-95175980	3A	84.43	0.001713	1.1490794	10	3	
HdPs14	AX-95175980	3A	84.43	0.000138	1.5454596	5		
HdCa11	AX-95160995	5A	13.03	4.14E-05	1.6653569	5		
HdBw14	AX-95160995	5A	13.03	2.00E-05	1.4471484	5		
HdCa14	AX-95160995	5A	13.03	4.22E-06	2.5498914	1		
HdBw11	AX-94526376	6A	0	0.000144	1.7542273	5		
HdBw14	AX-94526376	6A	0	0.000159	1.2032593	10		
HdCa14	AX-94526376	6A	0	0.000194	1.6922602	5		
HdBw11	AX-94847471	7A	35.47	4.01E-06	2.4765827	1		
HdCa14	AX-94847471	7A	35.47	5.47E-06	2.4726877	1		
HdPs14	AX-94847471	7A	35.47	0.000377	1.2818788	10		
HdCa11	AX-94579514	7B	189.8	0.001318	1.0950616	10		
HdBw14	AX-94579514	7B	189.8	0.000724	1.0167633	10		
HdCa14	AX-94579514	7B	189.8	0.000149	1.7431777	5		
HdBw11	AX-94695663	sin mapear		1.33E-05	2.2639806	1		
HdCa14	AX-94695663	sin mapear		2.43E-06	2.7116919	1		
HdPs14	AX-94695663	sin mapear		0.001042	1.0407795	10		
HdBw11	AX-94745092	sin mapear		2.16E-05	2.1729465	1		
HdCa14	AX-94745092	sin mapear		2.99E-06	2.6522093	1		
HdPs14	AX-94745092	sin mapear		0.000503	1.2061039	10		
HdBw11	AX-94844583	sin mapear		0.001662	1.1451207	10		
HdBw14	AX-94844583	sin mapear		0.000114	1.2284044	10		
HdCa14	AX-94844583	sin mapear		9.55E-05	1.8231753	5		
HdBw11	AX-94877635	sin mapear		0.000281	1.5979382	5		
HdCa14	AX-94877635	sin mapear		0.000482	1.493934	5		
HdPs14	AX-94877635	sin mapear		0.000191	1.4652246	5		
HdBw11	AX-95112961	sin mapear		0.00084	1.3259965	5		
HdCa14	AX-95112961	sin mapear		0.002055	1.0980198	10		
HdPs14	AX-95112961	sin mapear		0.000958	1.0579415	10		
HdBw11	AX-95202784	sin mapear		0.000246	1.6300643	5		
HdCa14	AX-95202784	sin mapear		0.000249	1.6426325	5		
HdPs14	AX-95202784	sin mapear		0.000013	1.9200535	5		
HdBw11	AX-95113161	1A	88.71	0.000465	1.4767505	5		2
HdCa14	AX-95113161	1A	88.71	0.000142	1.7517645	5		
HdCa14	AX-95161376	1A	58.79	0.001206	1.2489138	10		
HdPs14	AX-95161376	1A	58.79	0.000502	1.2064319	10		
HdBw11	AX-95629375	1A	88.71	0.001446	1.1817287	10		
HdCa14	AX-95629375	1A	88.71	0.001557	1.1760675	10		
HdBw11	AX-94711346	1B	24.64	1.37E-07	3.5346334	0.1		
HdCa14	AX-94711346	1B	24.64	0.002397	1.0560656	10		
HdBw11	AX-94716030	1B	35.34	0.000733	1.3616718	5		
HdCa14	AX-94716030	1B	35.34	0.001537	1.1798818	10		
HdBw14	AX-94385320	2A	22.81	1.15E-05	1.566104	5		
HdCa14	AX-94385320	2A	22.81	0.000919	1.3254716	10		
HdBw11	AX-94475676	2A	162.5	0.002011	1.0960661	10		
HdCa14	AX-94475676	2A	162.5	0.000829	1.3536584	5		

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
HdCa14	AX-94594842	2A	24.5	0.000209	1.678084	5	2
HdPs14	AX-94594842	2A	24.5	0.000682	1.1320475	10	
HdCa14	AX-94717360	2A	22.81	1.58E-05	2.1771667	1	
HdPs14	AX-94717360	2A	22.81	0.001227	1.0085351	10	
HdBw11	AX-94525631	2B	65.83	6.36E-07	2.9978025	1	
HdCa14	AX-94525631	2B	65.83	0.000558	1.4579558	5	
HdBw11	AX-94817182	2B	65.83	2.98E-04	1.5842663	5	
HdCa11	AX-94817182	2B	65.83	0.000512	1.2996169	10	
HdBw11	AX-95077443	2B	85.21	2.06E-05	2.1827215	1	
HdCa14	AX-95077443	2B	85.21	0.000237	1.6523669	5	
HdCa11	AX-94397869	3A	84.43	1.81E-04	1.4774929	5	
HdPs14	AX-94397869	3A	84.43	0.000115	1.587387	5	
HdCa11	AX-94498500	3A	198.54	0.000694	1.2388964	10	
HdCa14	AX-94498500	3A	198.54	0.002275	1.070149	10	
HdCa11	AX-94522663	3A	84.43	0.000238	1.4343132	5	
HdPs14	AX-94522663	3A	84.43	0.000176	1.4855867	5	
HdCa14	AX-94565139	3A	84.43	0.002609	1.0334915	10	
HdPs14	AX-94565139	3A	84.43	0.000647	1.1444331	10	
HdBw11	AX-94603022	3A	84.43	0.000964	1.2895848	10	
HdCa11	AX-94603022	3A	84.43	4.21E-05	1.6635202	5	
HdCa11	AX-94659266	3A	84.43	2.58E-04	1.4209031	5	
HdPs14	AX-94659266	3A	84.43	0.000171	1.4930742	5	
HdCa11	AX-94734504	3A	84.43	0.000364	1.362656	5	
HdPs14	AX-94734504	3A	84.43	0.000244	1.400229	5	
HdCa11	AX-94798864	3A	84.43	7.23E-04	1.2301789	10	
HdPs14	AX-94798864	3A	84.43	0.000895	1.072113	10	
HdCa11	AX-95108369	3A	84.43	0.000117	1.5411965	5	
HdPs14	AX-95108369	3A	84.43	9.23E-05	1.6326346	5	
HdCa11	AX-95174994	3A	84.43	0.000258	1.4209031	5	
HdPs14	AX-95174994	3A	84.43	0.000195	1.460147	5	
HdBw14	AX-94552332	4A	214.31	0.000547	1.0606947	10	
HdCa14	AX-94552332	4A	214.31	2.17E-05	2.1026468	1	
HdBw14	AX-94651591	4A	214.31	0.000771	1.0066295	10	
HdCa14	AX-94651591	4A	214.31	0.000393	1.5422911	5	
HdCa14	AX-94543294	4B	62.43	1.62E-04	1.7270393	5	
HdPs14	AX-94543294	4B	62.43	0.001235	1.0071897	10	
HdBw11	AX-94544686	4B	57.46	8.95E-06	2.3340526	1	
HdCa14	AX-94544686	4B	57.46	0.000205	1.6819167	5	
HdBw11	AX-94732643	4B	31.85	3.58E-05	2.0694902	1	
HdCa14	AX-94732643	4B	31.85	0.00078	1.3702835	5	
HdCa11	AX-95630515	4B	125.6	0.000891	1.1850521	10	
HdBw14	AX-95630515	4B	125.6	0.000224	1.1724024	10	
HdBw11	AX-94403832	5A	11.38	0.000279	1.600303	5	
HdCa11	AX-94403832	5A	11.38	0.001784	1.0224051	10	
HdBw11	AX-94406590	5A	40.05	0.000147	1.7499005	5	
HdCa14	AX-94406590	5A	40.05	0.001186	1.2537047	10	

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
HdBw11	AX-94654737	5A	10.64	0.000434	1.4938348		5
HdCa11	AX-94654737	5A	10.64	0.001103	1.1367426		10
HdCa11	AX-94493169	5B	104	1.14E-03	1.1281478		10
HdCa14	AX-94493169	5B	104	0.001742	1.144286		10
HdCa14	AX-94523405	5B	115.02	3.96E-06	2.5686339		1
HdPs14	AX-94523405	5B	115.02	4.35E-05	1.7578264		5
HdCa11	AX-95070532	5B	104	6.22E-04	1.2613303		10
HdCa14	AX-95070532	5B	104	0.000714	1.3939663		5
HdCa11	AX-95168764	5B	107.7	0.001645	1.0419645		10
HdCa14	AX-95168764	5B	107.7	0.000213	1.6737106		5
HdBw11	AX-94921385	6A	95.92	0.000944	1.2952624		10
HdCa14	AX-94921385	6A	95.92	7.82E-05	1.8581224		5
HdCa11	AX-94505942	6B	123.2	0.001591	1.0499772		10
HdCa14	AX-94505942	6B	123.2	6.01E-06	2.44453		1
HdCa14	AX-94442393	7A	30.66	0.000254	1.6383862		5
HdPs14	AX-94442393	7A	30.66	0.000394	1.2696993		10
HdBw11	AX-94624431	7A	29.9	9.92E-04	1.2820778		10
HdCa14	AX-94624431	7A	29.9	0.000548	1.4623198		5
HdCa14	AX-94906538	7A	29.86	0.002325	1.0643587		10
HdPs14	AX-94906538	7A	29.86	0.000373	1.284515		10
HdBw11	AX-95186853	7A	33.72	2.19E-03	1.0746054		10
HdCa14	AX-95186853	7A	33.72	0.001844	1.1282364		10
HdBw11	AX-95629382	7A	30.27	0.001972	1.101115		10
HdCa14	AX-95629382	7A	30.27	0.000799	1.3637696		5
HdBw11	AX-95630164	7A	30.59	0.002441	1.0484028		10
HdCa14	AX-95630164	7A	30.59	0.001264	1.2355595		10
HdBw11	AX-94512819	7B	305.67	0.001398	1.1906206		10
HdCa11	AX-94512819	7B	305.67	5.5E-06	1.8377831		5
HdCa11	AX-94634020	7B	307.93	0.001357	1.0881108		10
HdCa14	AX-94634020	7B	307.93	0.00006	1.9048736		5
HdCa11	AX-94796657	7B	307.93	1.57E-04	1.498258		5
HdCa14	AX-94796657	7B	307.93	0.0002	1.6869027		5
HdCa11	AX-94936984	7B	157.14	0.000332	1.3785526		5
HdBw14	AX-94936984	7B	157.14	0.00076	1.0090365		10
HdCa14	AX-95130728	7B	98.62	1.63E-03	1.1633082		10
HdPs14	AX-95130728	7B	98.62	0.000204	1.4475083		5
HdCa14	AX-95248379	7B	112.14	0.000687	1.4039627		5
HdPs14	AX-95248379	7B	112.14	0.000945	1.0607464		10
HdBw11	AX-94459558	sin mapear		1.44E-08	4.1663202	0.01	
HdBw14	AX-94459558	sin mapear		0.000555	1.0584072		10
HdCa14	AX-94494687	sin mapear		0.001904	1.1192379		10
HdPs14	AX-94494687	sin mapear		0.001145	1.0219123		10
HdCa14	AX-94533005	sin mapear		1.87E-05	2.1372516		1
HdPs14	AX-94533005	sin mapear		0.000242	1.4027384		5
HdBw11	AX-94540603	sin mapear		9.31E-04	1.29883		10
HdCa14	AX-94540603	sin mapear		6.82E-05	1.8822373		5

2

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
HdBw14	AX-94932858	sin mapear		0.000654	1.0330063	10	2
HdCa14	AX-94932858	sin mapear		0.000944	1.3179215	10	
HdBw11	AX-95124961	sin mapear		1.44E-03	1.1819012	10	
HdPs14	AX-95124961	sin mapear		0.000391	1.272316	10	
HdBw11	AX-95146929	sin mapear		0.002212	1.0724226	10	
HdCa14	AX-95146929	sin mapear		0.000444	1.5137409	5	
HdBw11	AX-95220897	sin mapear		0.000434	1.4936471	5	
HdCa14	AX-95220897	sin mapear		0.000897	1.3321478	10	
HdCa14	AX-95685381	sin mapear		0.001654	1.1590371	10	
HdPs14	AX-95685381	sin mapear		0.000466	1.2254171	10	
HdBw11	PpdA1aGS100	sin mapear		4.65E-05	2.0126851	1	
HdCa11	PpdA1aGS100	sin mapear		0.000281	1.4070256	5	
HdCa14	AX-94390204	1A	81.68	0.001173	1.2568529	10	1
HdBw11	AX-94690045	1A	88.71	0.002105	1.0847209	10	
HdBw11	AX-95148214	1A	88.71	0.000841	1.3257656	5	
HdBw11	AX-95255804	1A	88.71	0.001956	1.1031961	10	
HdCa14	AX-95630536	1A	54.04	0.000707	1.3964243	5	
HdBw11	AX-94382922	1B	88.94	0.0004	1.5137712	5	
HdBw11	AX-94395727	1B	57.06	0.000275	1.6035221	5	
HdBw11	AX-94395875	1B	99.31	0.001901	1.1103962	10	
HdBw11	AX-94401616	1B	61.73	0.000965	1.2895064	10	
HdBw11	AX-94417303	1B	111.86	0.000156	1.735958	5	
HdCa14	AX-94466262	1B	24.64	0.002885	1.0074134	10	
HdBw11	AX-94481264	1B	38.86	0.000074	1.908153	5	
HdBw11	AX-94517103	1B	62.11	0.002865	1.0109915	10	
HdBw11	AX-94534534	1B	97.59	0.001455	1.1800564	10	
HdCa14	AX-94665545	1B	61.73	0.001374	1.2118566	10	
HdBw11	AX-94719104	1B	97.59	0.001224	1.2261197	10	
HdBw11	AX-94747858	1B	61.73	0.002236	1.0697078	10	
HdBw11	AX-94757270	1B	38.86	0.000531	1.4440336	5	
HdBw11	AX-94761084	1B	92.32	0.001067	1.2627942	10	
HdBw11	AX-94773580	1B	62.11	0.000141	1.7589067	5	
HdCa14	AX-94783957	1B	75.01	0.002916	1.0046227	10	
HdBw11	AX-94793167	1B	55.05	0.002677	1.0266413	10	
HdBw11	AX-94807857	1B	90.63	0.001176	1.2367211	10	
HdBw11	AX-94820148	1B	88.94	0.000354	1.5429476	5	
HdBw11	AX-94871042	1B	55.05	0.000709	1.370336	5	
HdCa14	AX-94945493	1B	35.34	0.002841	1.0113238	10	
HdBw11	AX-95016154	1B	95.03	0.001323	1.2053939	10	
HdBw11	AX-95181599	1B	88.94	0.000322	1.5658049	5	
HdBw11	AX-95229114	1B	61.73	0.00082	1.3324454	5	
HdBw11	AX-95629856	1B	35.63	0.00098	1.2853683	10	
HdBw11	AX-95630094	1B	97.59	0.002397	1.0527836	10	
HdBw11	AX-95653055	1B	35.34	0.001542	1.1647405	10	
HdCa11	AX-94431053	2A	83.23	0.001307	1.0971039	10	

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
HdCa11	AX-94431831	2A	83.23	0.001307	1.0971039	10	1
HdCa11	AX-94437323	2A	83.23	0.001307	1.0971039	10	
HdCa11	AX-94439506	2A	83.23	0.001307	1.0971039	10	
HdCa11	AX-94456223	2A	83.23	0.001307	1.0971039	10	
HdCa11	AX-94472747	2A	83.23	0.001307	1.0971039	10	
HdCa11	AX-94482471	2A	83.6	0.001307	1.0971039	10	
HdCa11	AX-94485356	2A	83.23	0.001307	1.0971039	10	
HdCa14	AX-94588971	2A	124.18	0.000458	1.5065505	5	
HdCa11	AX-94631087	2A	40.91	0.001386	1.0830448	10	
HdCa11	AX-94675505	2A	83.23	0.000778	1.2147459	10	
HdCa11	AX-94728124	2A	83.23	0.00178	1.0228309	10	
HdCa11	AX-94750740	2A	48.38	0.000662	1.2484566	10	
HdCa11	AX-94806685	2A	83.23	0.000698	1.2376969	10	
HdCa14	AX-94827966	2A	124.18	0.001163	1.2592372	10	
HdCa11	AX-94844172	2A	83.23	0.001307	1.0971039	10	
HdBw11	AX-94864373	2A	1.59	0.000146	1.7508099	5	
HdCa14	AX-94881363	2A	124.18	0.001073	1.2821519	10	
HdPs14	AX-94974299	2A	164.09	0.00103	1.0430938	10	
HdCa11	AX-95016387	2A	83.09	0.001307	1.0971039	10	
HdCa11	AX-95072055	2A	83.6	0.001307	1.0971039	10	
HdCa11	AX-95097447	2A	83.23	0.001335	1.0920494	10	
HdCa11	AX-95164656	2A	83.23	0.000684	1.2416953	10	
HdCa14	AX-95189751	2A	124.18	0.001657	1.1584107	10	
HdCa11	AX-95228444	2A	83.23	0.00095	1.1708501	10	
HdCa11	AX-95250363	2A	83.23	0.001307	1.0971039	10	
HdCa11	AX-95652842	2A	83.23	0.001307	1.0971039	10	
HdCa14	AX-94488406	2B	121.05	0.000123	1.7782324	5	
HdPs14	AX-94533257	2B	9.51	0.000224	1.4227968	5	
HdCa14	AX-94642776	2B	0	0.000522	1.4743668	5	
HdBw14	AX-94675099	2B	9.51	0.000361	1.1185872	10	
HdBw11	AX-94681927	2B	88.71	0.001372	1.1955882	10	
HdCa14	AX-94708698	2B	105.38	0.000685	1.4049248	5	
HdCa14	AX-94911146	2B	108.11	0.000123	1.7782324	5	
HdBw11	AX-94948233	2B	75.53	0.00094	1.296441	10	
HdBw11	AX-94984146	2B	89.05	0.002093	1.0860792	10	
HdPs14	AX-94989593	2B	9.51	0.001197	1.0133297	10	
HdBw11	AX-95088904	2B	88.71	0.000913	1.3041203	5	
HdBw11	AX-95092568	2B	89.05	0.001326	1.2047406	10	
HdBw11	AX-95188161	2B	89.05	0.001042	1.2688969	10	
HdBw11	AX-94395622	3A	3.45	0.000655	1.3906462	5	
HdBw11	AX-94416693	3A	3.45	0.001704	1.1385829	10	
HdBw11	AX-94421072	3A	3.45	0.001129	1.2476684	10	
HdBw11	AX-94451685	3A	3.45	0.000736	1.3607174	5	
HdBw11	AX-94461092	3A	3.45	0.000656	1.3901529	5	
HdBw11	AX-94480742	3A	71.81	0.000105	1.8271376	5	

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
HdBw11	AX-94486651	3A	3.45	0.000736	1.3607174	5	1
HdBw11	AX-94508409	3A	72.33	6.52E-05	1.9371685	5	
HdPs14	AX-94521831	3A	84.43	0.000469	1.2241578	10	
HdBw11	AX-94530229	3A	3.45	0.001655	1.1461817	10	
HdCa11	AX-94561372	3A	84.43	0.001367	1.0863509	10	
HdBw11	AX-94582851	3A	3.45	0.001956	1.1031944	10	
HdBw11	AX-94630312	3A	72.33	8.28E-05	1.8825213	5	
HdCa14	AX-94685875	3A	3.45	0.001228	1.2437941	10	
HdCa14	AX-94712794	3A	127.87	0.000377	1.5518399	5	
HdPs14	AX-94714284	3A	84.43	0.000109	1.5994332	5	
HdCa11	AX-94716985	3A	196.94	0.000187	1.4721321	5	
HdCa14	AX-94805904	3A	127.08	0.001461	1.1942581	10	
HdBw11	AX-94866206	3A	3.45	0.001704	1.1385829	10	
HdBw11	AX-94944930	3A	3.45	0.001205	1.2301638	10	
HdBw11	AX-94976911	3A	5.14	0.001704	1.1385829	10	
HdBw11	AX-95012846	3A	3.45	0.001115	1.250876	10	
HdCa14	AX-95013434	3A	127.87	0.001485	1.1896243	10	
HdCa11	AX-95083926	3A	84.43	0.001437	1.074458	10	
HdBw11	AX-95087090	3A	3.45	0.00074	1.3592636	5	
HdBw11	AX-95105613	3A	72.33	0.000105	1.8271376	5	
HdBw11	AX-95172665	3A	70.64	8.28E-05	1.8825213	5	
HdCa14	AX-95218695	3A	127.87	0.001485	1.1896243	10	
HdBw11	AX-95233036	3A	3.45	0.001704	1.1385829	10	
HdCa14	AX-95629213	3A	118.45	0.002433	1.0520974	10	
HdBw11	AX-95630046	3A	71.81	0.000105	1.8271376	5	
HdCa14	AX-94535106	3B	85.27	0.000761	1.3770024	5	
HdCa14	AX-95020695	3B	85.27	0.001077	1.2811231	10	
HdCa14	AX-95099372	3B	85.27	0.00268	1.0264484	10	
HdBw14	AX-95239173	3B	200.3	0.000306	1.1387658	10	
HdBw11	AX-94401057	4A	72.54	0.00265	1.0290103	10	
HdCa14	AX-94416122	4A	214.31	0.001195	1.2516072	10	
HdCa14	AX-94544558	4A	214.72	0.000165	1.7235998	5	
HdCa14	AX-94555122	4A	214.31	0.001451	1.1963238	10	
HdCa14	AX-94627971	4A	214.31	0.000396	1.5409504	5	
HdCa14	AX-94640026	4A	72.97	0.001614	1.1659788	10	
HdCa14	AX-94677424	4A	214.31	0.00093	1.3220713	10	
HdCa14	AX-94876891	4A	210.24	0.000826	1.354849	5	
HdCa14	AX-95126960	4A	210.24	2.83E-05	2.0461439	1	
HdCa14	AX-95197687	4A	102	0.000711	1.3949506	5	
HdCa14	AX-95208702	4A	210.24	0.00101	1.2990897	10	
HdCa14	AX-95237430	4A	214.31	0.002231	1.0755376	10	
HdBw11	AX-94421320	4B	62.57	1.66E-05	2.223202	1	
HdBw11	AX-94511099	4B	57.46	0.000356	1.541582	5	
HdBw11	AX-94512748	4B	30.45	0.000428	1.4973654	5	
HdBw11	AX-94527987	4B	62.57	0.001988	1.099087	10	

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
HdBw11	AX-94542156	4B	57.46	0.000359	1.5400214	5	1
HdBw11	AX-94734340	4B	62.57	3.78E-05	2.0578081	1	
HdBw11	AX-94740598	4B	62.57	0.001378	1.1944084	10	
HdBw14	AX-94915722	4B	31.85	0.000484	1.0785594	10	
HdBw11	AX-94954115	4B	62.57	0.002952	1.0042802	10	
HdBw14	AX-95090175	4B	24.02	0.000294	1.143548	10	
HdCa14	AX-95178548	4B	63.44	0.002396	1.0561568	10	
HdCa14	AX-95191849	4B	62.57	0.002396	1.0561568	10	
HdCa11	AX-95227888	4B	134.11	0.000376	1.3570212	5	
HdBw14	AX-94399337	5A	13.83	0.000725	1.0166374	10	
HdCa11	AX-94428612	5A	40.51	0.001217	1.1137464	10	
HdBw11	AX-94542396	5A	32.9	0.000711	1.3694592	5	
HdCa14	AX-94577029	5A	92.18	0.000761	1.3768844	5	
HdBw11	AX-94651425	5A	89.02	0.002077	1.0880381	10	
HdBw11	AX-95099367	5A	89.02	0.000416	1.5038588	5	
HdCa14	AX-95107770	5A	91.37	2.65E-05	2.059733	1	
HdCa11	AX-95259552	5A	44.01	0.000792	1.2108091	10	
HdCa11	AX-94426211	5B	102.5	0.000393	1.3487316	5	
HdBw11	AX-94438836	5B	229.22	0.000843	1.3250121	5	
HdCa14	AX-94453200	5B	112.7	0.00029	1.6099355	5	
HdCa11	AX-94552728	5B	102.5	0.000396	1.347604	5	
HdBw11	AX-94562180	5B	228.42	0.001356	1.1988491	10	
HdBw14	AX-94597114	5B	254.02	0.000325	1.1317793	10	
HdCa11	AX-94619240	5B	208.42	0.00102	1.1547794	10	
HdBw14	AX-94661528	5B	166.72	0.000754	1.0102022	10	
HdCa11	AX-94664142	5B	102.5	0.000641	1.2551659	10	
HdCa11	AX-94664153	5B	149.36	0.001458	1.0710367	10	
HdBw11	AX-94711368	5B	6.86	0.000238	1.6373698	5	
HdCa11	AX-94821607	5B	209.94	0.000814	1.2048906	10	
HdCa11	AX-94866863	5B	210	0.00102	1.1547794	10	
HdCa11	AX-94972025	5B	209.94	0.001113	1.1347126	10	
HdCa11	AX-95022480	5B	211.3	5.99E-05	1.6257195	5	
HdCa11	AX-95077961	5B	102.5	0.000812	1.2054946	10	
HdCa11	AX-95090344	5B	220.94	0.001827	1.0166412	10	
HdCa11	AX-95142193	5B	207.61	0.001046	1.1489902	10	
HdCa11	AX-95197417	5B	24.23	1.19E-05	1.7733337	5	
HdCa11	AX-95202751	5B	210.77	0.000164	1.4925628	5	
HdBw14	AX-95227398	5B	119.49	0.000549	1.060052	10	
HdCa11	AX-95227700	5B	102.5	0.000812	1.2054946	10	
HdCa11	AX-95232147	5B	149.36	0.001111	1.1350979	10	
HdBw14	AX-95245468	5B	166.58	0.000754	1.0102022	10	
HdCa11	AX-95248799	5B	210.32	0.001113	1.1347126	10	
HdCa11	AX-95679618	5B	102.31	0.000396	1.347604	5	
HdBw11	AX-94461279	6A	183.23	0.001248	1.2209265	10	
HdCa14	AX-94623196	6A	221.75	0.001166	1.2586608	10	

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
HdBw11	AX-94418040	6B	40.97	0.002052	1.0910093	10	1
HdPs14	AX-94444496	6B	81.39	7.41E-05	1.6739286	5	
HdCa14	AX-94447557	6B	130.12	0.001459	1.1946182	10	
HdCa14	AX-94490363	6B	130.12	0.000771	1.3735058	5	
HdCa14	AX-94554589	6B	131.81	0.000741	1.3841974	5	
HdCa14	AX-94554671	6B	160.1	0.002825	1.0128038	10	
HdCa14	AX-94584253	6B	130.12	0.001286	1.2305695	10	
HdCa14	AX-94661617	6B	131.81	0.000787	1.3677004	5	
HdCa14	AX-94676322	6B	131.81	0.000967	1.3113055	10	
HdCa14	AX-94685270	6B	130.12	0.000943	1.3181618	10	
HdCa14	AX-94707895	6B	2.48	0.00159	1.1701958	10	
HdCa14	AX-94859969	6B	130.12	0.000596	1.4412106	5	
HdCa14	AX-94878987	6B	130.12	0.000703	1.3982347	5	
HdPs14	AX-94916148	6B	81.39	0.000952	1.0592755	10	
HdCa14	AX-94916571	6B	2.48	0.002339	1.0627198	10	
HdCa14	AX-94920804	6B	130.12	0.000225	1.6627613	5	
HdBw11	AX-95164366	6B	84.61	0.000155	1.7379634	5	
HdBw11	AX-95244177	6B	42.87	2.39E-05	2.1531485	1	
HdBw11	AX-94384640	7A	30.27	0.000591	1.4169787	5	
HdCa14	AX-94384726	7A	30.27	0.002537	1.040932	10	
HdBw14	AX-94422709	7A	29.86	9.69E-05	1.2406291	10	
HdCa14	AX-94444928	7A	27.21	0.001131	1.2671229	10	
HdBw11	AX-94474346	7A	29.9	0.002647	1.0292589	10	
HdBw11	AX-94490431	7A	29.9	0.000308	1.5766572	5	
HdCa14	AX-94523322	7A	29.9	0.000871	1.340249	10	
HdBw11	AX-94540672	7A	30.27	0.001553	1.1629103	10	
HdPs14	AX-94559169	7A	29.86	0.000185	1.47288	5	
HdBw11	AX-94640059	7A	150.37	0.001885	1.1125444	10	
HdBw11	AX-94648939	7A	33.72	0.000383	1.5238652	5	
HdBw11	AX-94696807	7A	33.72	0.000714	1.3683834	5	
HdBw11	AX-94696881	7A	29.9	0.000736	1.3605774	5	
HdCa14	AX-94705221	7A	29.86	0.001698	1.1515204	10	
HdBw11	AX-94708546	7A	33.72	0.000121	1.794315	5	
HdBw11	AX-94721680	7A	33.72	0.000191	1.6892936	5	
HdBw11	AX-94727274	7A	29.9	0.00249	1.0436299	10	
HdBw11	AX-94760456	7A	29.9	0.002357	1.0568758	10	
HdCa14	AX-94781123	7A	29.86	0.002104	1.0915709	10	
HdCa14	AX-94880654	7A	37.25	0.000185	1.7017226	5	
HdBw14	AX-94951226	7A	199.52	0.000577	1.0524389	10	
HdCa14	AX-94978156	7A	28.76	0.001725	1.1470623	10	
HdCa14	AX-94979512	7A	29.9	0.002336	1.0630401	10	
HdCa14	AX-94985925	7A	30.59	0.000176	1.7115166	5	
HdBw11	AX-95170264	7A	29.9	0.00076	1.3521753	5	
HdBw14	AX-95238912	7A	160.6	0.000607	1.0447505	10	
HdPs14	AX-95254965	7A	29.9	0.000975	1.0542035	10	

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
HdBw11	AX-95653125	7A	33.72	0.000368	1.5336941	5	1
HdBw11	AX-94429568	7B	240.58	0.001054	1.2659496	10	
HdBw11	AX-94474770	7B	304.08	0.000406	1.5099529	5	
HdCa14	AX-94484195	7B	218.64	0.000371	1.5556127	5	
HdCa14	AX-94541297	7B	218.68	0.001486	1.1893567	10	
HdBw14	AX-94551016	7B	159.29	0.000734	1.0146586	10	
HdCa11	AX-94561917	7B	306.98	0.000824	1.2021499	10	
HdBw11	AX-94603415	7B	304.08	0.00097	1.2880374	10	
HdPs14	AX-94742020	7B	100.3	0.00016	1.5092947	5	
HdBw11	AX-94915462	7B	14.21	1.57E-05	2.2339904	1	
HdCa14	AX-94952772	7B	105.52	0.001976	1.108949	10	
HdBw11	AX-94963644	7B	3.41	0.00089	1.3109659	5	
HdCa14	AX-95091816	7B	283.83	0.000112	1.7945391	5	
HdCa14	AX-95093160	7B	307.93	0.000497	1.4863271	5	
HdCa14	AX-95110830	7B	242.39	0.000483	1.4933614	5	
HdCa14	AX-95133915	7B	307.93	4.58E-05	1.9533271	5	
HdBw11	AX-95152033	7B	282.14	0.000853	1.3219202	5	
HdBw11	AX-95172810	7B	14.21	2.73E-05	2.1261107	1	
HdCa11	AX-95195424	7B	306.98	0.000245	1.429674	5	
HdCa14	AX-95196340	7B	313.88	0.000232	1.6569157	5	
HdCa14	AX-95652902	7B	309.53	0.000145	1.7478837	5	
HdCa14	AX-94381954	sin mapear		4.43E-05	1.959509	5	
HdCa11	AX-94385515	sin mapear		0.000297	1.3975373	5	
HdCa14	AX-94412814	sin mapear		0.000995	1.3031923	10	
HdCa14	AX-94432664	sin mapear		0.002906	1.0055243	10	
HdCa11	AX-94433021	sin mapear		8.89E-05	1.5777446	5	
HdBw11	AX-94435735	sin mapear		0.00192	1.1078701	10	
HdBw11	AX-94449455	sin mapear		0.000946	1.2948271	10	
HdCa14	AX-94451862	sin mapear		0.000543	1.4648286	5	
HdCa11	AX-94464525	sin mapear		0.00009	1.57618	5	
HdCa14	AX-94470386	sin mapear		0.002781	1.0168687	10	
HdBw11	AX-94491754	sin mapear		0.00094	1.2963969	10	
HdCa14	AX-94494720	sin mapear		0.002734	1.0212799	10	
HdCa14	AX-94496718	sin mapear		0.001767	1.140329	10	
HdBw11	AX-94504714	sin mapear		0.001661	1.1452312	10	
HdCa14	AX-94510225	sin mapear		0.000854	1.3454809	10	
HdBw11	AX-94522863	sin mapear		0.000976	1.2864187	10	
HdBw11	AX-94535421	sin mapear		0.000267	1.6100255	5	
HdPs14	AX-94538260	sin mapear		0.00011	1.5959251	5	
HdCa14	AX-94550243	sin mapear		0.001485	1.1896243	10	
HdCa14	AX-94554795	sin mapear		0.000627	1.4279377	5	
HdBw11	AX-94560970	sin mapear		0.00138	1.1940993	10	
HdCa14	AX-94567652	sin mapear		0.002331	1.0635732	10	
HdCa14	AX-94620485	sin mapear		0.000136	1.7601557	5	
HdPs14	AX-94642146	sin mapear		0.001068	1.0358272	10	

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
HdBw11	AX-94653203	sin mapear		0.002769	1.0188385	10	1
HdCa14	AX-94665528	sin mapear		0.001244	1.2402229	10	
HdCa14	AX-94670015	sin mapear		0.000163	1.7255375	5	
HdBw11	AX-94687872	sin mapear		0.001635	1.1494165	10	
HdCa11	AX-94689320	sin mapear		0.000151	1.5042515	5	
HdBw11	AX-94692504	sin mapear		0.000802	1.3381424	5	
HdCa14	AX-94733011	sin mapear		0.00054	1.4657795	5	
HdCa14	AX-94767243	sin mapear		0.000835	1.3518606	5	
HdCa11	AX-94814592	sin mapear		0.001013	1.1562171	10	
HdCa14	AX-94851711	sin mapear		0.000169	1.7190046	5	
HdPs14	AX-94889934	sin mapear		0.000434	1.2444241	10	
HdCa11	AX-94893064	sin mapear		0.0006	1.2684551	10	
HdCa11	AX-94924039	sin mapear		0.000151	1.5042515	5	
HdCa11	AX-94957467	sin mapear		0.001845	1.0141494	10	
HdCa11	AX-94980566	sin mapear		0.000517	1.2980061	10	
HdCa11	AX-95014658	sin mapear		0.001307	1.0971039	10	
HdCa11	AX-95094005	sin mapear		0.000174	1.4827859	5	
HdCa14	AX-95094419	sin mapear		0.001601	1.1682296	10	
HdBw11	AX-95098685	sin mapear		5.46E-05	1.976989	5	
HdBw11	AX-95099434	sin mapear		9.41E-05	1.853007	5	
HdBw11	AX-95106010	sin mapear		0.0009	1.3080007	5	
HdCa14	AX-95112777	sin mapear		0.000332	1.5810076	5	
HdCa11	AX-95133097	sin mapear		0.000896	1.1837571	10	
HdCa11	AX-95137732	sin mapear		0.001855	1.0129157	10	
HdCa14	AX-95146695	sin mapear		4.16E-05	1.9709125	5	
HdCa14	AX-95159296	sin mapear		0.00036	1.5626929	5	
HdBw11	AX-95172612	sin mapear		0.001372	1.1955882	10	
HdBw11	AX-95183486	sin mapear		0.001876	1.1138487	10	
HdCa11	AX-95187790	sin mapear		0.000139	1.5168992	5	
HdCa14	AX-95207768	sin mapear		0.001485	1.1896243	10	
HdBw11	BS0022411	sin mapear		0.000279	1.5996858	5	
HdBw11	VrnA1Marq	sin mapear		0.000761	1.3520227	5	

**Tabla AT13.** Haplotipo - Fenotipo de la colección de CERZOS (n=170) para marcadores asociados a la longitud de ciclo vegetativo en 4 y 5 ambientes del sur bonaerense, ordenados en forma decreciente.

Letras A, C, G y T indican los correspondientes nucleótidos en homocigosis en el locus. Letras K, R, Y, indican heterocigosis en el locus.

Gen *PpdA1*STS: **C:** *PpdA1b* (sensible fotoper); **B:** *PpdA1a*(GS-100) (insensible fotoper); **A:** *PpdA1a*(GS-105) (insensible fotoper). Gen *Vrn-A1*: **A:** alelo invernal, **B:** alelo primaveral.

**dEsp:** días desde emergencia a espigazón. **NE:** no espigó. **s/d:** sin determinar. **FA:** amplificación fallida (sin dato).

N°	Genot	ORIGEN	CLUSTER	2B AX- 94458060	5A AX- 94897349	7A AX- 94910468	2AS <i>PpdA1</i> STS	7B AX- 94657532	7B AX- 94852629	sin mapear AX- 94387960	5AL <i>Vrn-A1</i>	dEsp CA11	dEsp BW11	dEsp CA14	dEsp BW14	dEsp PS14	Promedio
25	VF0121	HUN	1-3	A	C	A	C	T	T	T	A	96	98	NE	106	NE	100
54	CBW0101	ARG	1	A	C	A	C	T	T	C	B	92	97	83	87	82	88
111	JOY	FRA	1	A	C	FA	C	T	T	C	B	91	97	81	85	76	86
70	GRA	ITA	2	A	C	A	C	T	T	T	B	82	96	84	88	79	86
55	CBW0111	ARG	2	A	G	A	C	T	T	T	B	83	97	82	87	79	86
57	ARB	FRA	1	A	C	A	C	T	T	C	B	83	94	83	87	79	85
127	DGE-1	EEUU	1	A	C	A	C	T	T	C	B	82	94	83	87	78	85
114	KAR	FRA	1	A	FA	A	C	T	T	C	B	87	92	83	84	76	85
64	BGRA	ARG	3	A	C	A	C	T	T	C	B	82	93	82	87	77	84
88	TG	RUS	2	A	C	A	C	T	T	T	B	83	95	81	85	78	84
33	CBW0105	ARG	1	G	C	A	C	T	T	C	B	81	95	82	84	78	84
73	GHD610	ITA	2	A	G	A	C	T	T	T	B	81	95	81	85	77	84
116	SAC	FRA	1	A	C	A	C	T	T	C	B	85	93	82	83	76	84
90	TGSB	ARG	2	A	C	A	C	T	T	T	B	81	94	81	86	77	84
86	POL	ITA	2	A	C	A	C	T	T	C	B	82	94	80	85	77	84
41	CBW0230	ARG	1	A	G	A	C	T	T	C	B	83	91	82	86	75	83
53	AMA	EEUU	1	A	C	A	C	T	T	T	B	81	93	80	85	77	83
81	CDBUCK	ARG	2	A	C	A	C	T	T	T	B	81	94	80	84	76	83
133	CBW05082	ARG	1	A	C	A	C	T	T	C	B	81	93	81	85	76	83
91	TGVF	ARG	2	A	C	A	C	T	T	T	B	80	92	81	85	77	83
35	CBW0120	ARG	1	A	G	A	C	T	T	C	B	83	93	80	84	75	83
22	VF0113	ARG	1	A	C	A	C	T	T	C	B	86	91	80	84	74	83
117	DUE	ITA	1	A	C	A	C	T	T	C	B	82	92	80	84	76	83

N°	Genot	ORIGEN	CLUSTER	2B AX- 94458060	5A AX- 94897349	7A AX- 94910468	2AS <i>PpdA1STS</i>	7B AX- 94657532	7B AX- 94852629	sin mapear AX- 94387960	5AL <i>Vrn-A1</i>	dEsp CA11	dEsp BW11	dEsp CA14	dEsp BW14	dEsp PS14	Promedio
119	BYB	FRA	1	G	G	A	C	G	C	C	B	87	92	78	83	73	83
23	VF0163	ARG	1	FA	G	A	C	T	T	C	B	81	91	80	86	75	83
109	DUP	ITA	3	A	G	A	C	T	T	T	B	81	92	79	84	75	82
89	TGBB	ARG	2	A	C	A	C	T	T	T	B	80	94	81	85	72	82
2	BTOP	ARG	1	A	G	A	C	T	T	FA	B	82	91	79	84	75	82
7	BICAR	ARG	1	A	G	A	C	T	T	T	B	81	91	78	86	75	82
5	BAMB	ARG	3	A	C	A	C	T	T	C	B	83	92	79	84	73	82
102	B#6	ARG	2	A	G	A	C	T	T	T	B	81	91	80	85	73	82
160	CBW05024	ARG	1	A	G	A	C	T	T	C	B	s/d	s/d	82	87	77	82
161	CBW05072	ARG	1	A	C	A	C	T	T	T	B	s/d	s/d	82	86	78	82
26	VF0167	ARG	1	A	C	A	C	T	T	C	B	83	91	79	84	73	82
115	NEO	FRA	1	A	C	A	C	K	Y	T	B	92	91	74	79	72	82
74	GHD645	ITA	2	A	G	A	C	T	T	T	B	80	91	79	84	75	82
59	ARC	FRA	3	A	C	A	C	T	T	C	B	80	89	80	84	75	82
113	ORLU	FRA	1	A	C	A	C	G	C	T	B	79	94	79	81	75	82
123	EXE	FRA	1	A	C	A	C	T	T	C	B	87	89	77	82	73	81
34	CBW0112	ARG	1	A	C	A	C	T	T	C	B	82	92	78	82	73	81
112	BIE	FRA	1	G	C	A	C	G	C	C	B	85	91	77	81	72	81
1	BPLA	ARG	3	A	G	A	C	T	T	C	B	81	91	78	83	72	81
37	CBW0153	ARG	1	A	C	A	C	T	T	C	B	80	91	77	83	74	81
125	ART	FRA	1	A	C	A	C	T	T	C	B	85	91	77	80	71	81
56	CBW0156	ARG	1	A	C	A	C	T	T	C	B	81	91	77	83	72	81
155	Quc3506-2009	CHI	4	A	G	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	80	85	76	80
68	CRE	ITA	3	G	G	A	C	T	T	C	B	82	89	77	81	74	80
103	HAU	WANA	2	G	G	A	C	G	C	C	B	83	88	77	81	73	80
118	GAR	FRA	1	A	C	A	C	T	T	C	B	85	89	76	80	71	80
4	BCRI	ARG	3	A	C	A	C	T	T	C	B	80	88	77	83	73	80
21	VF042	ARG	3	A	C	A	C	T	T	C	B	80	90	79	81	72	80
69	GAB	ITA	1	A	C	A	C	T	T	T	B	80	91	77	79	73	80
38	CBW0200	ARG	1	G	G	A	C	T	T	T	B	82	89	77	79	73	80

N°	Genot	ORIGEN	CLUSTER	2B AX- 94458060	5A AX- 94897349	7A AX- 94910468	2AS <i>PpdA1STS</i>	7B AX- 94657532	7B AX- 94852629	sin mapear AX- 94387960	5AL <i>Vrn-A1</i>	dEsp CA11	dEsp BW11	dEsp CA14	dEsp BW14	dEsp PS14	Promedio
163	CBW05081	ARG	1	A	C	A	C	T	T	C	B	s/d	s/d	81	85	74	80
120	VIV	FRA	1	A	G	A	C	T	T	T	B	80	91	76	81	71	80
110	DUR	ATR	1	A	G	A	C	T	T	T	B	79	89	76	81	72	80
168	B#32.1375	ARG	3	A	G	A	C	T	T	C	B	s/d	s/d	80	84	75	80
63	IXOS	FRA	1	G	C	A	C	G	C	C	B	82	90	75	80	70	79
122	TIZ	ITA	3	G	C	A	C	T	T	C	B	79	89	76	81	72	79
153	Quc3775-2008	CHI	4	G	G	A	C	T	T	C	B	s/d	s/d	79	84	75	79
75	BONVAL	ARG	1	G	C	A	C	T	T	C	B	81	88	75	80	72	79
83	GAB 125	ITA	2	G	G	A	C	T	T	C	B	81	90	76	78	71	79
72	GHD575	ITA	2	G	C	A	C	T	T	C	B	85	88	73	79	71	79
61	ARD	FRA	2	A	G	A	C	T	T	C	B	80	89	75	80	72	79
31	B#27	ARG	3	A	C	A	C	T	T	C	B	81	92	73	78	70	79
159	LDNDIC3A	EEUU	1	A	C	A	C	T	T	C	B	s/d	s/d	80	84	73	79
80	BMEC	ARG	3	G	C	A	C	T	T	C	B	79	90	75	80	70	79
32	ACA1801F	ARG	3	A	G	A	A	T	T	C	B	79	89	74	78	72	79
45	CAT	ITA	2	G	G	C	C	G	C	C	B	79	90	74	79	71	79
8	BICUM	ARG	2	G	C	A	C	T	T	C	B	80	88	73	79	72	79
87	B#33.1123	ARG	3	A	G	A	C	T	T	C	B	s/d	s/d	78	84	74	78
78	ETIT38	WANA	2	G	G	A	C	G	C	C	B	79	89	73	78	73	78
84	GHD574	ITA	2	G	G	A	C	K	FA	C	B	81	89	72	79	71	78
124	ARG	FRA	1	G	G	A	C	G	C	C	B	81	89	72	79	70	78
79	BALINTA	ARG	2	G	G	A	C	T	T	C	B	76	88	74	81	72	78
77	BF1776	ARG	1	G	C	A	C	T	T	C	B	83	89	71	79	69	78
3	BESM	ARG	3	G	C	A	C	T	T	C	B	81	88	72	79	68	78
50	CBW0001	ARG	3	G	G	A	C	T	T	C	B	79	88	72	79	70	78
52	CBW0004	ARG	4	A	G	A	A	T	T	C	B	79	90	72	78	68	77
58	ALC	FRA	3	G	G	A	A	G	C	C	B	78	89	73	77	70	77
6	BIFAC	ARG	3	A	G	A	A	T	T	C	B	78	88	71	79	69	77
39	CBW0210	ARG	3	A	C	A	C	T	T	C	B	79	87	71	78	71	77
162	CBW05080	ARG	1	A	C	A	C	T	T	C	B	s/d	s/d	80	84	67	77

N°	Genot	ORIGEN	CLUSTER	2B AX- 94458060	5A AX- 94897349	7A AX- 94910468	2AS <i>PpdA1STS</i>	7B AX- 94657532	7B AX- 94852629	sin mapear AX- 94387960	5AL <i>Vrn-A1</i>	dEsp CA11	dEsp BW11	dEsp CA14	dEsp BW14	dEsp PS14	Promedio
60 FOR	ITA	2	G	G	A	C	G	C	C	B	75	88	72	78	71	77	
9 CIC	ITA	2	G	G	C	C	G	C	C	B	69	83	77	84	71	77	
28 VF0137	ARG	4	A	G	A	A	T	T	C	B	78	89	71	76	71	77	
126 POR	ITA	3	G	G	A	C	T	T	C	B	78	88	71	78	70	77	
36 CBW0141	ARG	3	G	G	A	A	T	T	C	B	79	89	69	76	70	77	
76 BONQUI	ARG	3	A	G	A	A	T	T	C	B	77	89	72	76	70	77	
40 CBW0225	ARG	3	A	G	A	C	T	T	C	B	77	87	72	79	69	77	
85 MAR	ITA	2	G	G	A	C	T	T	C	B	76	87	75	74	70	76	
20 VF0154	ARG	4	G	G	A	A	T	T	C	B	73	88	70	77	75	76	
24 VF003	ARG	4	G	G	A	C	T	T	C	B	78	87	70	78	69	76	
48 Ci1936	ITA	3	G	G	A	C	T	T	C	B	76	89	71	77	69	76	
29 B#24	ARG	4	A	G	A	A	T	T	C	B	78	89	70	76	69	76	
17 71-IAT2	CIMMYT	4	A	G	A	A	T	T	C	B	77	88	72	74	70	76	
97 GAN	CIMMYT	4	G	G	A	C	T	T	C	B	77	86	70	79	69	76	
93 BILIKNo2	WANA	3	A	G	A	A	T	T	C	B	78	88	70	77	68	76	
51 CBW0002	ARG	4	A	G	A	A	T	T	C	B	77	88	69	74	70	76	
101 BHA	WANA	3	G	G	A	A	T	T	C	B	75	88	70	77	69	76	
10 ADA	ITA	2	G	C	C	C	G	C	C	B	75	87	70	77	69	75	
27 VF0136	ARG	4	A	G	A	A	T	T	C	B	77	88	67	76	69	75	
11 COL	ITA	3	G	G	A	C	T	T	C	B	71	86	71	80	69	75	
121 NAU	FRA	1	A	G	A	C	T	T	T	B	80	90	67	70	67	75	
15 66-IAT2	CIMMYT	3	G	G	A	A	T	T	C	B	74	88	68	75	70	75	
71 CAP	ITA	2	G	G	A	C	T	T	C	B	70	85	70	77	72	75	
82 CRZ-1.12	ITA	2	G	G	A	C	K	Y	C	B	s/d	s/d	75	77	72	75	
30 B#25	ARG	3	G	G	A	A	T	T	C	B	72	88	69	74	69	74	
104 Heider//Mt/Ho	WANA	3	G	G	A	A	T	T	C	B	74	87	67	74	68	74	
96 OMGUER4	WANA	3	G	G	A	C	G	C	C	B	70	87	68	77	68	74	
164 CBW08131	ARG	3	A	G	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	74	78	70	74	
44 ITA	ITA	3	G	G	A	B	T	T	C	B	71	87	69	73	67	74	
149 Quc3497-2007	CHI	3	A	G	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	73	77	70	73	

N°	Genot	ORIGEN	CLUSTER	2B AX- 94458060	5A AX- 94897349	7A AX- 94910468	2AS <i>PpdA1STS</i>	7B AX- 94657532	7B AX- 94852629	sin mapear AX- 94387960	5AL <i>Vrn-A1</i>	dEsp CA11	dEsp BW11	dEsp CA14	dEsp BW14	dEsp PS14	Promedio
152	Quc3730-2008	CHI	4	R	G	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	72	78	70	73
138	Quc3739-2008	CHI	4	G	C	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	71	78	70	73
94	MARR	WANA	3	G	G	A	A	T	T	C	B	69	86	67	70	72	73
147	Quc3555-2007	CHI	3	A	G	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	71	78	70	73
165	CBW09034	ARG	1	A	G	A	C	T	T	C	B	s/d	s/d	73	76	69	73
142	Quc3584-2007	CHI	4	A	G	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	72	78	68	73
143	Quc3738-2008	CHI	4	A	G	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	71	78	68	73
13	SIM	ITA	2	G	G	C	C	G	C	C	B	71	83	69	72	68	73
137	Quc3585-2007	CHI	4	A	G	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	72	77	69	72
140	Quc3587-2007	CHI	4	A	G	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	71	76	70	72
156	Quc3427-2009	CHI	3	A	G	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	72	76	70	72
169	7100IDSN39	CIMMYT	4	A	G	A	s/d	T	T	C	s/d	s/d	s/d	69	78	69	72
100	FOC	CIMMYT	3	G	G	A	A	T	T	C	B	72	84	66	73	67	72
16	69-IAT2	CIMMYT	4	A	G	A	A	T	T	C	B	71	89	66	70	66	72
136	LLE	CHI	4	A	G	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	71	79	67	72
139	Quc3104-2005	CHI	3	A	G	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	73	75	70	72
65	ACA1901	ARG	3	A	G	A	A	T	T	C	B	73	82	67	71	68	72
106	WAD1	WANA	3	G	G	A	A	T	T	C	B	72	86	67	70	66	72
62	APP	ITA	2	G	C	C	C	G	C	C	B	68	84	68	72	69	72
67	UC1113	EEUU	3	G	G	A	A	T	T	C	B	70	85	67	70	68	72
12	DUI	ITA	3	G	G	A	A	T	T	C	B	69	87	67	71	66	72
99	KOR	WANA	3	G	G	A	B	T	T	C	B	69	85	67	71	69	72
47	CORE	ITA	3	G	G	C	A	G	C	C	B	70	87	67	70	65	72
49	Co1937	ITA	2	G	G	C	C	G	C	C	B	69	84	67	71	68	72
19	80-IAT2	CIMMYT	3	G	G	A	A	T	T	C	B	69	86	66	71	66	72
14	65-IAT2	CIMMYT	4	G	G	A	A	T	T	C	B	69	86	66	72	66	72
18	73-IAT2	CIMMYT	4	G	G	A	A	T	T	C	B	70	86	66	71	66	72
146	Quc3672-2008	CHI	4	A	G	A	A	T	T	T	B	s/d	s/d	70	77	68	72
105	OMRABI6	WANA	2	G	G	C	C	T	T	C	B	73	83	67	70	66	72
128	OUR	CYP	3	FA	G	A	B	T	T	C	B	70	83	67	70	67	71

N°	Genot	ORIGEN	CLUSTER	2B AX- 94458060	5A AX- 94897349	7A AX- 94910468	2AS <i>PpdA1STS</i>	7B AX- 94657532	7B AX- 94852629	sin mapear AX- 94387960	5AL <i>Vrn-A1</i>	dEsp CA11	dEsp BW11	dEsp CA14	dEsp BW14	dEsp PS14	Promedio
42 CANN	ITA	2	G	G	C	C	G	C	C	B	69	85	67	70	67	71	
108 OMRABI3	WANA	2	G	G	C	C	G	C	C	B	69	85	67	71	65	71	
157 Quc3462-2009	CHI	4	A	G	A	A	T	C	C	B	s/d	s/d	68	76	69	71	
130 JOS	CYP	3	G	G	A	B	T	T	C	B	70	83	66	71	66	71	
92 OMRABI5	WANA	2	G	G	C	C	G	C	C	B	69	84	66	70	69	71	
43 CON	ITA	2	G	G	C	C	G	C	C	B	68	82	67	70	70	71	
154 Quc3559-2009	CHI	4	FA	G	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	69	75	69	71	
107 OMRABI	WANA	2	G	G	C	C	K	Y	C	B	70	83	66	70	67	71	
144 Quc3506-2007	CHI	4	A	G	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	68	76	68	71	
129 HEK	CYP	3	G	G	A	B	T	T	C	B	70	82	65	70	67	71	
131 DD26	ARG	3	G	G	A	A	G	C	C	B	70	83	66	69	66	71	
98 CHAM1	WANA	3	G	G	A	B	T	T	C	B	70	83	65	70	66	71	
135 COR	CHI	3	A	G	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	70	75	68	71	
167 ACA4420.08	ARG	3	A	G	A	A	G	C	C	B	s/d	s/d	69	75	68	71	
95 ALTAR84	CIMMYT	3	G	G	A	A	T	T	C	B	69	83	65	71	66	71	
132 DD150	ARG	1	A	G	A	B	G	C	C	B	69	82	66	69	66	70	
151 Quc3538-2009	CHI	3	G	G	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	69	74	68	70	
170 7144IDSN39	CIMMYT	4	A	G	A	s/d	T	T	FA	s/d	s/d	s/d	68	75	68	70	
46 CANT	ITA	3	G	G	C	C	T	T	C	B	70	82	65	68	66	70	
150 Quc3509-2007	CHI	3	A	G	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	69	72	68	70	
66 KOFA	EEUU	1	R	G	A	B	G	C	C	B	68	81	63	68	65	69	
141 Quc3693-2008	CHI	4	A	G	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	69	71	67	69	
148 Quc3694-2008	CHI	4	A	G	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	68	71	67	69	
158 Quc3763-2008	CHI	3	G	G	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	67	71	68	69	
145 Quc3755-2008	CHI	4	A	G	A	A	T	T	C	B	s/d	s/d	68	71	67	69	
166 ACA2125.07	ARG	3	A	G	A	A	G	C	C	B	s/d	s/d	68	71	66	68	
134 LLA	CHI	3	G	G	A	B	T	T	C	B	s/d	s/d	66	69	67	67	

**Tabla AT14.** Marcadores significativos asociados al rendimiento (RTO, Kg ha<sup>-1</sup>). **Cromosoma:** en el trabajo de Allen et al., 2016 (**sin mapear:** sin posición asignada en dicho trabajo). **cM:** posición del marcador en el trabajo de Allen et al., 2016. **FDR%:** valor máximo de probabilidad de error, expresado en %.

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
RTOCa14	AX-94398036	1B	24.64	0.00091968	1.10101846	10	1
RTOCa14	AX-94462182	1B	26.22	1.43E-03	1.03176631	10	
RTOCa14	AX-94514811	1B	26.22	0.0011367	1.06830022	10	
RTOCa14	AX-94539973	1B	24.64	0.00090566	1.10339031	10	
RTOCa14	AX-94544446	1B	26.22	3.87E-04	1.24142644	10	
RTOCa14	AX-94550983	1B	16.03	0.00026567	1.30998638	10	
RTOCa14	AX-94608780	1B	24.64	0.0000783	1.55418802	5	
RTOCa14	AX-94755739	1B	26.22	1.60E-03	1.01449235	10	
RTOCa14	AX-94778143	1B	16.82	0.00021033	1.35471692	5	
RTOCa14	AX-94867242	1B	24.64	0.00083186	1.1165296	10	
RTOCa14	AX-94943234	1B	16.82	8.43E-04	1.11448296	10	
RTOCa14	AX-95072911	1B	147.26	0.00059015	1.17065266	10	
RTOCa14	AX-95123929	1B	24.64	0.00099839	1.08835304	10	
RTOCa14	AX-94385320	2A	22.81	1.57E-03	1.01695372	10	
RTOCa14	AX-94724654	2A	83.6	0.00148619	1.02608224	10	
RTOCa14	AX-94732891	2A	126.58	0.00160471	1.01366456	10	
RTOCa14	AX-94766411	2A	83.6	1.49E-03	1.02608224	10	
RTOCa14	AX-94904425	2A	83.6	0.00137358	1.03865304	10	
RTOCa14	AX-95683555	2A	83.6	0.00148619	1.02608224	10	
RTOBw14	AX-94534867	2B	27.22	2.59E-05	1.50055853	5	
RTOBw14	AX-94562676	2B	27.22	0.000012	1.80177265	5	
RTOBw14	AX-94625640	2B	27.22	0.0000025	2.29108694	1	
RTOBw14	AX-94698075	2B	27.22	1.47E-05	1.72315695	5	
RTOCa14	AX-94913190	2B	104.59	0.00156315	1.01793238	10	
RTOBw14	AX-95163397	2B	27.22	0.0000135	1.75687786	5	
RTOBw14	AX-95195936	2B	27.22	3.41E-06	2.20921374	1	
RTOBw14	AX-95652833	2B	27.22	0.00000117	2.45953991	1	
RTOCa14	AX-94520088	3A	116.66	0.00010393	1.4963196	5	
RTOCa14	AX-94397672	3B	127.67	1.63E-03	1.01151012	10	
RTOCa14	AX-94462174	3B	85.27	0.00037018	1.24939706	10	
RTOCa14	AX-95233557	3B	108.71	0.00158345	1.01583635	10	
RTOCa14	AX-95228002	4A	98.78	1.11E-03	1.07258109	10	
RTOPs14	AX-94449550	4B	65.6	0.00000953	1.88048944	5	
RTOPs14	AX-94488765	4B	65.6	0.00000285	2.42913613	0.1	
RTOCa14	AX-94545697	4B	40.95	1.64E-04	1.40385863	5	
RTOPs14	AX-94554086	4B	65.6	0.00000285	2.42913613	0.1	
RTOPs14	AX-94681492	4B	65.6	2.92E-06	2.42043114	0.1	
RTOPs14	AX-94870670	4B	65.6	0.00000321	2.38682309	0.1	
RTOPs14	AX-94955456	4B	65.6	3.21E-06	2.38682309	0.1	
RTOPs14	AX-95022002	4B	65.6	2.87E-07	2.84689727	0.1	
RTOPs14	AX-95115092	4B	65.6	0.0000669	1.06865522	10	
RTOPs14	AX-95171285	4B	65.6	0.00000494	2.21286414	0.1	

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
RTOCa14	AX-95630040	4B	39.37	0.00075303	1.13200445	10	
RTOCa14	AX-95630515	4B	125.6	1.09E-03	1.07424521	10	
RTOPs14	AX-95652019	4B	65.6	0.00000673	2.06566507	0.1	
RTOCa14	AX-94651425	5A	89.02	0.00072456	1.13803192	10	
RTOCa14	AX-94654737	5A	10.64	6.14E-05	1.60399056	5	
RTOCa14	AX-94897349	5A	13.03	0.00018501	1.37988216	5	
RTOCa14	AX-95001743	5A	12.25	0.00057124	1.17592752	10	
RTOCa14	AX-95099367	5A	89.02	1.67E-03	1.00717574	10	
RTOCa14	AX-95629459	5A	89.02	0.00033552	1.26695683	10	
RTOCa14	AX-94438836	5B	229.22	0.0013564	1.04064599	10	
RTOCa14	AX-94562180	5B	228.42	5.07E-04	1.19536469	10	
RTOBw14	AX-94526376	6A	0	0.0000141	1.73898457	5	
RTOCa14	AX-94409485	6B	62.83	0.00045398	1.2140497	10	
RTOCa14	AX-94685270	6B	130.12	1.02E-03	1.08523137	10	
RTOBw14	AX-94836989	6B	1.69	0.0000707	1.13390677	10	
RTOCa14	AX-94468330	7A	55.96	0.00135398	1.04092902	10	
RTOCa14	AX-94880654	7A	37.25	3.28E-04	1.27106006	10	
RTOCa14	AX-95238912	7A	160.6	0.00000965	1.94747324	5	
RTOCa14	AX-94458733	7B	307.93	0.00058903	1.17096106	10	
RTOCa14	AX-94561917	7B	306.98	3.18E-04	1.27656645	10	
RTOCa14	AX-94634020	7B	307.93	0.0000361	1.70993011	5	
RTOCa14	AX-94709340	7B	307.93	0.00058903	1.17096106	10	
RTOCa14	AX-94744600	7B	335.9	2.76E-04	1.30279591	10	
RTOCa14	AX-94798108	7B	304.08	0.00014851	1.42376115	5	
RTOCa14	AX-94879781	7B	335.91	0.00010655	1.49123017	5	
RTOCa14	AX-94899261	7B	209.05	4.73E-04	1.20701293	10	
RTOCa14	AX-94950940	7B	304.08	0.00036801	1.25043687	10	
RTOCa14	AX-94960826	7B	304.08	0.00033699	1.26616982	10	
RTOCa14	AX-95093160	7B	307.93	1.29E-05	1.89917366	5	
RTOCa14	AX-95114986	7B	309.53	0.00161185	1.01294007	10	
RTOCa14	AX-95133915	7B	307.93	0.0000337	1.72357964	5	
RTOCa14	AX-95195424	7B	306.98	1.73E-03	1.00162399	10	
RTOCa14	AX-95652902	7B	309.53	0.0000248	1.78222836	5	
RTOCa14	AX-94387241	sin mapear		0.00023139	1.33625513	10	
RTOCa14	AX-94484256	sin mapear		1.44E-03	1.03128751	10	
RTOCa14	AX-94544513	sin mapear		0.00163665	1.01044284	10	
RTOCa14	AX-94591094	sin mapear		1.47E-03	1.02784996	10	
RTOCa14	AX-94601146	sin mapear		0.00097966	1.09127367	10	
RTOCa14	AX-94670015	sin mapear		4.44E-05	1.66934618	5	
RTOCa14	AX-94685504	sin mapear		0.000011	1.92634982	5	
RTOCa14	AX-94727422	sin mapear		0.00018403	1.38092738	5	
RTOCa14	AX-94769616	sin mapear		0.00118755	1.0614993	10	
RTOCa14	AX-94818462	sin mapear		0.0002696	1.3072271	10	
RTOCa14	AX-94851711	sin mapear		0.0000664	1.58788966	5	
RTOPs14	AX-94880511	sin mapear		0.00000602	2.12070789	0.1	
RTOBw14	AX-94891564	sin mapear		6.60E-05	1.1546905	10	
RTOCa14	AX-95146350	sin mapear		0.00073036	1.13678186	10	

1

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
<b>RTOCa14</b>	AX-95146929	sin mapear		0.0000917	1.5219741	5	1
<b>RTOCa14</b>	AX-95148775	sin mapear		0.00046285	1.21077354	10	
<b>RTOCa14</b>	AX-95198321	sin mapear		0.0000576	1.61674146	5	
<b>RTOCa14</b>	AX-95222290	sin mapear		0.00019124	1.37334134	5	
<b>RTOCa14</b>	RhtB1	sin mapear (4BS)		0.00000149	2.2040642	1	

**Tabla AT15.** Marcadores significativos asociados a peso de mil granos (TKW, g.). **Cromosoma:** en el trabajo de Allen et al., 2016 (**sin mapear:** sin posición asignada en dicho trabajo). **cM:** posición del marcador en el trabajo de Allen et al., 2016. **FDR%:** valor máximo de probabilidad de error, expresado en %.

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos	
TKWPs11	AX-94476401	2A	83.23	0.0003779	1.313442699	10	3	
TKWBw14	AX-94476401	2A	83.23	0.0023434	1.050200977	10		
TKWCa14	AX-94476401	2A	83.23	0.0001198	1.194455186	10		
TKWCa11	AX-94684421	2A	124.18	9.66E-08	3.41033409	0.1		
TKWPs11	AX-94684421	2A	124.18	0.0005944	1.205865013	10		
TKWBw14	AX-94684421	2A	124.18	0.0010557	1.231897996	10		
TKWCa11	AX-94881363	2A	124.18	2.38E-06	2.468685185	1		
TKWPs11	AX-94881363	2A	124.18	0.0009194	1.10267181	10		
TKWBw14	AX-94881363	2A	124.18	0.0006117	1.339570404	10		
TKWCa11	AX-95189751	2A	124.18	9.80E-07	2.64801049	1		
TKWPs11	AX-95189751	2A	124.18	0.0004029	1.298486224	10		
TKWBw14	AX-95189751	2A	124.18	0.000219	1.466822723	5		
TKWCa11	AX-94645595	2B	177.76	0.0042109	1.036899647	10		
TKWPs11	AX-94645595	2B	177.76	9.04E-06	2.162891148	1		
TKWBw14	AX-94645595	2B	177.76	0.0008662	1.273709009	10		
TKWCa11	AX-94808669	3B	90.05	0.001879	1.241199362	10		
TKWPs11	AX-94808669	3B	90.05	0.0008112	1.131750297	10		
TKWCa14	AX-94808669	3B	90.05	0.0001222	1.18822694	10		
TKWCa11	AX-94505411	7B	232.41	1.49E-09	4.362543542	0.01		
TKWPs11	AX-94505411	7B	232.41	0.0007173	1.16083849	10		
TKWBw14	AX-94505411	7B	232.41	0.0025146	1.034493161	10		
TKWCa11	AX-94948921	sin mapear		0.0001288	1.728843738	5		
TKWPs11	AX-94948921	sin mapear		0.0000249	1.902129322	5		
TKWBw14	AX-94948921	sin mapear		0.000473	1.380752533	5		
TKWCa11	AX-95232143	sin mapear		0.0044533	1.023762232	10		
TKWPs11	AX-95232143	sin mapear		5.23E-06	2.295163962	1		
TKWBw14	AX-95232143	sin mapear		3.86E-05	1.604486937	5		
TKWCa11	AX-94769014	1B	8.24	4.65E-05	1.88600022	5		2
TKWPs11	AX-94769014	1B	8.24	0.000071	1.66407447	5		
TKWCa11	AX-95152800	1B	8.24	2.35E-05	2.01874317	1		
TKWPs11	AX-95152800	1B	8.24	2.43E-06	2.444120548	1		
TKWPs11	AX-94440806	2A	83.23	0.0003945	1.303437594	10		
TKWCa14	AX-94440806	2A	83.23	0.0001005	1.246013666	10		
TKWPs11	AX-94473997	2A	83.23	0.0003945	1.303437594	10		
TKWCa14	AX-94473997	2A	83.23	6.59E-05	1.349777988	10		
TKWPs11	AX-94498372	2A	83.23	0.0003945	1.303437594	10		
TKWCa14	AX-94498372	2A	83.23	6.59E-05	1.349777988	10		
TKWPs11	AX-94538589	2A	83.23	3.94E-04	1.303437594	10		
TKWCa14	AX-94538589	2A	83.23	0.0000659	1.349777988	10		
TKWCa11	AX-94588971	2A	124.18	1.56E-05	2.103214811	1		
TKWBw14	AX-94588971	2A	124.18	0.0022364	1.060730215	10		
TKWPs11	AX-94603887	2A	83.23	0.0003945	1.303437594	10		

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
TKWCa14	AX-94603887	2A	83.23	0.0000659	1.349777988	10	2
TKWPs11	AX-94671597	2A	83.23	0.0004637	1.265301838	10	
TKWCa14	AX-94671597	2A	83.23	9.79E-05	1.253100139	10	
TKWPs11	AX-94684520	2A	83.23	0.0002093	1.444353393	5	
TKWCa14	AX-94684520	2A	83.23	9.57E-05	1.259387049	10	
TKWPs11	AX-94965989	2A	179.61	5.27E-04	1.234565089	10	
TKWBw14	AX-94965989	2A	179.61	0.0010277	1.237729842	10	
TKWCa11	AX-94982819	2A	129.67	8.31E-04	1.438926817	5	
TKWPs11	AX-94982819	2A	129.67	0.0008451	1.122175255	10	
TKWCa11	AX-94659266	3A	84.43	0.0046481	1.013844889	10	
TKWBw14	AX-94659266	3A	84.43	0.0008311	1.282105279	10	
TKWCa11	AX-94734504	3A	84.43	0.0019609	1.230101959	10	
TKWBw14	AX-94734504	3A	84.43	5.96E-04	1.344086532	10	
TKWCa11	AX-95174994	3A	84.43	0.0046481	1.013844889	10	
TKWBw14	AX-95174994	3A	84.43	9.21E-04	1.261121205	10	
TKWCa11	AX-94527987	4B	62.57	1.68E-03	1.270012378	10	
TKWBw14	AX-94527987	4B	62.57	0.0000799	1.537614744	5	
TKWCa11	AX-94954115	4B	62.57	1.47E-03	1.304680867	10	
TKWBw14	AX-94954115	4B	62.57	7.22E-06	1.852925314	5	
TKWCa11	AX-94514626	5A	71.85	0.0013405	1.327379419	10	
TKWBw14	AX-94514626	5A	71.85	0.0008584	1.275548507	10	
TKWCa11	AX-94974108	5A	71.85	0.0013405	1.327379419	10	
TKWBw14	AX-94974108	5A	71.85	4.52E-04	1.387464413	5	
TKWPs11	AX-94531833	5B	325.55	0.0000181	1.98292654	5	
TKWBw14	AX-94531833	5B	325.55	9.41E-05	1.52580798	5	
TKWPs11	AX-94972272	5B	325.55	1.71E-04	1.485872436	5	
TKWBw14	AX-94972272	5B	325.55	0.000028	1.642639803	5	
TKWCa11	AX-94390457	6B	160.1	1.41E-03	1.314272914	10	
TKWBw14	AX-94390457	6B	160.1	0.0006276	1.335084742	10	
TKWCa11	AX-94590109	6B	6.96	0.0000161	2.096546443	1	
TKWPs11	AX-94590109	6B	6.96	0.0000649	1.682775525	5	
TKWPs11	AX-95164861	6B	2.48	0.0000453	1.76057933	5	
TKWBw14	AX-95164861	6B	2.48	2.06E-03	1.079548746	10	
TKWPs11	AX-94433535	sin mapear		0.0001774	1.478868559	5	
TKWBw14	AX-94433535	sin mapear		2.89E-03	1.004373118	10	
TKWPs11	AX-94533005	sin mapear		4.07E-04	1.296310263	10	
TKWBw14	AX-94533005	sin mapear		0.001447	1.160935261	10	
TKWCa11	AX-94566878	sin mapear		3.13E-03	1.109709185	10	
TKWBw14	AX-94566878	sin mapear		0.0016356	1.132626662	10	
TKWCa11	AX-94602311	sin mapear		0.0002979	1.618806625	5	
TKWPs11	AX-94602311	sin mapear		9.15E-06	2.159863902	1	
TKWPs11	AX-94891564	sin mapear		0.0000639	1.686221419	5	
TKWBw14	AX-94891564	sin mapear		1.41E-03	1.166931558	10	
TKWCa11	AX-94980514	sin mapear		0.0001211	1.737039289	5	
TKWBw14	AX-94980514	sin mapear		1.97E-03	1.08960383	10	
TKWCa11	AX-95089505	sin mapear		0.0005421	1.52355592	5	
TKWCa14	AX-95089505	sin mapear		2.27E-05	1.475419039	5	

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
TKWCa11	AX-95183486	sin mapear		0.0008504	1.433930582	5	2
TKWBw14	AX-95183486	sin mapear		7.78E-06	1.839725738	5	
TKWCa11	AX-95214756	sin mapear		0.0013693	1.322073421	10	
TKWPs11	AX-95214756	sin mapear		9.63E-06	2.146836608	1	
TKWPs11	AX-95238158	sin mapear		0.0000106	2.12133382	1	
TKWBw14	AX-95238158	sin mapear		0.0008211	1.284530204	10	
TKWCa11	AX-94449293	1A	75.74	0.0007697	1.455197915	5	1
TKWCa11	AX-94550326	1A	74.11	0.0023698	1.180756843	10	
TKWCa11	AX-94618537	1A	75.74	0.0017623	1.257820519	10	
TKWCa11	AX-94618546	1A	75.74	0.001246	1.345416905	10	
TKWCa11	AX-94663476	1A	75.74	0.001246	1.345416905	10	
TKWCa11	AX-94987165	1A	75.74	0.0013443	1.326677244	10	
TKWPs11	AX-95102251	1A	74.11	0.0006509	1.184066351	10	
TKWCa11	AX-95243199	1A	74.11	0.0020134	1.223211081	10	
TKWCa11	AX-95631320	1A	77.33	0.0030871	1.112873775	10	
TKWCa11	AX-94425009	1B	16.82	0.0004193	1.567398005	5	
TKWPs11	AX-94429603	1B	147.26	0.0001904	1.464220666	5	
TKWCa11	AX-94441727	1B	10.68	0.0004102	1.570897734	5	
TKWBw14	AX-94544446	1B	26.22	0.0024353	1.041605979	10	
TKWCa11	AX-94548821	1B	111.86	0.0021669	1.204069427	10	
TKWCa11	AX-94567638	1B	15.65	0.0002721	1.631392066	5	
TKWPs11	AX-94608780	1B	24.64	0.0008209	1.128970056	10	
TKWPs11	AX-94758722	1B	147.26	0.0009668	1.091198468	10	
TKWCa11	AX-94815439	1B	15.65	0.0001013	1.761351661	5	
TKWBw14	AX-94958346	1B	24.64	0.0006465	1.329833195	10	
TKWCa11	AX-95011054	1B	15.65	0.0007456	1.461841508	5	
TKWCa11	AX-95124696	1B	113.58	0.0021669	1.204069427	10	
TKWPs11	AX-95129810	1B	7.46	0.0009209	1.102295747	10	
TKWCa11	AX-95171223	1B	15.65	0.0002001	1.672009129	5	
TKWCa11	AX-95253262	1B	8.24	0.0018407	1.246545557	10	
TKWCa11	AX-95258492	1B	11.82	0.0006945	1.476307456	5	
TKWBw14	AX-94406147	2A	83.23	0.0013715	1.173232324	10	
TKWCa11	AX-94409513	2A	178.03	0.0048002	1.00645835	10	
TKWCa11	AX-94411894	2A	83.6	0.0008008	1.44684518	5	
TKWCa11	AX-94413007	2A	83.23	0.0031769	1.105658126	10	
TKWCa14	AX-94423221	2A	83.23	0.0001953	1.028486087	10	
TKWCa11	AX-94432917	2A	83.23	0.0031769	1.105658126	10	
TKWBw14	AX-94468973	2A	83.23	0.0014696	1.157365212	10	
TKWBw14	AX-94476558	2A	83.23	0.0013715	1.173232324	10	
TKWPs11	AX-94483973	2A	83.23	0.0003945	1.303437594	10	
TKWCa11	AX-94496356	2A	83.23	0.0026139	1.15537229	10	
TKWBw14	AX-94509219	2A	83.23	0.001691	1.124911174	10	
TKWCa11	AX-94516270	2A	83.23	0.0035417	1.078642239	10	
TKWBw14	AX-94519528	2A	83.23	0.0027309	1.016413728	10	
TKWCa11	AX-94551988	2A	130.2	0.000831	1.438926817	5	
TKWCa14	AX-94633409	2A	83.23	0.0001953	1.028486087	10	
TKWCa11	AX-94775879	2A	162.5	0.0001361	1.721611123	5	

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
TKWPs11	AX-94802908	2A	83.23	0.0003945	1.303437594	10	
TKWCa11	AX-94827966	2A	124.18	0.000067	1.823411713	5	
TKWPs11	AX-94839969	2A	83.23	0.0003736	1.316070054	10	
TKWBw14	AX-94875904	2A	83.23	0.0012988	1.185673216	10	
TKWBw14	AX-94901019	2A	83.23	0.0005572	1.355275562	5	
TKWBw14	AX-94945347	2A	19.31	0.0011613	1.210875637	10	
TKWBw14	AX-94965394	2A	83.23	0.0013715	1.173232324	10	
TKWBw14	AX-95026221	2A	83.23	0.0009454	1.255553784	10	
TKWBw14	AX-95094407	2A	83.23	0.0013715	1.173232324	10	
TKWBw14	AX-95099971	2A	83.23	0.0013715	1.173232324	10	
TKWCa11	AX-95164656	2A	83.23	0.0025869	1.158050837	10	
TKWCa11	AX-95169570	2A	179.24	0.0027307	1.144117027	10	
TKWPs11	AX-95202448	2A	83.23	0.0005691	1.216291163	10	
TKWBw14	AX-95240001	2A	83.23	0.0013715	1.173232324	10	
TKWCa14	AX-95630375	2A	83.23	0.0002029	1.014471298	10	
TKWPs11	AX-94396046	2B	177.76	0.0001404	1.526414086	5	
TKWCa11	AX-94448868	2B	76.24	0.0030087	1.119380643	10	
TKWBw14	AX-94458060	2B	66.33	0.0022481	1.059547236	10	
TKWBw14	AX-94488406	2B	121.05	0.0007687	1.297529907	10	
TKWPs11	AX-94498337	2B	136.95	0.000004	2.352622923	1	
TKWCa11	AX-94522422	2B	104.59	0.0024616	1.170894175	10	
TKWCa11	AX-94525631	2B	65.83	0.0002428	1.646731644	5	
TKWCa11	AX-94528534	2B	104.59	0.0024616	1.170894175	10	
TKWBw14	AX-94633439	2B	76.24	0.002281	1.056273922	10	
TKWCa11	AX-94660494	2B	104.59	0.0003177	1.609615913	5	
TKWCa11	AX-94695716	2B	104.59	0.0016014	1.282459262	10	
TKWBw14	AX-94708698	2B	105.38	0.0014215	1.165025226	10	
TKWPs11	AX-94722735	2B	104.59	0.0007165	1.161115272	10	
TKWPs11	AX-94849523	2B	178.14	0.0001623	1.497091751	5	
TKWCa11	AX-94883373	2B	104.59	0.0003816	1.582255183	5	
TKWCa11	AX-94895315	2B	104.59	0.0029317	1.125962972	10	
TKWBw14	AX-94911146	2B	108.11	0.0007687	1.297529907	10	
TKWCa11	AX-94970352	2B	169.76	0.0034073	1.088195082	10	
TKWBw14	AX-94986215	2B	103.81	0.0004553	1.386318933	5	
TKWCa11	AX-95017541	2B	104.59	0.00017	1.692889945	5	
TKWPs11	AX-95020755	2B	129.96	0.0004467	1.274189559	10	
TKWPs11	AX-95084532	2B	128.37	0.0001237	1.55197448	5	
TKWPs11	AX-95179299	2B	149.88	0.0000532	1.725232833	5	
TKWPs11	AX-95184450	2B	149.88	0.0000656	1.680554864	5	
TKWPs11	AX-95215133	2B	183.83	0.0012253	1.039043775	10	
TKWPs11	AX-95241239	2B	126.67	0.0009047	1.106378303	10	
TKWCa11	AX-95629099	2B	104.59	0.0001366	1.721134489	5	
TKWCa11	AX-95630098	2B	104.59	0.0002824	1.626238066	5	
TKWBw14	AX-95630339	2B	103.81	0.0009113	1.26323828	10	
TKWBw14	AX-94397869	3A	84.43	0.0006478	1.329470799	10	
TKWBw14	AX-94415260	3A	19.56	0.0007531	1.30148629	10	
TKWBw14	AX-94469477	3A	84.43	0.0003336	1.426159492	5	

1

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
TKWCa11	AX-94482952	3A	84.43	0.0003296	1.604284704	5	
TKWBw14	AX-94525104	3A	124.77	0.0021678	1.067794282	10	
TKWCa11	AX-94565139	3A	84.43	0.0010649	1.383045377	5	
TKWPs11	AX-94593608	3A	127.87	0.0008491	1.121071167	10	
TKWCa11	AX-94713349	3A	84.43	0.0010519	1.385912258	5	
TKWPs11	AX-94786978	3A	127.87	0.0008818	1.112288728	10	
TKWCa11	AX-94798864	3A	84.43	0.002785	1.139066493	10	
TKWCa11	AX-94900738	3A	84.43	0.0023228	1.185973141	10	
TKWBw14	AX-94928628	3A	84.06	0.0001343	1.50205051	5	
TKWCa11	AX-94932563	3A	5.32	0.0032203	1.102258074	10	
TKWCa11	AX-95083926	3A	84.43	0.0046113	1.015679611	10	
TKWBw14	AX-95108369	3A	84.43	0.0011642	1.210313892	10	
TKWCa11	AX-95175980	3A	84.43	0.0016576	1.273612938	10	
TKWCa11	AX-94404804	3B	2.24	0.0006656	1.484781583	5	
TKWCa11	AX-94420167	3B	85.27	0.0014496	1.307775269	10	
TKWCa11	AX-94440472	3B	85.27	0.0025888	1.157858368	10	
TKWCa11	AX-94467360	3B	85.27	0.0033643	1.091345531	10	
TKWBw14	AX-94480522	3B	82.94	0.00229	1.05538283	10	
TKWCa11	AX-94509749	3B	0.79	0.0016921	1.268320119	10	
TKWBw14	AX-94635493	3B	83.69	0.0015933	1.138687102	10	
TKWBw14	AX-94637232	3B	83.69	0.0015933	1.138687102	10	
TKWCa11	AX-94655272	3B	2.24	0.0012086	1.352836176	5	
TKWCa11	AX-94705969	3B	2.24	0.0004273	1.564307362	5	
TKWCa11	AX-94783816	3B	2.24	0.0006656	1.484781583	5	
TKWCa11	AX-95022318	3B	2.24	0.0009753	1.403369502	5	
TKWCa11	AX-95090481	3B	0.79	0.0047836	1.007249061	10	
TKWCa11	AX-95123212	3B	86.82	0.0017936	1.253271078	10	
TKWCa11	AX-95142306	3B	0.79	0.0008599	1.431490532	5	
TKWBw14	AX-95206389	3B	83.69	0.0015933	1.138687102	10	
TKWCa11	AX-95218302	3B	0.79	0.0009784	1.402655502	5	
TKWCa11	AX-95233861	3B	0.79	0.0009784	1.402655502	5	
TKWCa11	AX-95240191	3B	0.79	0.0014035	1.315908224	10	
TKWPs11	AX-95250560	3B	13.6	0.001251	1.03465232	10	
TKWBw14	AX-95629828	3B	83.69	0.0015933	1.138687102	10	
TKWBw14	AX-94399384	4A	173.15	0.0000581	1.563551897	5	
TKWBw14	AX-94475087	4A	26.12	0.0020943	1.075645431	10	
TKWBw14	AX-94512247	4A	164.04	0.0006385	1.33204683	10	
TKWBw14	AX-94597268	4A	164.04	0.0006385	1.33204683	10	
TKWBw14	AX-94713240	4A	164.04	0.0007175	1.310718533	10	
TKWBw14	AX-95131353	4A	164.04	0.0003433	1.422892288	5	
TKWBw14	AX-95212081	4A	78.09	5.73E-07	2.411328015	1	
TKWCa11	AX-94391368	4B	40.95	0.0003588	1.59169197	5	
TKWCa11	AX-94418931	4B	45.87	0.0049332	1.000232575	10	
TKWCa11	AX-94543294	4B	62.43	0.0047492	1.008900917	10	
TKWBw14	AX-94652395	4B	65.6	0.0010367	1.235842092	10	
TKWCa11	AX-94734340	4B	62.57	0.0039096	1.054606102	10	
TKWBw14	AX-94740598	4B	62.57	0.0010779	1.227336773	10	

1

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
TKWBw14	AX-94783372	4B	65.6	0.0019197	1.095595051	10	1
TKWCa11	AX-94391981	5A	13.03	0.0002306	1.653538587	5	
TKWBw14	AX-94396857	5A	72.22	0.0017233	1.120520574	10	
TKWBw14	AX-94419814	5A	72.22	0.0005193	1.366562299	5	
TKWBw14	AX-94489129	5A	72.22	0.0006011	1.342582878	10	
TKWCa11	AX-94512268	5A	12.25	0.0000759	1.803817435	5	
TKWBw14	AX-94590607	5A	78.13	0.0019242	1.09505786	10	
TKWBw14	AX-94786874	5A	72.22	0.0003204	1.430686033	5	
TKWBw14	AX-94879628	5A	78.13	0.0013808	1.171681286	10	
TKWBw14	AX-94982940	5A	78.13	0.0016406	1.131914053	10	
TKWBw14	AX-94995985	5A	78.13	0.0013808	1.171681286	10	
TKWBw14	AX-95070289	5A	78.13	0.0016406	1.131914053	10	
TKWCa11	AX-95071189	5A	70.36	0.0032967	1.096395961	10	
TKWBw14	AX-95077329	5A	78.52	0.0016406	1.131914053	10	
TKWBw14	AX-95084138	5A	72.22	0.0006128	1.339249565	10	
TKWBw14	AX-95171737	5A	78.13	0.0021374	1.070995443	10	
TKWBw14	AX-95223577	5A	72.22	0.0000662	1.552325429	5	
TKWBw14	AX-95231152	5A	78.13	0.0012316	1.197693192	10	
TKWBw14	AX-95248759	5A	78.13	0.002118	1.073070953	10	
TKWBw14	AX-95630204	5A	72.22	0.0008255	1.283461358	10	
TKWBw14	AX-95653618	5A	78.13	0.0016786	1.126605748	10	
TKWBw14	AX-95659793	5A	78.52	0.0013808	1.171681286	10	
TKWCa11	AX-94381978	5B	165.12	0.0014671	1.304751213	10	
TKWCa11	AX-94414150	5B	27.35	0.001674	1.271084628	10	
TKWPs11	AX-94488049	5B	314.95	0.000558	1.221028891	10	
TKWBw14	AX-94523405	5B	115.02	0.002114	1.073508942	10	
TKWCa11	AX-94533179	5B	206.02	0.0036693	1.06997887	10	
TKWBw14	AX-94692911	5B	272.25	0.0001282	1.505105481	5	
TKWBw14	AX-94923633	5B	233.87	0.0003479	1.421321792	5	
TKWCa11	AX-95151783	5B	182.22	0.0026323	1.15355689	10	
TKWCa11	AX-94403300	6A	100.72	0.0017216	1.263864191	10	
TKWCa11	AX-94422074	6A	86.03	0.0008223	1.441174721	5	
TKWCa11	AX-94424031	6A	86.03	0.0010238	1.392218468	5	
TKWCa11	AX-94426042	6A	86.03	0.0008021	1.446504843	5	
TKWCa11	AX-94434763	6A	100.72	0.0017216	1.263864191	10	
TKWCa11	AX-94439212	6A	100.72	0.0017216	1.263864191	10	
TKWCa11	AX-94443076	6A	95.92	0.0017216	1.263864191	10	
TKWCa11	AX-94458958	6A	102.31	0.0016907	1.268532053	10	
TKWCa11	AX-94475718	6A	102.31	0.0008021	1.446504843	5	
TKWCa11	AX-94496657	6A	100.72	0.0013079	1.333489468	10	
TKWCa11	AX-94500353	6A	26.51	0.0028456	1.133558747	10	
TKWCa11	AX-94527267	6A	86.03	0.0008021	1.446504843	5	
TKWCa11	AX-94550688	6A	102.31	0.0016482	1.275083092	10	
TKWCa11	AX-94560723	6A	86.03	0.0008021	1.446504843	5	
TKWBw14	AX-94629598	6A	80.46	0.0024011	1.04476413	10	
TKWCa11	AX-94649443	6A	86.03	0.0022654	1.192482544	10	
TKWCa11	AX-94663223	6A	102.31	0.0008021	1.446504843	5	

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
TKWCa11	AX-94716600	6A	86.03	0.0024749	1.169496398	10	1
TKWCa11	AX-94739869	6A	86.03	0.0020111	1.223510144	10	
TKWCa11	AX-94744160	6A	102.31	0.0009838	1.401392461	5	
TKWCa11	AX-94823132	6A	102.31	0.0010438	1.387727586	5	
TKWCa11	AX-94826546	6A	100.72	0.0017216	1.263864191	10	
TKWCa11	AX-94856861	6A	95.92	0.0017216	1.263864191	10	
TKWCa11	AX-94921385	6A	95.92	0.0004217	1.566457358	5	
TKWCa11	AX-94980563	6A	86.03	0.0008021	1.446504843	5	
TKWCa11	AX-95010988	6A	86.03	0.0017216	1.263864191	10	
TKWCa11	AX-95096069	6A	26.51	0.0031659	1.106526804	10	
TKWCa11	AX-95139952	6A	102.31	0.0008021	1.446504843	5	
TKWCa11	AX-95168938	6A	102.31	0.0006444	1.491126316	5	
TKWCa11	AX-95211290	6A	190.38	0.0025684	1.15989925	10	
TKWCa11	AX-95243312	6A	100.72	0.0017216	1.263864191	10	
TKWCa11	AX-95247642	6A	26.51	0.0014644	1.305217691	10	
TKWBw14	AX-95630503	6A	0	0.0002503	1.455320854	5	
TKWCa11	AX-94414203	6B	62.83	0.0006215	1.498119606	5	
TKWCa11	AX-94554671	6B	160.1	0.0024664	1.170388631	10	
TKWCa11	AX-94637817	6B	62.83	0.0020948	1.21289051	10	
TKWCa11	AX-94823159	6B	62.83	0.0011631	1.362101489	5	
TKWPs11	AX-94863485	6B	62.83	0.0009473	1.095828958	10	
TKWCa11	AX-94881172	6B	62.83	0.0003578	1.592106569	5	
TKWCa11	AX-95123143	6B	62.83	0.002972	1.12249604	10	
TKWBw14	AX-95201021	6B	62.83	0.0006913	1.317660314	10	
TKWCa11	AX-95208911	6B	74.78	0.0018095	1.250982424	10	
TKWCa11	AX-95238155	5B	62.83	0.0010031	1.396929107	5	
TKWCa11	AX-94583333	7A	100.52	0.0034568	1.084625363	10	
TKWCa11	AX-94671981	7A	29.9	0.0039948	1.049428786	10	
TKWCa11	AX-94705221	7A	29.86	0.0032421	1.100570731	10	
TKWCa11	AX-94772883	7A	100.09	0.0037741	1.063127687	10	
TKWCa11	AX-94954146	7A	100.09	0.0032516	1.099836877	10	
TKWCa11	AX-94971976	7A	201.13	0.0029414	1.125120384	10	
TKWCa11	AX-95153132	7A	29.9	0.003513	1.080650352	10	
TKWCa11	AX-95255983	7A	201.13	0.0034213	1.087176226	10	
TKWCa11	AX-94409779	7B	336.69	0.0006381	1.493024473	5	
TKWCa11	AX-94419535	7B	224.99	5.74E-06	2.303297087	1	
TKWCa11	AX-94596992	7B	159.67	0.0017145	1.264919834	10	
TKWPs11	AX-94626053	7B	179.46	0.0006862	1.171431096	10	
TKWCa11	AX-94678472	7B	203.61	0.002212	1.198697324	10	
TKWCa11	AX-94698531	7B	336.69	0.0000264	1.995190826	5	
TKWCa11	AX-94798108	7B	304.08	0.0000668	1.823907651	5	
TKWCa11	AX-94950940	7B	304.08	0.0000471	1.883729258	5	
TKWCa11	AX-94960826	7B	304.08	0.0000192	2.060378672	1	
TKWCa11	AX-95091816	7B	283.83	0.0045949	1.016499911	10	
TKWCa11	AX-95105679	7B	205.3	0.0011669	1.361315557	5	
TKWBw14	AX-95110830	7B	242.39	0.0008249	1.283601706	10	
TKWCa11	AX-95146286	7B	235.22	0.000032	1.95644874	5	

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
TKWBw14	AX-95157119	7B	245.67	0.0009722	1.249621146	10	1
TKWBw14	AX-94381525	sin mapear		0.0010369	1.235785125	10	
TKWCa11	AX-94389455	sin mapear		0.0017216	1.263864191	10	
TKWCa11	AX-94395877	sin mapear		0.0008223	1.441174721	5	
TKWCa11	AX-94406116	sin mapear		0.0011272	1.369613132	5	
TKWCa11	AX-94418688	sin mapear		3.3E-09	4.362543542	0.01	
TKWCa11	AX-94419523	sin mapear		0.0008021	1.446504843	5	
TKWBw14	AX-94433021	sin mapear		0.0007459	1.303336567	10	
TKWCa11	AX-94433121	sin mapear		0.0014496	1.307775269	10	
TKWCa11	AX-94440869	sin mapear		0.0015999	1.282707602	10	
TKWCa11	AX-94446593	sin mapear		0.0012852	1.337806714	10	
TKWBw14	AX-94454926	sin mapear		0.0005196	1.366475378	5	
TKWCa11	AX-94456270	sin mapear		0.0004221	1.566323868	5	
TKWCa11	AX-94465615	sin mapear		0.0007456	1.461841508	5	
TKWCa11	AX-94472359	sin mapear		0.0001055	1.755804068	5	
TKWCa11	AX-94474208	sin mapear		0.0014496	1.307775269	10	
TKWCa11	AX-94493694	sin mapear		0.0012843	1.337973574	10	
TKWCa11	AX-94494401	sin mapear		0.0008941	1.422923009	5	
TKWCa11	AX-94509921	sin mapear		0.003913	1.054392682	10	
TKWCa11	AX-94513354	sin mapear		0.0001818	1.684362758	5	
TKWCa11	AX-94523812	sin mapear		0.0010961	1.376236381	5	
TKWPs11	AX-94527805	sin mapear		0.0006496	1.184531591	10	
TKWCa11	AX-94528969	sin mapear		0.0008021	1.446504843	5	
TKWBw14	AX-94529286	sin mapear		0.0001013	1.520743262	5	
TKWCa11	AX-94538687	sin mapear		0.0044437	1.024265851	10	
TKWCa11	AX-94540603	sin mapear		0.0006714	1.483050572	5	
TKWCa11	AX-94541915	sin mapear		0.0010998	1.375439344	5	
TKWCa11	AX-94545917	sin mapear		0.0002543	1.640529096	5	
TKWCa11	AX-94570332	sin mapear		0.000578	1.511820911	5	
TKWBw14	AX-94578895	sin mapear		0.0007994	1.289843548	10	
TKWCa11	AX-94578953	sin mapear		0.0008791	1.426660942	5	
TKWCa11	AX-94582130	sin mapear		0.0020342	1.22054489	10	
TKWCa11	AX-94622619	sin mapear		0.001227	1.349159212	10	
TKWPs11	AX-94635171	sin mapear		0.0007165	1.161115272	10	
TKWPs11	AX-94655649	sin mapear		0.000304	1.363165746	5	
TKWBw14	AX-94657575	sin mapear		0.0027717	1.01319929	10	
TKWCa11	AX-94660748	sin mapear		0.0033673	1.091123565	10	
TKWBw14	AX-94662379	sin mapear		0.0002097	1.470362857	5	
TKWPs11	AX-94674125	sin mapear		0.0000932	1.608782672	5	
TKWBw14	AX-94689320	sin mapear		0.0006484	1.329310045	10	
TKWBw14	AX-94731996	sin mapear		0.0014031	1.168015368	10	
TKWCa11	AX-94733011	sin mapear		0.0000259	1.998933058	5	
TKWCa11	AX-94747841	sin mapear		0.0048002	1.00645835	10	
TKWCa11	AX-94749345	sin mapear		0.0033496	1.092430836	10	
TKWPs11	AX-94757208	sin mapear		0.0007165	1.161115272	10	
TKWPs11	AX-94766814	sin mapear		0.0007165	1.161115272	10	
TKWBw14	AX-94814592	sin mapear		0.0008591	1.275396782	10	

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
TKWCa11	AX-94815707	sin mapear		0.0036048	1.074313939	10	1
TKWPs11	AX-94824543	sin mapear		0.0006096	1.199784238	10	
TKWCa11	AX-94853271	sin mapear		0.0036233	1.073057679	10	
TKWBw14	AX-94863332	sin mapear		0.0026845	1.020136076	10	
TKWCa11	AX-94865903	sin mapear		0.0000118	2.16138224	1	
TKWPs11	AX-94869203	sin mapear		0.0007845	1.139607454	10	
TKWPs11	AX-94886994	sin mapear		0.0000238	1.913433547	5	
TKWCa11	AX-94891053	sin mapear		0.0006524	1.488724909	5	
TKWBw14	AX-94893064	sin mapear		0.0004913	1.375108012	5	
TKWBw14	AX-94895361	sin mapear		0.0025283	1.033298643	10	
TKWBw14	AX-94924039	sin mapear		0.0006484	1.329310045	10	
TKWCa11	AX-94928544	sin mapear		0.0003259	1.605910056	5	
TKWCa11	AX-94954617	sin mapear		0.0017216	1.263864191	10	
TKWPs11	AX-94978347	sin mapear		0.0007165	1.161115272	10	
TKWCa11	AX-94999286	sin mapear		0.0024217	1.175133654	10	
TKWCa11	AX-95025823	sin mapear		0.0016812	1.269971824	10	
TKWCa11	AX-95076804	sin mapear		0.0020169	1.222768887	10	
TKWCa11	AX-95085217	sin mapear		0.0024085	1.17655117	10	
TKWCa11	AX-95088362	sin mapear		0.0010998	1.375439344	5	
TKWCa11	AX-95093821	sin mapear		0.0008207	1.441612016	5	
TKWBw14	AX-95094005	sin mapear		0.0004711	1.381365873	5	
TKWCa11	AX-95098685	sin mapear		0.0013563	1.324465553	10	
TKWBw14	AX-95123487	sin mapear		0.0011556	1.211966933	10	
TKWPs11	AX-95124357	sin mapear		0.0001594	1.500722153	5	
TKWBw14	AX-95130016	sin mapear		0.0016601	1.129177661	10	
TKWCa11	AX-95134502	sin mapear		0.0004677	1.549356086	5	
TKWPs11	AX-95139517	sin mapear		0.0004212	1.288079709	10	
TKWPs11	AX-95149573	sin mapear		0.0005087	1.243186418	10	
TKWBw14	AX-95159296	sin mapear		0.0004879	1.376134137	5	
TKWBw14	AX-95187790	sin mapear		0.0009216	1.260903886	10	
TKWPs11	AX-95214734	sin mapear		0.0014451	1.004929555	10	
TKWBw14	AX-95230880	sin mapear		0.0010252	1.238245101	10	
TKWCa11	AX-95245509	sin mapear		0.0040573	1.045722216	10	
TKWCa11	AX-95251085	sin mapear		0.0002921	1.621537867	5	
TKWBw14	AX-95260307	sin mapear		0.0024627	1.039122604	10	
TKWCa11	AX-95653112	sin mapear		0.0006727	1.482671109	5	
TKWCa11	AX-95685381	sin mapear		0.0041468	1.040529071	10	
TKWCa11	BS00005343	sin mapear		0.0009883	1.400345916	5	
TKWCa11	VrnA19K0001	sin mapear		0.0035481	1.078198814	10	

**Tabla AT16.** Haplotipo - Fenotipo de la colección de CERZOS (n=170) para marcadores asociados peso de mil granos en tres ambientes del sur bonaerense, ordenados en forma decreciente.

Letras A, C, G y T indican los correspondientes nucleótidos en homocigosis en el locus. Letras M, R, S e Y, indican heterocigosis en el locus.

**TKW:** peso de mil granos (g.). **s/d:** sin determinar. **FA:** amplificación fallida (sin dato).

Celdas coloreadas en **verde:** alelo de alto TKW, celdas coloreadas en **amarillo,** alelo de bajo TKW.

N°	Genot	ORIGEN	CLUSTER	2A AX- 94476401	2A AX- 94684421	2A AX- 94881363	2A AX- 95189751	2B AX- 94645595	3B AX- 94808669	7B AX- 94505411	sin mapear AX- 94948921	sin mapear AX- 95232143	TKW CA11	TKW BW11	TKW PS11	TKW CA14	TKW BW14	TKW PS14	Prom.
81	CDBUCK	ARG	2	G	G	T	G	C	C	T	A	T	51.8	64.9	52.4	44.0	53.3	40.8	51.2
4	BCRI	ARG	3	G	A	C	C	C	C	C	A	T	44.7	63.8	51.0	45.7	52.7	39.2	49.5
32	ACA1801F	ARG	3	G	G	T	G	T	C	T	G	T	50.4	60.5	53.3	41.5	44.3	38.2	48.0
30	B#25	ARG	3	G	A	C	C	T	C	T	G	C	46.4	58.1	51.6	47.4	41.9	39.9	47.6
89	TGBB	ARG	2	G	G	T	G	C	C	T	A	T	51.5	59.8	49.1	40.5	49.0	32.6	47.1
21	VF042	ARG	3	G	A	C	C	C	C	C	A	T	46.2	59.8	50.1	41.1	45.1	40.1	47.1
38	CBW0200	ARG	1	G	G	T	G	C	C	C	A	T	49.1	54.3	51.3	46.1	46.1	32.6	46.6
118	GAR	FRA	1	G	A	C	C	C	C	T	A	C	44.9	57.9	51.8	42.4	44.5	37.7	46.5
3	BESM	ARG	3	G	A	C	C	FA	C	C	A	T	45.8	58.6	51.2	43.0	45.5	34.9	46.5
56	CBW0156	ARG	1	G	A	C	C	C	C	C	A	T	46.8	58.0	50.9	39.7	43.6	38.7	46.3
80	BMEC	ARG	3	G	A	C	C	C	C	T	A	T	46.1	57.3	54.6	43.6	40.3	33.1	45.8
64	BGRA	ARG	3	G	A	C	C	C	C	C	A	T	46.2	59.5	51.5	33.9	44.7	38.5	45.7
36	CBW0141	ARG	3	G	A	C	C	T	C	T	G	C	42.1	57.7	50.7	42.8	37.9	40.4	45.3
88	TG	RUS	2	G	G	T	G	C	C	T	A	T	48.6	56.3	50.1	37.8	44.3	33.9	45.2
122	TIZ	ITA	3	G	A	C	C	T	C	T	G	T	47.0	55.5	52.3	35.3	39.9	40.9	45.1
73	GHD610	ITA	2	G	G	T	G	C	C	T	A	T	43.5	s/d	52.3	36.3	47.9	45.1	45.0
68	CRE	ITA	3	G	A	C	C	C	C	C	A	C	45.8	53.7	50.3	38.2	41.6	40.3	45.0
48	Ci1936	ITA	3	G	A	C	C	C	C	C	A	C	43.0	56.4	48.6	46.6	44.4	30.7	44.9
90	TGSB	ARG	2	G	G	T	G	C	C	T	A	T	48.3	61.0	49.1	33.4	41.5	36.1	44.9
76	BONQUI	ARG	3	G	G	T	G	T	C	T	G	C	48.5	57.2	50.7	38.0	41.6	33.1	44.9
79	BALINTA	ARG	2	G	G	T	G	C	C	T	A	T	45.8	50.4	50.9	40.2	40.5	40.3	44.7
5	BAMB	ARG	3	G	A	C	C	FA	C	C	A	T	41.8	58.0	52.3	35.9	45.4	33.9	44.5
91	TGVF	ARG	2	G	G	T	G	C	C	T	A	T	47.5	54.4	48.2	35.4	46.1	35.4	44.5
8	BICUM	ARG	2	G	G	T	G	C	C	C	A	T	47.4	53.7	45.1	44.6	41.5	32.8	44.2

N°	Genot	ORIGEN	CLUSTER	2A AX- 94476401	2A AX- 94684421	2A AX- 94881363	2A AX- 95189751	2B AX- 94645595	3B AX- 94808669	7B AX- 94505411	sin mapear AX- 94948921	sin mapear AX- 95232143	TKW CA11	TKW BW11	TKW PS11	TKW CA14	TKW BW14	TKW PS14	Prom.
74	GHD645	ITA	2	G	G	T	G	C	C	T	A	T	47.4	56.9	48.6	38.4	39.8	32.7	44.0
126	POR	ITA	3	G	FA	C	C	T	C	C	G	C	47.3	53.3	46.5	43.7	37.7	34.6	43.9
129	HEK	CYP	3	G	A	C	C	T	C	C	G	C	43.7	56.1	46.4	41.5	41.2	34.2	43.8
31	B#27	ARG	3	G	A	C	C	C	C	C	A	T	48.2	61.3	54.3	33.2	33.8	32.1	43.8
47	CORE	ITA	3	G	A	C	C	T	C	C	G	C	45.0	57.3	43.9	43.1	38.9	33.5	43.6
83	GAB 125	ITA	2	G	G	C	G	C	A	T	A	T	48.3	s/d	50.8	42.7	38.5	37.7	43.6
77	BF1776	ARG	1	G	G	T	G	C	C	C	A	T	48.0	55.0	45.8	39.9	38.7	33.8	43.5
60	FOR	ITA	2	G	A	C	C	C	C	C	A	T	47.4	53.4	47.3	43.3	37.9	31.9	43.5
124	ARG	FRA	1	G	A	C	C	T	C	C	G	C	s/d	53.2	43.7	43.0	38.7	37.4	43.2
1	BPLA	ARG	3	G	A	C	C	T	C	C	G	C	40.2	51.4	51.4	36.2	42.9	36.8	43.2
55	CBW0111	ARG	2	G	A	C	C	C	C	T	A	T	48.0	s/d	49.6	37.2	46.7	33.4	43.0
117	DUE	ITA	1	G	A	C	C	T	C	C	G	C	s/d	s/d	53.9	36.4	41.4	40.0	42.9
40	CBW0225	ARG	3	G	A	C	C	Y	C	T	R	C	39.9	51.5	51.2	36.7	39.7	36.8	42.6
102	B#6	ARG	2	G	G	T	G	C	C	T	A	T	45.5	53.9	45.2	41.6	35.4	34.2	42.6
70	GRA	ITA	2	G	G	T	G	C	C	C	A	T	44.4	51.2	43.0	34.3	43.7	37.9	42.4
75	BONVAL	ARG	1	G	G	T	G	C	C	C	A	T	48.7	48.2	46.4	39.7	39.4	31.0	42.2
7	BICAR	ARG	1	G	G	T	G	C	A	C	A	T	40.9	54.1	52.6	32.0	38.4	34.4	42.1
34	CBW0112	ARG	1	G	A	C	C	C	C	C	A	T	42.8	53.1	45.6	35.5	42.6	32.7	42.0
97	GAN	CIMMYT	4	S	A	C	C	T	C	C	G	C	45.4	52.1	45.0	36.6	37.0	34.8	41.8
59	ARC	FRA	3	G	A	C	C	T	C	C	G	C	43.5	54.8	46.2	32.0	38.4	35.0	41.7
6	BIFAC	ARG	3	G	A	C	C	FA	C	C	G	C	40.1	51.6	45.8	38.2	39.1	35.3	41.7
42	CANN	ITA	2	G	G	C	C	C	C	C	A	T	44.4	54.5	44.8	39.5	34.5	32.0	41.6
24	VF003	ARG	4	G	A	C	C	T	C	C	G	C	42.7	53.9	40.8	41.1	37.6	33.7	41.6
139	Quc3104-2005	CHI	3	G	G	T	G	T	C	C	G	C	s/d	s/d	s/d	42.6	40.0	42.1	41.6
104	Heider//Mt/Ho	WANA	3	G	G	T	G	T	A	C	G	C	43.5	55.1	48.3	37.7	31.5	32.5	41.4
43	CON	ITA	2	G	G	C	C	C	C	C	A	T	45.0	53.7	41.6	40.0	36.9	30.3	41.3
35	CBW0120	ARG	1	G	G	T	G	T	A	C	G	C	40.8	51.0	44.2	34.1	42.9	34.5	41.2
95	ALTAR84	CIMMYT	3	G	A	C	C	T	C	C	FA	C	47.1	s/d	47.5	38.9	34.8	36.6	41.0
94	MARR	WANA	3	G	A	C	C	T	C	C	G	C	44.2	50.1	40.3	39.8	35.9	35.3	40.9
50	CBW0001	ARG	3	G	A	C	C	T	C	C	G	C	44.4	45.2	42.3	41.6	38.1	33.4	40.8

N°	Genot	ORIGEN	CLUSTER	2A AX- 94476401	2A AX- 94684421	2A AX- 94881363	2A AX- 95189751	2B AX- 94645595	3B AX- 94808669	7B AX- 94505411	sin mapear AX- 94948921	sin mapear AX- 95232143	TKW CA11	TKW BW11	TKW PS11	TKW CA14	TKW BW14	TKW PS14	Prom.
58	ALC	FRA	3	G	A	C	C	T	A	C	G	T	45.4	57.1	49.4	33.0	30.7	28.7	40.7
12	DUI	ITA	3	G	A	C	C	T	C	C	G	C	40.9	50.2	42.7	40.5	36.1	33.1	40.6
63	IXOS	FRA	1	G	A	C	C	C	A	C	A	T	43.9	49.6	45.6	33.5	35.0	34.8	40.4
39	CBW0210	ARG	3	G	G	T	G	C	C	C	A	T	39.8	47.8	46.6	34.6	40.2	32.6	40.3
96	OMGUER4	WANA	3	G	A	C	C	T	C	C	G	C	41.8	49.3	40.7	41.8	37.3	30.4	40.2
128	OUR	CYP	3	G	A	C	C	C	C	C	A	T	42.3	52.2	41.2	40.5	33.3	31.6	40.2
53	AMA	EEUU	1	G	A	C	C	C	C	C	A	T	37.9	53.9	48.1	32.3	38.2	29.8	40.0
37	CBW0153	ARG	1	G	A	C	C	C	C	C	A	T	41.5	s/d	46.9	35.2	42.3	33.9	40.0
99	KOR	WANA	3	G	A	C	C	T	C	T	R	C	48.2	52.1	42.2	33.9	33.5	29.0	39.8
168	B#32.1375	ARG	3	G	G	T	G	FA	A	T	G	T	s/d	s/d	s/d	36.5	45.3	37.5	39.8
106	WAD1	WANA	3	G	A	C	C	C	C	C	A	T	43.2	49.9	43.2	38.5	30.3	33.2	39.7
61	ARD	FRA	2	G	G	T	G	C	C	C	A	T	42.7	s/d	52.3	35.2	36.8	31.5	39.7
121	NAU	FRA	1	G	A	C	C	T	C	C	G	C	44.5	46.4	45.5	36.6	37.5	27.5	39.7
66	KOFA	EEUU	1	G	A	C	C	C	C	C	A	T	41.7	51.9	39.2	39.2	35.4	30.4	39.7
44	ITA	ITA	3	G	A	C	C	T	C	C	G	C	43.0	47.1	47.0	36.9	32.6	31.3	39.7
71	CAP	ITA	2	G	G	C	C	C	C	T	A	C	40.2	50.6	47.1	38.9	33.4	27.7	39.6
26	VF0167	ARG	1	G	A	C	C	T	C	C	FA	C	43.8	50.5	42.0	33.0	38.1	30.2	39.6
49	Co1937	ITA	2	G	A	C	C	C	C	C	A	T	42.7	50.2	44.3	36.8	36.4	26.9	39.5
65	ACA1901	ARG	3	G	A	C	C	C	C	C	A	T	41.3	52.2	40.6	39.4	33.0	30.4	39.5
85	MAR	ITA	2	G	G	C	C	T	A	T	R	C	39.5	s/d	43.4	42.2	40.0	31.9	39.4
155	Quc3506-2009	CHI	4	C	A	C	C	T	C	C	G	C	s/d	s/d	s/d	38.0	42.4	37.7	39.4
23	VF0163	ARG	1	G	A	C	C	C	A	C	G	C	40.6	51.9	40.8	35.0	36.3	30.6	39.2
160	CBW05024	ARG	1	G	G	T	G	C	C	T	A	T	s/d	s/d	s/d	32.1	49.3	35.8	39.1
82	CRZ-1.12	ITA	2	G	G	C	S	C	M	Y	R	T	s/d	s/d	s/d	37.0	42.1	38.1	39.1
131	DD26	ARG	3	G	A	C	C	C	C	C	A	T	40.3	s/d	44.9	38.3	36.7	34.9	39.0
78	ETIT38	WANA	2	G	R	C	C	C	A	C	FA	T	38.6	45.8	44.0	41.9	33.1	29.5	38.8
115	NEO	FRA	1	G	A	C	C	FA	A	C	R	T	36.7	48.9	43.2	35.0	36.8	32.1	38.8
29	B#24	ARG	4	C	A	C	C	T	C	C	G	C	35.2	47.2	45.0	33.7	35.1	36.6	38.8
9	CIC	ITA	2	G	A	C	C	C	C	C	A	T	39.4	49.0	39.2	35.8	35.9	33.2	38.7
130	JOS	CYP	3	S	A	C	C	C	C	C	A	T	42.6	47.3	42.3	37.4	32.8	30.0	38.7

N°	Genot	ORIGEN	CLUSTER	2A AX- 94476401	2A AX- 94684421	2A AX- 94881363	2A AX- 95189751	2B AX- 94645595	3B AX- 94808669	7B AX- 94505411	sin mapear AX- 94948921	sin mapear AX- 95232143	TKW CA11	TKW BW11	TKW PS11	TKW CA14	TKW BW14	TKW PS14	Prom.
113	ORLU	FRA	1	G	A	C	C	C	A	C	A	T	40.4	48.4	38.8	35.8	39.0	29.9	38.7
136	LLE	CHI	4	G	G	T	G	T	C	C	G	C	s/d	s/d	s/d	43.4	40.6	32.0	38.7
13	SIM	ITA	2	G	G	C	C	C	C	C	A	T	45.9	45.4	39.8	37.9	35.5	27.4	38.7
120	VIV	FRA	1	G	A	C	C	T	A	C	G	C	41.0	49.9	38.8	34.5	34.9	32.9	38.7
46	CANT	ITA	3	G	A	C	C	T	C	C	G	C	44.4	52.9	38.5	34.5	27.2	34.1	38.6
84	GHD574	ITA	2	G	A	C	C	C	C	C	A	T	45.2	49.8	40.5	35.4	33.9	26.3	38.5
119	BYB	FRA	1	G	A	C	C	T	A	C	R	C	44.4	51.9	45.3	30.1	30.0	29.1	38.5
116	SAC	FRA	1	G	A	C	C	T	C	T	G	C	s/d	49.6	46.0	35.1	33.5	27.7	38.4
161	CBW05072	ARG	1	G	G	T	G	T	C	C	G	C	s/d	s/d	s/d	38.3	43.1	33.7	38.4
163	CBW05081	ARG	1	G	A	C	S	C	A	C	A	T	s/d	s/d	s/d	35.2	44.9	34.9	38.3
98	CHAM1	WANA	3	G	A	C	C	C	C	C	A	T	40.8	50.5	41.7	35.7	31.5	29.3	38.3
19	80-IAT2	CIMMYT	3	C	A	C	C	T	C	C	G	C	38.8	47.7	41.6	36.1	33.5	31.7	38.2
45	CAT	ITA	2	G	A	C	C	T	C	C	FA	C	42.7	s/d	47.0	39.4	33.3	28.7	38.2
100	FOC	CIMMYT	3	G	A	C	C	T	C	C	G	C	41.1	50.7	40.0	36.8	29.9	30.6	38.2
133	CBW05082	ARG	1	G	A	C	C	C	A	C	A	T	39.1	48.2	40.2	28.7	45.1	27.9	38.2
170	7144IDSN39	CIMMYT	4	G	A	C	C	T	C	C	G	C	s/d	s/d	s/d	43.0	33.7	37.9	38.2
67	UC1113	EEUU	3	G	A	C	C	C	C	C	A	T	41.4	53.1	39.9	37.8	27.5	29.2	38.1
28	VF0137	ARG	4	G	A	C	C	T	C	C	G	C	36.9	49.8	39.3	34.6	31.1	36.3	38.0
92	OMRABI5	WANA	2	G	A	C	C	T	C	C	G	C	38.1	47.0	36.9	38.4	32.0	35.3	37.9
22	VF0113	ARG	1	G	A	C	C	T	C	C	G	C	36.9	52.5	43.1	30.9	37.9	25.8	37.9
151	Quc3538-2009	CHI	3	G	A	C	C	T	C	C	G	C	s/d	s/d	s/d	37.6	38.0	37.8	37.8
41	CBW0230	ARG	1	G	A	C	C	C	A	C	G	C	38.6	50.4	47.3	29.5	30.1	30.8	37.8
11	COL	ITA	3	G	A	C	C	C	C	C	A	C	37.8	43.9	43.1	33.8	38.3	29.2	37.7
10	ADA	ITA	2	G	A	C	C	C	A	C	A	T	42.0	51.6	39.9	36.3	34.5	21.4	37.6
109	DUP	ITA	3	G	A	C	C	T	C	C	G	C	42.9	48.2	39.6	31.2	33.3	29.8	37.5
69	GAB	ITA	1	FA	G	T	G	C	C	C	A	T	40.0	44.1	38.4	36.2	35.8	29.9	37.4
2	BTOP	ARG	1	G	A	C	C	T	A	C	R	C	40.8	50.3	40.1	31.6	35.8	25.6	37.3
110	DUR	ATR	1	G	A	C	C	T	A	C	G	C	38.7	47.9	40.5	32.8	33.5	30.6	37.3
72	GHD575	ITA	2	G	A	C	C	T	C	T	FA	C	44.9	46.6	38.8	36.0	26.9	30.1	37.2
132	DD150	ARG	1	G	A	C	C	C	C	C	A	T	39.9	47.3	41.9	35.2	29.2	29.4	37.1

N°	Genot	ORIGEN	CLUSTER	2A AX- 94476401	2A AX- 94684421	2A AX- 94881363	2A AX- 95189751	2B AX- 94645595	3B AX- 94808669	7B AX- 94505411	sin mapear AX- 94948921	sin mapear AX- 95232143	TKW CA11	TKW BW11	TKW PS11	TKW CA14	TKW BW14	TKW PS14	Prom.
93	BILIKNo2	WANA	3	G	A	C	C	T	A	C	G	C	39.2	51.1	38.2	35.0	31.3	26.8	36.9
15	66-IAT2	CIMMYT	3	G	A	C	C	T	C	C	G	C	40.2	51.2	36.3	33.0	31.7	29.1	36.9
62	APP	ITA	2	G	A	C	C	T	A	C	FA	C	38.9	44.9	41.8	33.1	32.9	29.1	36.8
107	OMRABI	WANA	2	G	A	C	C	T	C	C	G	C	39.1	44.4	36.6	39.5	31.3	29.6	36.8
16	69-IAT2	CIMMYT	4	G	A	C	C	T	C	C	G	C	40.0	46.7	36.8	33.3	34.0	29.5	36.7
20	VF0154	ARG	4	C	A	C	C	T	C	C	G	C	35.2	46.9	38.0	35.0	35.8	29.1	36.7
108	OMRABI3	WANA	2	G	A	C	C	T	C	C	G	C	37.1	45.8	37.3	39.6	30.4	28.5	36.4
162	CBW05080	ARG	1	G	A	C	S	C	A	C	A	T	s/d	s/d	s/d	34.3	42.4	32.1	36.3
166	ACA2125.07	ARG	3	G	A	C	C	T	C	C	G	C	s/d	s/d	s/d	42.0	34.6	31.3	35.9
114	KAR	FRA	1	G	A	C	C	T	C	C	G	C	37.4	47.8	38.3	30.1	33.8	27.4	35.8
158	Quc3763-2008	CHI	3	G	A	C	C	T	A	C	G	C	s/d	s/d	s/d	34.5	36.8	35.7	35.6
159	LDNDIC3A	EEUU	1	G	A	C	C	T	A	C	G	C	s/d	s/d	s/d	32.7	38.9	35.2	35.6
18	73-IAT2	CIMMYT	4	C	A	C	C	T	C	C	G	C	38.4	45.0	36.4	34.1	33.8	25.9	35.6
111	JOY	FRA	1	FA	A	C	C	T	A	C	G	C	35.8	37.1	37.5	35.1	36.2	31.0	35.5
17	71-IAT2	CIMMYT	4	C	A	C	C	T	A	C	G	C	36.1	48.8	31.7	30.1	37.9	27.8	35.4
101	BHA	WANA	3	C	A	C	C	T	C	C	G	C	36.4	46.4	34.4	31.3	31.8	31.4	35.3
27	VF0136	ARG	4	C	A	C	C	T	C	C	G	C	33.2	46.2	35.6	30.4	30.8	35.1	35.2
149	Quc3497-2007	CHI	3	G	G	T	G	T	C	C	G	C	s/d	s/d	s/d	34.7	39.0	31.8	35.2
57	ARB	FRA	1	G	A	C	C	T	A	T	A	C	38.4	45.0	40.4	29.1	31.8	24.0	34.8
25	VF0121	HUN	1-3	G	A	C	C	T	C	C	G	C	35.7	43.7	37.0	39.9	28.4	24.0	34.8
167	ACA4420.08	ARG	3	G	G	T	G	T	C	C	G	T	s/d	s/d	s/d	37.4	35.0	31.9	34.8
146	Quc3672-2008	CHI	4	G	A	C	C	T	C	C	FA	C	s/d	s/d	s/d	38.8	31.6	33.3	34.6
156	Quc3427-2009	CHI	3	G	A	C	C	T	C	C	G	C	s/d	s/d	s/d	39.1	32.8	31.1	34.3
103	HAU	WANA	2	G	G	T	G	T	A	C	FA	C	s/d	44.8	36.3	30.9	31.0	28.3	34.2
54	CBW0101	ARG	1	G	A	C	C	C	A	C	G	T	32.1	43.3	36.8	27.6	35.8	29.4	34.2
134	LLA	CHI	3	G	A	C	C	T	A	C	G	C	s/d	s/d	s/d	37.3	31.5	33.5	34.1
51	CBW0002	ARG	4	C	A	C	C	T	C	C	G	C	36.5	45.9	33.3	31.9	28.4	28.0	34.0
105	OMRABI6	WANA	2	G	A	C	C	T	C	C	G	C	38.5	42.0	33.5	35.9	28.6	25.2	34.0
150	Quc3509-2007	CHI	3	G	A	C	C	T	A	T	G	C	s/d	s/d	s/d	33.8	33.3	34.2	33.8
86	POL	ITA	2	G	A	C	C	C	A	C	FA	T	34.3	40.1	39.1	27.2	34.6	26.7	33.7

N°	Genot	ORIGEN	CLUSTER	2A AX- 94476401	2A AX- 94684421	2A AX- 94881363	2A AX- 95189751	2B AX- 94645595	3B AX- 94808669	7B AX- 94505411	sin mapear AX- 94948921	sin mapear AX- 95232143	TKW CA11	TKW BW11	TKW PS11	TKW CA14	TKW BW14	TKW PS14	Prom.
144	Quc3506-2007	CHI	4	C	A	C	C	T	C	C	R	C	s/d	s/d	s/d	36.1	31.0	33.9	33.6
14	65-IAT2	CIMMYT	4	C	A	C	C	T	C	C	G	C	37.0	40.7	36.8	30.4	29.5	27.2	33.6
165	CBW09034	ARG	1	FA	A	C	C	T	C	C	G	C	s/d	s/d	s/d	32.3	37.4	30.8	33.5
125	ART	FRA	1	C	A	C	C	T	C	C	G	C	32.0	41.8	34.7	27.2	32.2	29.4	32.9
137	Quc3585-2007	CHI	4	C	A	C	C	T	C	C	G	C	s/d	s/d	s/d	35.2	30.6	32.8	32.8
147	Quc3555-2007	CHI	3	S	A	C	C	T	C	C	G	C	s/d	s/d	s/d	35.9	33.0	29.2	32.7
135	COR	CHI	3	G	A	C	C	T	A	T	G	C	s/d	s/d	s/d	36.5	30.2	31.0	32.6
127	DGE-1	EEUU	1	G	A	C	C	T	A	C	G	C	33.2	39.6	29.9	25.4	38.1	28.6	32.5
112	BIE	FRA	1	G	A	C	C	T	C	C	G	C	s/d	42.9	36.1	31.8	28.0	23.2	32.4
145	Quc3755-2008	CHI	4	G	A	C	C	T	A	C	G	C	s/d	s/d	s/d	36.6	30.0	30.0	32.2
143	Quc3738-2008	CHI	4	C	A	C	C	T	C	C	G	C	s/d	s/d	s/d	34.7	31.0	30.9	32.2
157	Quc3462-2009	CHI	4	C	A	C	C	T	C	C	G	C	s/d	s/d	s/d	33.5	31.7	30.6	31.9
33	CBW0105	ARG	1	G	A	C	C	T	A	C	G	C	29.6	39.1	35.3	28.1	30.8	28.3	31.9
123	EXE	FRA	1	C	A	C	C	T	A	C	G	C	34.0	43.3	31.0	33.9	27.9	20.1	31.7
140	Quc3587-2007	CHI	4	C	A	C	C	T	C	C	G	C	s/d	s/d	s/d	33.8	29.8	31.4	31.7
148	Quc3694-2008	CHI	4	G	A	C	C	FA	C	C	G	C	s/d	s/d	s/d	30.3	31.2	33.4	31.6
141	Quc3693-2008	CHI	4	C	A	C	C	T	C	C	G	C	s/d	s/d	s/d	34.3	29.4	31.2	31.6
52	CBW0004	ARG	4	C	A	C	C	T	C	C	G	C	39.9	s/d	35.7	29.9	26.9	24.6	31.4
164	CBW08131	ARG	3	C	G	T	G	C	A	C	FA	T	s/d	s/d	s/d	34.7	31.9	27.5	31.4
169	7100IDSN39	CIMMYT	4	G	A	C	C	T	C	T	G	C	s/d	s/d	s/d	35.1	28.7	29.6	31.1
138	Quc3739-2008	CHI	4	C	A	C	C	T	C	C	G	C	s/d	s/d	s/d	31.0	31.7	30.4	31.1
87	B#33.1123	ARG	3	G	A	C	C	C	A	C	A	T	s/d	s/d	s/d	33.1	33.5	25.6	30.7
154	Quc3559-2009	CHI	4	C	A	C	C	T	A	C	G	C	s/d	s/d	s/d	32.8	28.0	30.7	30.5
142	Quc3584-2007	CHI	4	C	A	C	C	T	C	C	G	C	s/d	s/d	s/d	31.4	26.5	28.5	28.8
152	Quc3730-2008	CHI	4	C	A	C	C	T	C	C	G	C	s/d	s/d	s/d	29.6	26.0	28.3	28.0
153	Quc3775-2008	CHI	4	C	A	C	C	T	C	C	FA	C	s/d	s/d	s/d	24.6	25.3	23.3	24.4

**Tabla AT17.** Marcadores significativos asociados al contenido de proteína (**PROT**, %).

**Cromosoma:** en el trabajo de Allen et al., 2016 (**sin mapear:** sin posición en asignada dicho trabajo). **cM:** posición del marcador en el trabajo de Allen et al., 2016. **FDR%:** valor máximo de probabilidad de error, expresado en %.

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
ProtCa11	AX-94458060	2B	66.33	1.26E-05	1.0912283	10	2
ProtCa14	AX-94458060	2B	66.33	3.77E-05	1.0148333	10	
ProtPs11	AX-94508043	4A	214.31	9.22E-06	1.528353	5	
ProtPs14	AX-94508043	4A	214.31	2.21E-05	1.0985261	10	
ProtPs11	AX-94630583	4A	214.31	1.1E-07	2.8294018	1	
ProtPs14	AX-94630583	4A	214.31	2.46E-05	1.0644146	10	
ProtCa14	AX-94535106	3B	85.27	2.56E-05	1.0756918	10	1
ProtPs11	AX-94544558	4A	214.72	2.84E-05	1.2730553	10	
ProtPs11	AX-94651591	4A	214.31	2.91E-05	1.2659836	10	
ProtPs11	AX-95157738	4A	214.31	5.84E-05	1.0363751	10	
ProtBw14	AX-95223577	5A	72.22	2.73E-06	1.7226596	5	
ProtBw14	AX-94600532	5B	45.36	0.000351	1.0062223	10	
ProtBw14	AX-94692911	5B	272.25	1.12E-05	1.1905112	10	
ProtBw14	AX-94401357	6B	62.83	0.000286	1.0192539	10	
ProtBw14	AX-94507661	6B	62.83	0.000251	1.0242417	10	
ProtBw14	AX-94507547	7B	114.3	0.000343	1.0080037	10	
ProtBw14	AX-95260307	sin mapear		0.000244	1.0249782	10	
ProtPs11	VrnA1Marq	sin mapear		2.72E-05	1.286434	10	

**Tabla AT18.** Haplotipo - Fenotipo de la colección de CERZOS (n=170) para marcadores asociados contenido de proteína en 2 ambientes del sur bonaerense, ordenados en forma decreciente.

Letras A, C, G y T indican los correspondientes nucleótidos en homocigosis en el locus. Letras R e Y, indican heterocigosis en el locus.

**PROT:** contenido de proteína (%; 13,5% de H°). **s/d:** sin determinar. **FA:** amplificación fallida (sin dato).

Celdas coloreadas en **verde:** alelo de mayor PROT en promedio, celdas coloreadas en **amarillo,** alelo de menor PROT en promedio.

N°	Genot	ORIGEN	CLUSTER	2B AX- 94458060	4A AX- 94508043	4A AX- 94630583	PROT CA11	PROT BW11	PROT PS11	PROT CA14	PROT BW14	PROT PS14	Prom.
165	CBW09034	ARG	1	A	C	C	s/d	s/d	s/d	16.3	13.4	13.4	14.4
86	POL	ITA	2	A	C	C	15.0	14.8	13.2	15.1	12.5	14.8	14.2
70	GRA	ITA	2	A	C	C	15.2	14.5	13.0	14.9	13.6	13.7	14.1
88	TG	RUS	2	A	C	C	15.6	14.8	13.1	15.9	12.7	12.8	14.1
91	TGVF	ARG	2	A	C	C	15.8	14.1	12.7	15.4	12.4	13.4	14.0
73	GHD610	ITA	2	A	C	C	16.0	14.0	12.6	15.0	13.2	12.7	13.9
90	TGSB	ARG	2	A	C	C	15.5	14.3	12.9	14.4	13.2	13.3	13.9
118	GAR	FRA	1	A	C	C	16.0	13.9	13.3	14.8	12.7	12.8	13.9
72	GHD575	ITA	2	G	C	C	15.2	13.9	12.6	12.9	14.2	13.8	13.8
57	ARB	FRA	1	A	C	T	15.3	13.7	11.7	14.9	13.7	13.1	13.7
153	Quc3775-2008	CHI	4	G	C	C	s/d	s/d	s/d	15.2	12.9	12.9	13.7
89	TGBB	ARG	2	A	C	C	15.7	14.4	12.9	13.8	12.0	13.3	13.7
106	WAD1	WANA	3	G	C	C	14.9	14.6	13.0	12.7	13.6	13.3	13.7
98	CHAM1	WANA	3	G	T	T	15.2	14.0	12.5	13.9	13.6	12.9	13.7
13	SIM	ITA	2	G	C	T	14.6	13.7	12.2	14.3	13.9	13.0	13.6
95	ALTAR84	CIMMYT	3	G	T	T	14.8	13.7	12.6	13.5	14.4	12.7	13.6
38	CBW0200	ARG	1	G	C	C	15.3	14.3	12.8	13.6	12.6	13.2	13.6
123	EXE	FRA	1	A	C	C	15.1	14.0	12.7	12.4	12.9	14.5	13.6
63	IXOS	FRA	1	G	C	C	14.4	14.1	12.6	13.9	13.3	13.1	13.5
61	ARD	FRA	2	A	T	T	15.6	14.0	13.0	13.0	12.5	13.2	13.5
78	ETIT38	WANA	2	G	C	C	14.5	13.5	12.7	12.2	13.9	14.3	13.5
64	BGRA	ARG	3	A	T	T	15.4	13.5	11.9	16.1	11.5	12.6	13.5
149	Quc3497-2007	CHI	3	A	T	T	s/d	s/d	s/d	15.0	12.9	12.5	13.5
74	GHD645	ITA	2	A	C	C	14.6	13.7	12.8	14.3	12.0	13.1	13.4
103	HAU	WANA	2	G	C	T	15.0	14.2	12.5	12.1	13.3	13.7	13.4
117	DUE	ITA	1	A	C	C	16.2	14.0	12.1	14.8	11.4	12.0	13.4
39	CBW0210	ARG	3	A	C	C	15.8	14.2	12.4	13.6	11.9	12.5	13.4
96	OMGUER4	WANA	3	G	C	C	13.9	13.4	12.5	12.9	13.3	14.2	13.4
128	OUR	CYP	3	FA	C	C	14.4	13.8	12.7	11.3	14.1	13.8	13.3
66	KOFA	EEUU	1	R	Y	C	14.7	14.2	11.9	12.4	13.3	13.3	13.3
42	CANN	ITA	2	G	C	C	14.9	13.8	12.8	11.9	13.3	13.2	13.3
133	CBW05082	ARG	1	A	C	C	14.8	12.9	11.8	16.5	11.0	12.9	13.3
102	B#6	ARG	2	A	C	C	14.5	14.0	12.0	12.8	12.8	13.6	13.3
132	DD150	ARG	1	A	C	C	13.9	12.9	11.9	13.6	14.4	13.1	13.3
77	BF1776	ARG	1	G	C	C	14.6	14.3	12.7	12.9	12.6	12.6	13.3
43	CON	ITA	2	G	C	C	14.4	13.9	12.4	12.6	13.1	13.2	13.3
83	GAB 125	ITA	2	G	C	C	15.0	14.2	12.8	12.6	13.0	12.0	13.2
75	BONVAL	ARG	1	G	C	C	15.0	13.7	12.3	14.1	12.1	12.1	13.2
125	ART	FRA	1	A	C	C	14.4	13.9	12.3	14.6	11.4	12.6	13.2
135	COR	CHI	3	A	T	T	s/d	s/d	s/d	13.1	13.5	13.0	13.2

N°	Genot	ORIGEN	CLUSTER	2B AX- 94458060	4A AX- 94508043	4A AX- 94630583	PROT CA11	PROT BW11	PROT PS11	PROT CA14	PROT BW14	PROT PS14	Prom.
109 DUP	ITA	3	A	T	T	15.1	13.2	11.9	13.8	12.0	13.2	13.2	
108 OMRABI3	WANA	2	G	T	T	14.2	13.0	12.1	13.4	13.5	12.9	13.2	
116 SAC	FRA	1	A	C	C	14.8	13.2	12.4	13.1	12.6	12.9	13.2	
7 BICAR	ARG	1	A	T	T	15.5	12.9	11.2	14.9	12.3	12.1	13.2	
36 CBW0141	ARG	3	G	T	T	15.6	14.5	12.5	12.3	11.9	12.0	13.2	
1 BPLA	ARG	3	A	T	T	15.4	13.5	12.3	14.7	11.4	11.7	13.2	
40 CBW0225	ARG	3	A	T	T	15.6	13.8	12.5	13.2	11.5	12.4	13.2	
111 JOY	FRA	1	A	C	C	14.9	13.1	11.9	14.4	12.2	12.4	13.1	
113 ORLU	FRA	1	A	C	C	14.9	13.6	12.0	14.6	11.6	12.3	13.1	
35 CBW0120	ARG	1	A	C	C	14.4	13.1	11.8	15.2	11.6	12.7	13.1	
134 LLA	CHI	3	G	T	T	s/d	s/d	s/d	13.1	13.0	13.2	13.1	
31 B#27	ARG	3	A	T	T	15.4	14.2	11.6	14.2	11.2	12.2	13.1	
131 DD26	ARG	3	G	T	T	14.6	13.3	11.8	13.5	13.2	12.2	13.1	
127 DGE-1	EEUU	1	A	T	T	15.8	14.2	12.2	14.1	11.0	11.4	13.1	
82 CRZ-1.12	ITA	2	G	C	C	s/d	s/d	s/d	14.6	12.3	12.3	13.1	
23 VF0163	ARG	1	FA	T	T	14.7	13.0	11.2	14.8	11.8	12.9	13.1	
8 BICUM	ARG	2	G	C	C	15.0	13.5	12.4	11.8	12.6	13.1	13.1	
67 UC1113	EEUU	3	G	T	T	13.5	13.1	12.1	12.5	14.4	12.7	13.0	
65 ACA1901	ARG	3	A	C	C	13.9	13.2	12.7	12.1	13.4	13.1	13.0	
22 VF0113	ARG	1	A	T	T	15.1	13.2	11.3	14.9	10.7	13.0	13.0	
100 FOC	CIMMYT	3	G	T	T	14.3	13.4	12.7	12.4	13.0	12.4	13.0	
150 Quc3509-2007	CHI	3	A	T	T	s/d	s/d	s/d	12.9	13.6	12.7	13.0	
29 B#24	ARG	4	A	T	T	15.0	13.5	12.3	13.6	11.7	12.1	13.0	
71 CAP	ITA	2	G	C	C	13.9	13.3	12.4	13.2	12.6	12.6	13.0	
79 BALINTA	ARG	2	G	C	C	14.4	13.7	11.9	13.1	12.4	12.4	13.0	
85 MAR	ITA	2	G	C	C	14.1	13.4	12.9	12.7	12.3	12.6	13.0	
114 KAR	FRA	1	A	T	T	14.9	13.0	11.8	14.0	12.1	12.1	13.0	
44 ITA	ITA	3	G	C	C	14.1	12.9	12.3	13.7	13.1	11.8	13.0	
55 CBW0111	ARG	2	A	T	T	14.3	12.6	11.4	14.9	12.2	12.5	13.0	
81 CDBUCK	ARG	2	A	C	C	15.3	14.4	11.5	14.5	10.4	11.9	13.0	
80 BMEC	ARG	3	G	T	T	14.3	13.5	12.0	13.5	12.3	12.1	12.9	
2 BTOP	ARG	1	A	C	C	14.5	13.5	11.6	12.6	11.8	13.6	12.9	
84 GHD574	ITA	2	G	C	C	14.4	14.1	11.6	12.3	12.7	12.3	12.9	
105 OMRABI6	WANA	2	G	C	T	13.6	13.1	11.9	13.3	13.3	12.3	12.9	
168 B#32.1375	ARG	3	A	C	C	s/d	s/d	s/d	14.4	12.0	12.3	12.9	
10 ADA	ITA	2	G	C	T	13.8	13.0	11.4	12.5	12.4	14.0	12.8	
92 OMRABI5	WANA	2	G	T	T	13.7	12.6	11.5	13.4	13.1	12.9	12.8	
45 CAT	ITA	2	G	C	T	14.3	13.7	12.3	12.2	12.1	12.4	12.8	
9 CIC	ITA	2	G	C	T	14.2	12.9	11.8	12.3	12.6	13.1	12.8	
147 Quc3555-2007	CHI	3	A	Y	C	s/d	s/d	s/d	12.7	12.4	13.3	12.8	
87 B#33.1123	ARG	3	A	T	T	s/d	s/d	s/d	14.6	11.9	12.0	12.8	
48 Ci1936	ITA	3	G	C	C	14.0	13.4	11.2	13.4	12.1	12.8	12.8	
167 ACA4420.08	ARG	3	A	C	T	s/d	s/d	s/d	12.1	13.2	13.2	12.8	
49 Co1937	ITA	2	G	C	T	13.7	13.3	11.9	12.6	12.8	12.5	12.8	
121 NAU	FRA	1	A	C	C	15.1	13.1	11.7	12.0	12.6	12.5	12.8	
60 FOR	ITA	2	G	C	C	14.6	13.1	12.0	12.2	12.2	12.7	12.8	
32 ACA1801F	ARG	3	A	T	T	14.5	13.8	12.2	12.8	11.3	12.2	12.8	

N°	Genot	ORIGEN	CLUSTER	2B AX- 94458060	4A AX- 94508043	4A AX- 94630583	PROT CA11	PROT BW11	PROT PS11	PROT CA14	PROT BW14	PROT PS14	Prom.
6	BIFAC	ARG	3	A	T	T	15.2	13.2	11.7	13.0	11.3	12.3	12.8
119	BYB	FRA	1	G	T	T	13.9	13.3	11.6	12.3	12.1	13.4	12.8
136	LLE	CHI	4	A	T	T	s/d	s/d	s/d	12.5	12.4	13.3	12.8
5	BAMB	ARG	3	A	T	T	15.8	13.1	11.6	14.5	10.3	11.2	12.8
16	69-IAT2	CIMMYT	4	A	T	T	14.5	13.3	12.2	12.0	12.2	12.3	12.8
107	OMRABI	WANA	2	G	T	T	14.0	12.8	11.7	12.5	12.9	12.7	12.8
161	CBW05072	ARG	1	A	C	T	s/d	s/d	s/d	13.3	12.1	12.9	12.8
59	ARC	FRA	3	A	T	T	14.6	12.9	11.8	15.0	10.8	11.4	12.7
69	GAB	ITA	1	A	C	C	14.7	13.5	11.6	13.4	11.8	11.4	12.7
112	BIE	FRA	1	G	C	C	14.3	13.0	11.9	11.5	12.3	13.3	12.7
130	JOS	CYP	3	G	C	C	14.2	12.9	12.2	11.3	12.9	12.9	12.7
159	LDNDIC3A	EEUU	1	A	Y	Y	s/d	s/d	s/d	14.2	12.0	12.0	12.7
41	CBW0230	ARG	1	A	C	C	15.2	13.4	11.8	13.8	10.6	11.5	12.7
62	APP	ITA	2	G	C	T	13.6	13.6	11.5	13.2	12.8	11.3	12.7
56	CBW0156	ARG	1	A	C	C	14.8	13.1	11.7	14.2	11.0	11.2	12.7
139	Quc3104-2005	CHI	3	A	T	T	s/d	s/d	s/d	12.9	13.2	11.9	12.7
53	AMA	EEUU	1	A	T	T	14.7	13.4	10.8	14.8	10.2	12.0	12.6
145	Quc3755-2008	CHI	4	A	C	C	s/d	s/d	s/d	13.0	12.8	12.1	12.6
19	80-IAT2	CIMMYT	3	G	T	T	14.3	13.1	12.3	12.1	12.2	11.9	12.6
34	CBW0112	ARG	1	A	T	T	15.0	13.0	11.8	14.2	10.5	11.2	12.6
122	TIZ	ITA	3	G	C	C	14.4	13.0	11.8	12.8	11.8	11.9	12.6
12	DUI	ITA	3	G	T	T	14.2	12.8	11.9	11.8	12.4	12.5	12.6
54	CBW0101	ARG	1	A	T	T	14.7	12.1	10.8	16.3	10.4	11.3	12.6
46	CANT	ITA	3	G	C	T	14.0	13.1	11.6	11.8	12.4	12.7	12.6
158	Quc3763-2008	CHI	3	G	T	T	s/d	s/d	s/d	14.1	12.0	11.7	12.6
162	CBW05080	ARG	1	A	C	C	s/d	s/d	s/d	13.9	11.5	12.3	12.6
126	POR	ITA	3	G	T	T	14.4	13.6	12.4	10.7	12.7	11.7	12.6
94	MARR	WANA	3	G	T	T	14.1	13.4	12.0	11.4	12.4	12.0	12.5
160	CBW05024	ARG	1	A	T	T	s/d	s/d	s/d	13.5	11.6	12.4	12.5
166	ACA2125.07	ARG	3	A	T	T	s/d	s/d	s/d	12.0	12.7	12.8	12.5
30	B#25	ARG	3	G	T	T	13.8	12.6	11.8	12.0	12.1	12.7	12.5
164	CBW08131	ARG	3	A	C	C	s/d	s/d	s/d	12.0	12.2	13.4	12.5
28	VF0137	ARG	4	A	T	T	15.0	12.7	11.7	11.7	11.4	12.4	12.5
99	KOR	WANA	3	G	T	T	13.6	13.0	11.5	12.5	12.3	12.0	12.5
25	VF0121	HUN	1-3	A	T	T	16.0	12.3	11.0	10.4	12.6	12.5	12.5
37	CBW0153	ARG	1	A	T	T	15.4	13.1	11.2	13.7	9.9	11.5	12.5
26	VF0167	ARG	1	A	C	C	14.5	13.1	10.9	13.6	10.7	11.9	12.4
21	VF042	ARG	3	A	T	T	14.6	13.1	11.1	14.2	10.4	11.3	12.4
151	Quc3538-2009	CHI	3	G	T	T	s/d	s/d	s/d	12.8	12.2	12.2	12.4
169	7100IDSN39	CIMMYT	4	A	T	T	s/d	s/d	s/d	12.0	12.7	12.6	12.4
50	CBW0001	ARG	3	G	T	T	14.7	13.5	12.1	10.3	11.9	11.9	12.4
68	CRE	ITA	3	G	C	C	14.3	13.2	12.0	11.9	11.4	11.6	12.4
155	Quc3506-2009	CHI	4	A	T	T	s/d	s/d	s/d	14.1	11.0	12.1	12.4
18	73-IAT2	CIMMYT	4	G	T	T	14.1	13.1	11.4	12.2	11.6	11.9	12.4
170	7144IDSN39	CIMMYT	4	A	T	T	s/d	s/d	s/d	12.4	12.5	12.2	12.4
129	HEK	CYP	3	G	T	T	14.1	13.0	11.2	10.8	12.7	12.3	12.4
3	BESM	ARG	3	G	T	T	14.7	13.3	11.4	12.4	11.0	11.3	12.4

N°	Genot	ORIGEN	CLUSTER	2B AX- 94458060	4A AX- 94508043	4A AX- 94630583	PROT CA11	PROT BW11	PROT PS11	PROT CA14	PROT BW14	PROT PS14	Prom.
156	Quc3427-2009	CHI	3	A	T	T	s/d	s/d	s/d	12.2	12.5	12.3	12.3
157	Quc3462-2009	CHI	4	A	T	T	s/d	s/d	s/d	13.0	12.0	12.0	12.3
93	BILIKNo2	WANA	3	A	T	T	14.1	13.0	11.3	10.9	12.5	12.1	12.3
17	71-IAT2	CIMMYT	4	A	T	T	15.1	13.0	11.7	10.9	11.6	11.5	12.3
115	NEO	FRA	1	A	C	C	15.3	14.0	12.0	10.0	10.9	11.8	12.3
124	ARG	FRA	1	G	C	C	14.6	13.0	11.8	10.2	12.2	12.0	12.3
120	VIV	FRA	1	A	T	T	14.5	12.7	11.2	12.3	11.4	11.5	12.3
52	CBW0004	ARG	4	A	T	T	13.9	12.6	11.3	12.6	11.7	11.4	12.3
47	CORE	ITA	3	G	T	T	13.9	13.6	11.9	11.0	11.9	11.3	12.3
58	ALC	FRA	3	G	T	T	13.6	13.1	11.5	11.9	11.7	11.7	12.2
76	BONQUI	ARG	3	A	T	T	14.6	13.7	12.4	10.2	11.0	11.3	12.2
20	VF0154	ARG	4	G	T	T	13.0	11.8	10.8	14.0	12.6	11.0	12.2
27	VF0136	ARG	4	A	T	T	13.9	12.2	11.0	13.0	11.7	11.3	12.2
11	COL	ITA	3	G	C	Y	14.3	12.7	11.7	11.9	11.3	11.0	12.2
154	Quc3559-2009	CHI	4	FA	T	T	s/d	s/d	s/d	12.1	12.6	11.8	12.1
144	Quc3506-2007	CHI	4	A	C	C	s/d	s/d	s/d	11.5	12.4	12.5	12.1
101	BHA	WANA	3	G	T	T	13.7	12.6	11.0	13.6	11.2	10.8	12.1
4	BCRI	ARG	3	A	T	T	14.7	12.9	11.1	12.0	10.8	11.2	12.1
15	66-IAT2	CIMMYT	3	G	T	T	13.7	12.7	11.2	12.6	11.1	11.2	12.1
33	CBW0105	ARG	1	G	T	T	13.9	12.3	11.5	12.5	10.6	11.5	12.1
146	Quc3672-2008	CHI	4	A	T	T	s/d	s/d	s/d	12.0	12.1	12.0	12.0
14	65-IAT2	CIMMYT	4	G	T	T	14.2	12.7	11.6	11.2	11.4	10.8	12.0
104	Heider//Mt/Ho	WANA	3	G	T	T	14.1	13.5	12.1	10.3	11.4	10.5	12.0
51	CBW0002	ARG	4	A	T	T	13.4	12.6	11.1	12.0	11.5	11.2	12.0
163	CBW05081	ARG	1	A	C	C	s/d	s/d	s/d	12.6	11.1	12.1	11.9
24	VF003	ARG	4	G	T	T	13.7	12.3	11.2	10.8	11.8	11.8	11.9
110	DUR	ATR	1	A	T	T	14.3	12.8	11.1	11.6	10.6	11.1	11.9
143	Quc3738-2008	CHI	4	A	T	T	s/d	s/d	s/d	12.3	11.3	12.0	11.9
138	Quc3739-2008	CHI	4	G	T	T	s/d	s/d	s/d	12.1	12.0	11.6	11.9
97	GAN	CIMMYT	4	G	T	T	13.3	12.5	11.1	10.9	11.7	11.7	11.9
140	Quc3587-2007	CHI	4	A	C	T	s/d	s/d	s/d	11.4	11.8	12.2	11.8
142	Quc3584-2007	CHI	4	A	C	T	s/d	s/d	s/d	10.9	11.9	12.3	11.7
148	Quc3694-2008	CHI	4	A	T	T	s/d	s/d	s/d	12.0	11.6	11.1	11.6
141	Quc3693-2008	CHI	4	A	T	T	s/d	s/d	s/d	11.7	12.2	10.8	11.5
152	Quc3730-2008	CHI	4	R	T	T	s/d	s/d	s/d	11.6	11.9	11.0	11.5
137	Quc3585-2007	CHI	4	A	C	T	s/d	s/d	s/d	10.2	12.0	12.1	11.4

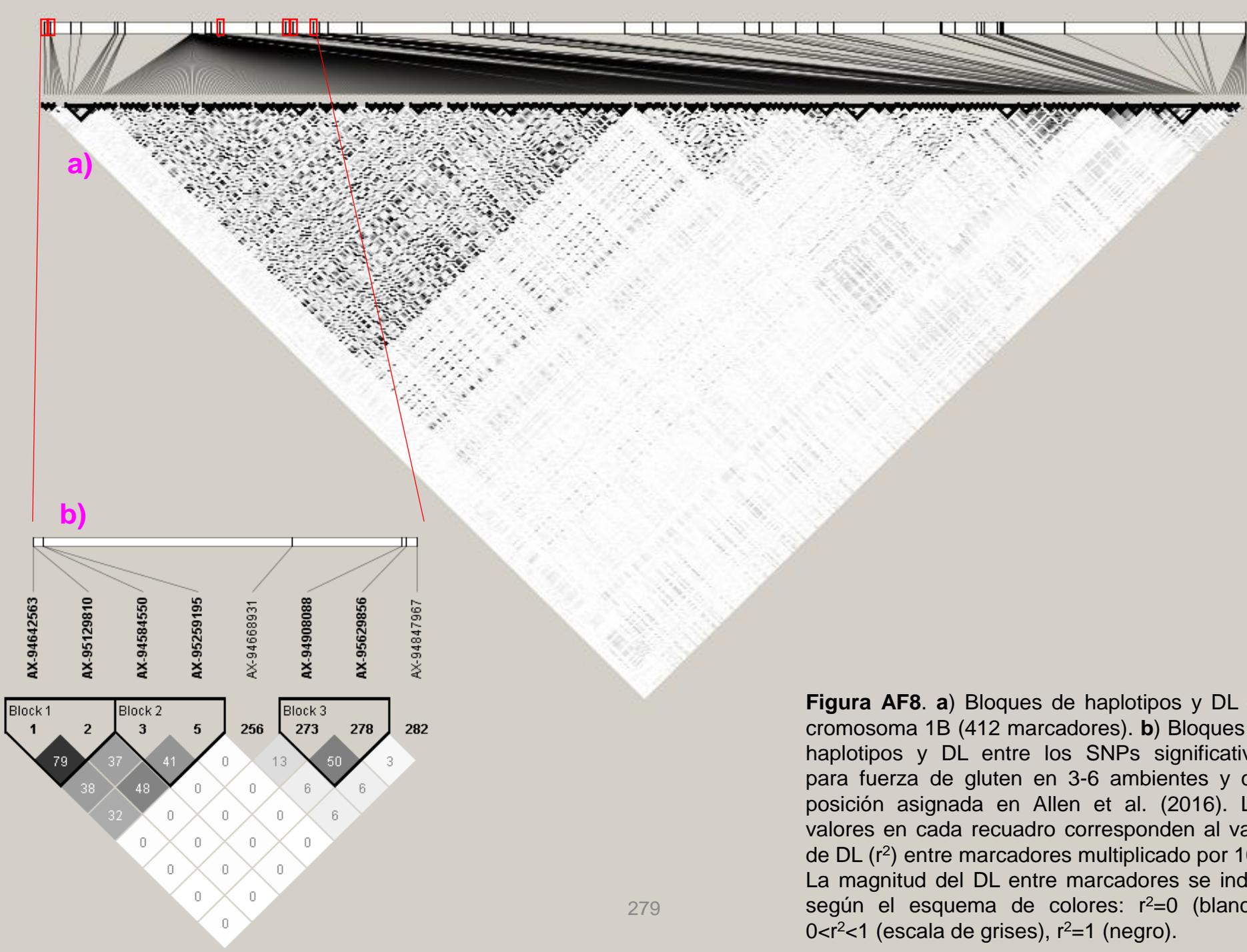
**Tabla AT19.** Marcadores significativos asociados a la fuerza de gluten (valor de SDS, mm). **Cromosoma:** en el trabajo de Allen et al., 2016 (sin mapear: sin posición en asignada dicho trabajo). **cM:** posición del marcador en el trabajo de Allen et al., 2016. **FDR%:** valor máximo de probabilidad de error, expresado en %.

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
SDSBw11	AX-95259195	1B	8.24	0.00015879	1.08794412	10	6
SDSCa11	AX-95259195	1B	8.24	0.0000707	1.76664959	5	
SDSPs11	AX-95259195	1B	8.24	0.00000858	2.22488854	1	
SDSBw14	AX-95259195	1B	8.24	0.00043779	1.01109312	10	
SDSCa14	AX-95259195	1B	8.24	2.07E-05	1.07716804	10	
SDSPs14	AX-95259195	1B	8.24	7.03E-07	2.29895544	1	
SDSBw11	AX-94584550	1B	8.24	4.92E-07	2.66862704	1	5
SDSCa11	AX-94584550	1B	8.24	3.75E-07	2.8346853	1	
SDSPs11	AX-94584550	1B	8.24	0.00000694	2.27537951	1	
SDSBw14	AX-94584550	1B	8.24	0.00014388	1.38467803	5	
SDSPs14	AX-94584550	1B	8.24	0.00000667	1.73571046	5	
SDSBw11	AX-94908088	1B	35.34	4.53E-07	2.69581573	1	
SDSCa11	AX-94908088	1B	35.34	1.72E-10	4.25352556	0.01	
SDSPs11	AX-94908088	1B	35.34	7.38E-11	4.48428766	0.01	
SDSBw14	AX-94908088	1B	35.34	3.89E-05	1.67875156	5	
SDSCa14	AX-94908088	1B	35.34	8.52E-06	1.30555973	10	
SDSBw11	AX-94642563	1B	7.46	0.00039511	1.05339427	10	4
SDSCa11	AX-94642563	1B	7.46	0.00027014	1.31224	10	
SDSPs11	AX-94642563	1B	7.46	0.0000133	2.10942344	1	
SDSPs14	AX-94642563	1B	7.46	0.0000139	1.47498777	5	
SDSBw11	AX-95129810	1B	7.46	3.29E-06	1.87787598	5	
SDSCa11	AX-95129810	1B	7.46	0.0000248	2.02758853	1	
SDSPs11	AX-95129810	1B	7.46	1.79E-07	3.34744181	0.1	
SDSPs14	AX-95129810	1B	7.46	0.00000927	1.62665622	5	
SDSBw11	AX-94668931	1B	27	0.00012826	1.08794412	10	3
SDSCa11	AX-94668931	1B	27	5.3E-09	4.25352556	0.01	
SDSPs11	AX-94668931	1B	27	0.0000002	3.29658692	0.1	
SDSCa11	AX-94847967	1B	36.42	0.0000603	1.81371124	5	
SDSPs11	AX-94847967	1B	36.42	0.000011	2.16211536	1	
SDSBw14	AX-94847967	1B	36.42	6.37E-05	1.59571825	5	
SDSBw11	AX-95629856	1B	35.63	1.04E-05	1.35575542	5	
SDSCa11	AX-95629856	1B	35.63	2.21E-07	3.02484628	0.1	
SDSPs11	AX-95629856	1B	35.63	4.76E-08	3.92908322	0.1	
SDSBw11	AX-94440309	sin mapear		0.00044348	1.04296064	10	
SDSCa11	AX-94440309	sin mapear		0.0000996	1.65724392	5	
SDSPs11	AX-94440309	sin mapear		0.000019	2.00906326	1	
SDSCa11	AX-94814552	sin mapear		0.0000046	2.26841726	1	
SDSPs11	AX-94814552	sin mapear		1.73E-08	4.31019677	0.01	
SDSBw14	AX-94814552	sin mapear		0.0001177	1.44426156	5	
SDSCa11	AX-94965650	sin mapear		0.0000046	2.26841726	1	
SDSPs11	AX-94965650	sin mapear		1.73E-08	4.31019677	0.01	
SDSBw14	AX-94965650	sin mapear		0.0001177	1.44426156	5	
SDSCa11	AX-94507852	1B	33.75	0.000077	1.74011802	5	

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
SDSPs11	AX-94507852	1B	33.75	0.00000928	2.20515673	1	2
SDSCa11	AX-94533970	1B	35.34	0.00015765	1.49848478	5	
SDSPs11	AX-94533970	1B	35.34	0.00000592	2.31148447	1	
SDSCa11	AX-94632377	1B	35.34	0.00015765	1.49848478	5	
SDSPs11	AX-94632377	1B	35.34	0.00000592	2.31148447	1	
SDSCa11	AX-94666461	1B	35.34	0.00000659	2.22469487	1	
SDSPs11	AX-94666461	1B	35.34	0.0000115	2.15079571	1	
SDSCa11	AX-94716030	1B	35.34	0.00060422	1.08802059	10	
SDSPs11	AX-94716030	1B	35.34	0.0000126	2.12560332	1	
SDSCa11	AX-94950884	1B	38.86	0.00020076	1.41344579	5	
SDSPs11	AX-94950884	1B	38.86	0.0000634	1.64410319	5	
SDSCa11	AX-95165363	1B	32.17	0.0000685	1.77609626	5	
SDSPs11	AX-95165363	1B	32.17	0.00063952	1.03022551	10	
SDSCa11	AX-95632303	1B	35.34	0.0000494	1.86869268	5	
SDSPs11	AX-95632303	1B	35.34	0.00023688	1.26535294	10	
SDSCa11	AX-94643790	2B	61.15	0.00055537	1.1071149	10	
SDSPs11	AX-94643790	2B	61.15	0.00019403	1.3193815	10	
SDSBw11	AX-94986215	2B	103.81	0.00035796	1.06138212	10	
SDSBw14	AX-94986215	2B	103.81	8.47E-05	1.5318723	5	
SDSBw14	AX-95017541	2B	104.59	0.00011034	1.46248445	5	
SDSPs14	AX-95017541	2B	104.59	0.0000454	1.02886174	10	
SDSCa11	AX-94606333	3A	77.94	0.00046608	1.1502273	10	
SDSPs11	AX-94606333	3A	77.94	0.00048493	1.08845512	10	
SDSCa11	AX-95135039	6A	119.77	0.0000276	2.00624329	1	
SDSPs11	AX-95135039	6A	119.77	0.00071041	1.00993151	10	
SDSPs11	AX-94796211	6B	34.25	0.0000284	1.88879494	5	
SDSBw14	AX-94796211	6B	34.25	9.25E-05	1.5095856	5	
SDSCa11	AX-94671981	7A	29.9	0.0000843	1.71153224	5	
SDSPs11	AX-94671981	7A	29.9	0.0002246	1.27961526	10	
SDSCa11	AX-95153132	7A	29.9	0.000055	1.83979031	5	
SDSPs11	AX-95153132	7A	29.9	0.0000296	1.87617766	5	
SDSBw11	AX-94400011	7B	205.58	0.00058511	1.01346557	10	
SDSCa11	AX-94400011	7B	205.58	0.0000562	1.83378195	5	
SDSBw11	AX-94774599	7B	205.58	0.00058292	1.01390563	10	
SDSCa11	AX-94774599	7B	205.58	0.00011078	1.62128024	5	
SDSBw11	AX-94968148	7B	205.3	0.00041767	1.04852166	10	
SDSCa11	AX-94968148	7B	205.3	0.00015203	1.51128595	5	
SDSCa11	AX-94387960	sin mapear		0.00018516	1.44179146	5	
SDSPs11	AX-94387960	sin mapear		0.00024066	1.26113624	10	
SDSBw11	AX-94405784	sin mapear		0.00058511	1.01346557	10	
SDSCa11	AX-94405784	sin mapear		0.0000562	1.83378195	5	
SDSCa11	AX-94459558	sin mapear		0.00021373	1.39166081	5	
SDSPs11	AX-94459558	sin mapear		0.00066336	1.02304048	10	
SDSBw11	AX-94740938	sin mapear		0.00058511	1.01346557	10	
SDSCa11	AX-94740938	sin mapear		0.0000562	1.83378195	5	
SDSCa11	AX-95141187	sin mapear		0.00019466	1.42423639	5	
SDSPs11	AX-95141187	sin mapear		0.00032549	1.18304502	10	

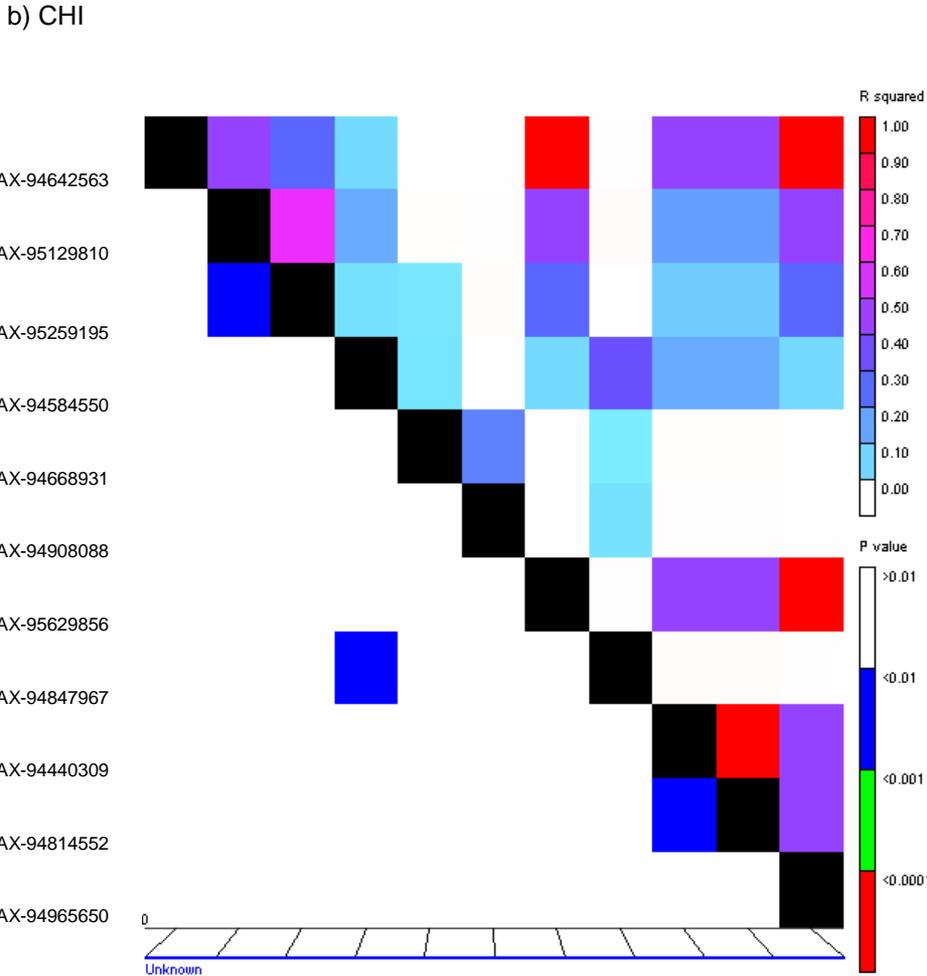
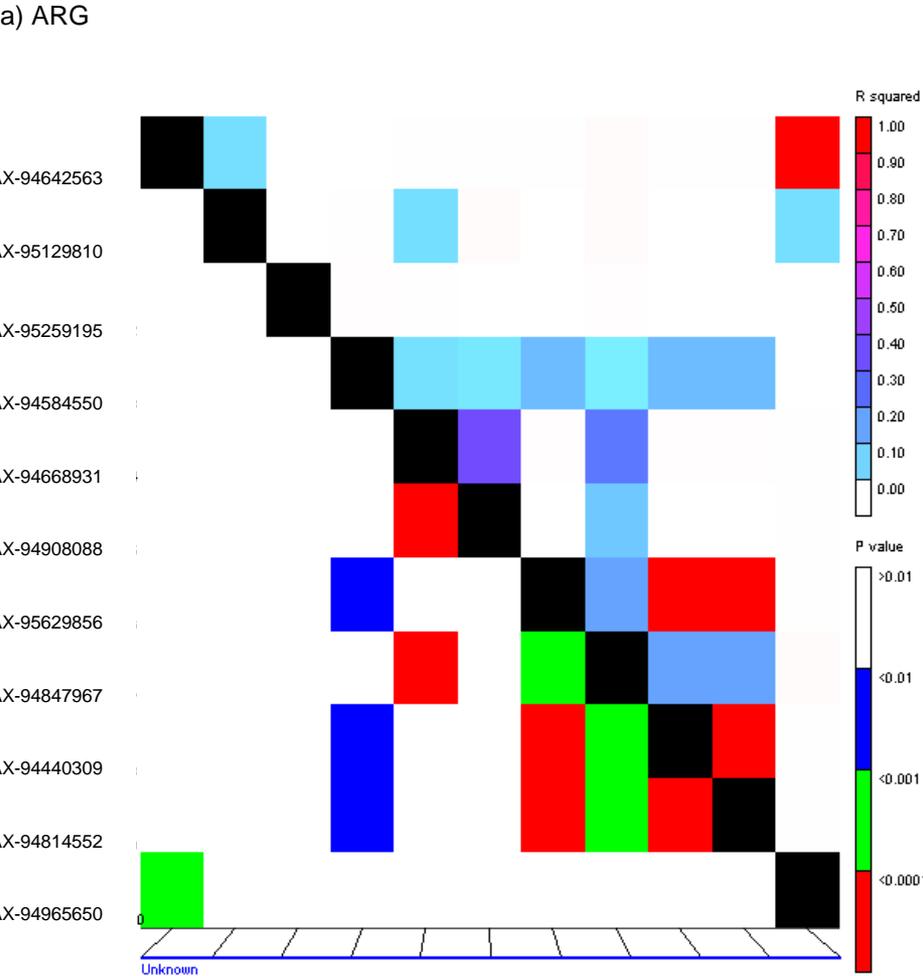
Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
SDSCa11	AX-95243199	1A	74.11	0.00043011	1.17151697	10	1
SDSCa11	AX-94405888	1B	38.86	0.0000376	1.93796164	5	
SDSCa11	AX-94453148	1B	24.64	0.0000277	2.00573005	1	
SDSPs11	AX-94481264	1B	38.86	4.66E-07	2.93318689	1	
SDSCa11	AX-94510167	1B	35.34	0.00042041	1.17773725	10	
SDSPs11	AX-94529527	1B	26.22	0.0000642	1.64007842	5	
SDSPs11	AX-94618943	1B	26.22	0.0000765	1.58747311	5	
SDSBw14	AX-94653610	1B	61.73	0.00025679	1.19444493	10	
SDSPs11	AX-94659248	1B	26.22	0.0000655	1.63400925	5	
SDSPs11	AX-94757270	1B	38.86	0.00021759	1.28816571	10	
SDSCa11	AX-94819615	1B	24.64	0.00056754	1.10210329	10	
SDSPs11	AX-94822956	1B	26.22	0.0000719	1.60622935	5	
SDSCa11	AX-94881720	1B	24.64	0.0000134	2.13147057	1	
SDSBw14	AX-95104798	1B	58.69	0.00041514	1.02904441	10	
SDSCa11	AX-95125372	1B	35.34	0.00060606	1.08735022	10	
SDSPs11	AX-95131399	1B	26.22	0.0000451	1.74814121	5	
SDSPs11	AX-95152246	1B	35.34	0.00042148	1.12042272	10	
SDSCa11	AX-95159335	1B	24.64	0.0000781	1.73595624	5	
SDSPs11	AX-95174883	1B	26.22	0.0000642	1.64007842	5	
SDSCa11	AX-95178074	1B	24.64	0.0000327	1.969669	5	
SDSCa11	AX-95631543	1B	38.86	0.0000452	1.89245146	5	
SDSCa11	AX-95685151	1B	38.86	0.00078452	1.0350773	10	
SDSPs11	AX-94395539	2B	61.48	0.0000701	1.61367409	5	
SDSBw14	AX-94404148	2B	103.81	0.0000054	1.62755383	5	
SDSBw14	AX-94423628	2B	103.81	0.0000048	1.83830394	5	
SDSBw14	AX-94454909	2B	103.81	0.0000084	1.53387092	5	
SDSBw14	AX-94461616	2B	102.12	0.00013872	1.39582715	5	
SDSCa11	AX-94475892	2B	69.19	0.00015129	1.51300521	5	
SDSCa11	AX-94500296	2B	68.63	0.00021632	1.38747878	5	
SDSBw14	AX-94703320	2B	103.81	0.00043977	1.00957883	10	
SDSBw14	AX-94750126	2B	103.81	0.0001283	1.41919939	5	
SDSCa11	AX-94846202	2B	69.19	0.0002381	1.35455036	5	
SDSBw14	AX-94924668	2B	103.81	0.00014609	1.37999294	5	
SDSBw14	AX-95177609	2B	103.81	0.00000134	2.12387632	1	
SDSBw14	AX-95630098	2B	104.59	0.00039152	1.04899136	10	
SDSBw14	AX-95630339	2B	103.81	0.00024736	1.2072706	10	
SDSCa11	AX-95146709	3A	134.44	0.0000937	1.67734422	5	
SDSBw11	AX-94493124	3B	213.48	0.00047968	1.03522944	10	
SDSBw11	AX-94497903	3B	242.13	0.00045899	1.03963649	10	
SDSPs11	AX-94896508	3B	78.01	0.00028575	1.2161594	10	
SDSBw11	AX-94955525	3B	242.13	0.00045899	1.03963649	10	
SDSBw11	AX-95193317	3B	242.13	0.00045899	1.03963649	10	
SDSPs11	AX-94434804	4A	199.87	0.00026952	1.23131299	10	
SDSPs11	AX-94496513	4A	72.54	0.00046104	1.09979301	10	
SDSPs11	AX-94572475	4A	188.85	0.00018544	1.33183557	10	
SDSPs11	AX-94691780	4A	199.87	0.0000568	1.67750047	5	
SDSPs11	AX-94849610	4A	72.54	0.00055453	1.05938692	10	

Caracter/ Loc	Marcador	Cromosoma	cM	valor p	-logFDR	FDR%	N° ambientes significativos
SDSPs11	AX-94692911	5B	272.25	0.0000533	1.69667505	5	1
SDSCa11	AX-94711329	5B	45.36	0.00020534	1.40557824	5	
SDSCa11	AX-94761289	5B	45.36	0.00017941	1.45289959	5	
SDSBw14	AX-94602811	6A	0	0.00017393	1.32488241	10	
SDSCa11	AX-94826563	6A	115.31	0.00012069	1.59193854	5	
SDSBw14	AX-94862958	6A	0	0.00011608	1.44820648	5	
SDSCa11	AX-94876870	6A	110.42	0.0000536	1.84696385	5	
SDSBw11	AX-94922882	6A	115.31	0.00011899	1.08794412	10	
SDSBw14	AX-95173264	6A	0	0.00025957	1.19073807	10	
SDSPs11	AX-94715752	6B	34.25	0.0000813	1.56922154	5	
SDSBw11	AX-94956794	6B	10.65	0.00048107	1.03493482	10	
SDSBw11	AX-95247237	6B	22.74	0.00027817	1.07768386	10	
SDSPs11	AX-94605479	7A	30.66	0.00021923	1.28612796	10	
SDSCa11	AX-94710747	7B	205.58	0.0005991	1.08990043	10	
SDSCa11	AX-94484524	sin mapear		0.00017171	1.46834049	5	
SDSBw14	AX-94485810	sin mapear		0.0000664	1.58729885	5	
SDSCa11	AX-94487028	sin mapear		0.0000536	1.84696385	5	
SDSPs11	AX-94510295	sin mapear		0.00032904	1.1803314	10	
SDSPs11	AX-94560970	sin mapear		0.0003251	1.18335022	10	
SDSBw14	AX-94770158	sin mapear		0.0000362	1.68798865	5	
SDSPs11	AX-94863332	sin mapear		0.00028502	1.2168115	10	
SDSPs11	AX-95022038	sin mapear		0.00031144	1.19416387	10	
SDSBw14	AX-95145540	sin mapear		0.00010894	1.46602883	5	
SDSBw14	AX-95156369	sin mapear		0.00032881	1.10907118	10	
SDSBw14	AX-95235626	sin mapear		0.0000317	1.70268527	5	
SDSBw14	AX-95251085	sin mapear		0.00025489	1.19699092	10	

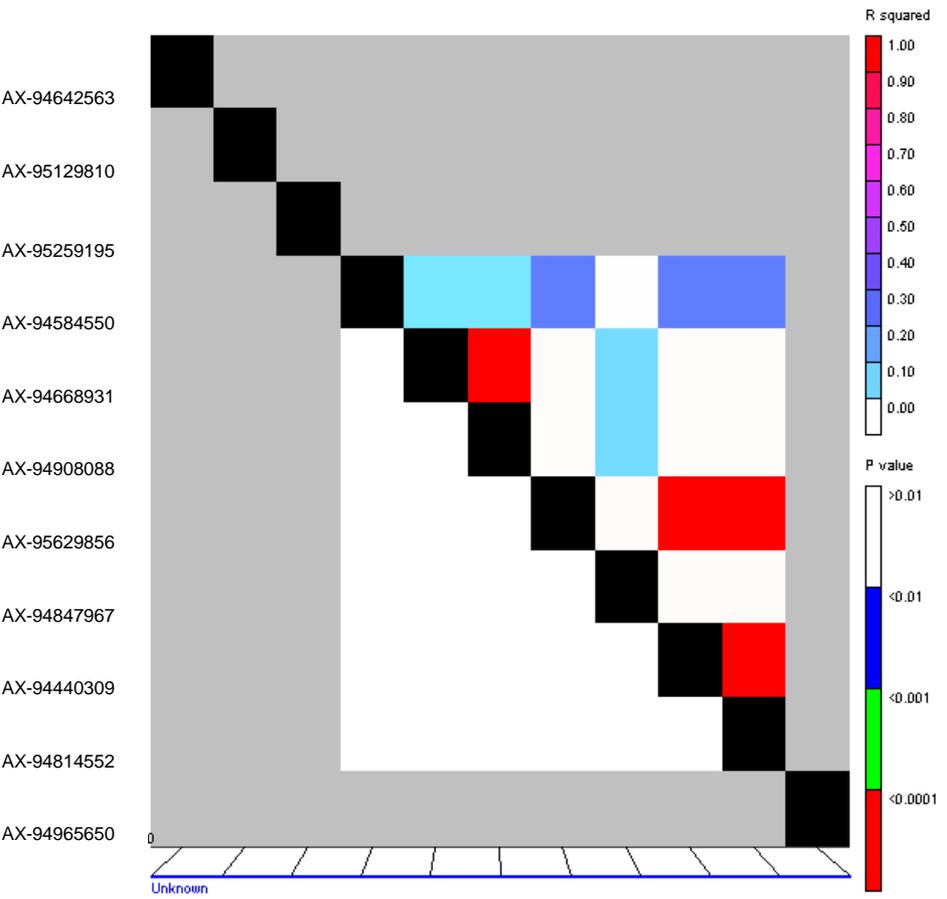


**Figura AF8.** a) Bloques de haplotipos y DL del cromosoma 1B (412 marcadores). b) Bloques de haplotipos y DL entre los SNPs significativos para fuerza de gluten en 3-6 ambientes y con posición asignada en Allen et al. (2016). Los valores en cada recuadro corresponden al valor de DL ( $r^2$ ) entre marcadores multiplicado por 100. La magnitud del DL entre marcadores se indica según el esquema de colores:  $r^2=0$  (blanco),  $0 < r^2 < 1$  (escala de grises),  $r^2=1$  (negro).

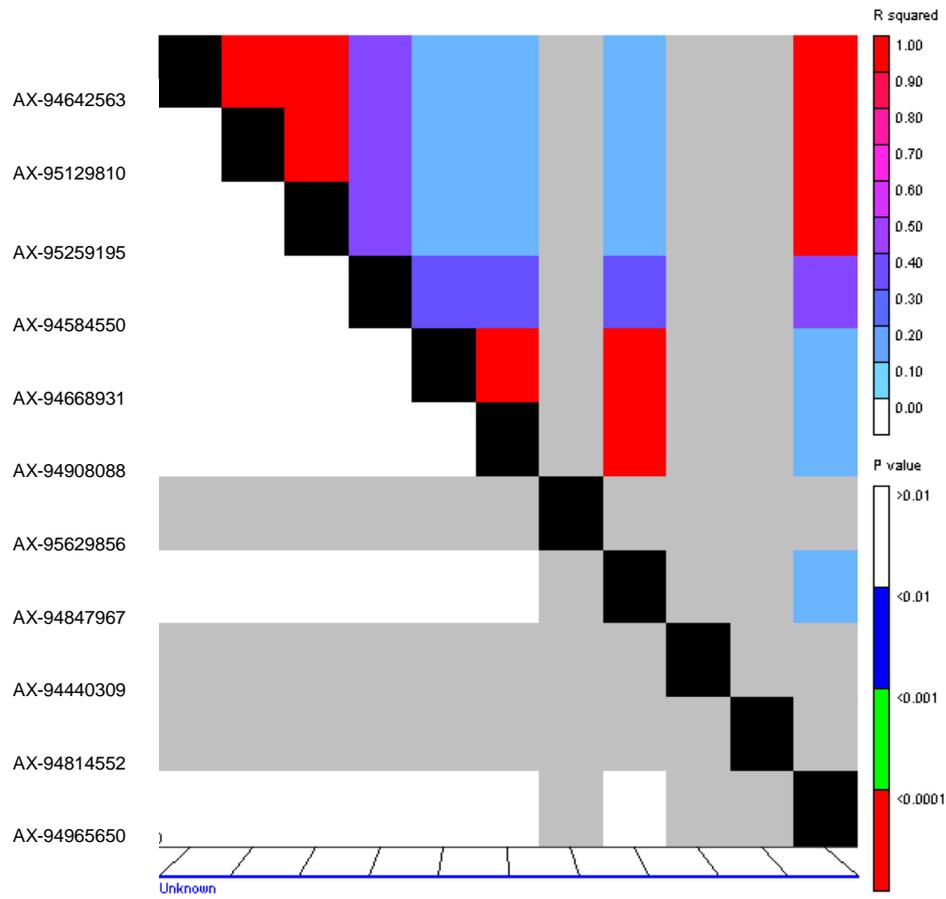
**Figura AF9.** Desequilibrio de ligamiento entre los loci asociados a fuerza de gluten en 3-6 ambientes, agrupando genotipos según **origen geográfico**. Por encima de la diagonal se ubican los coeficientes de correlación ( $r^2$ ) entre dos loci y por debajo de la diagonal los valores de significancia. **a)** Genotipos argentinos (ARG), **b)** Genotipos chilenos (CHI), **c)** Genotipos del CIMMYT (CIMMYT), **d)** Genotipos estadounidenses (EEUU), **e)** Genotipos franceses (FRA), **f)** Genotipos italianos (ITA), **g)** otros (Austria, Hungría, Chipre y Rusia) (OTH), **h)** Genotipos del WANA (WANA).



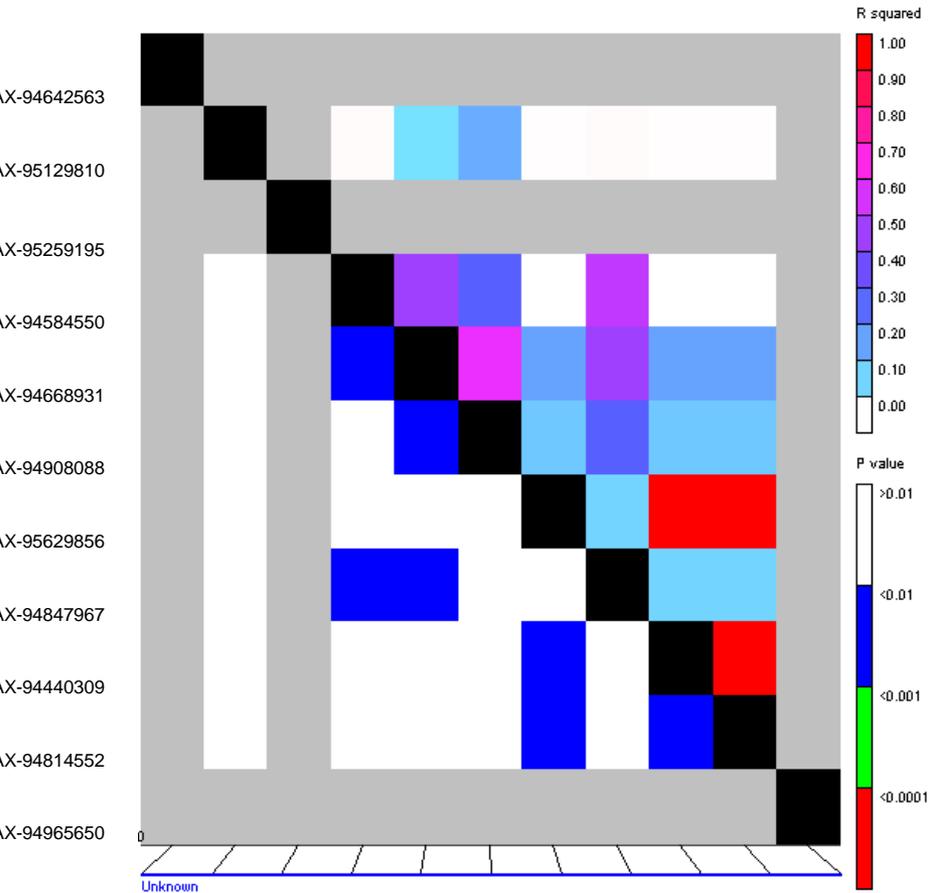
c) CIMMYT



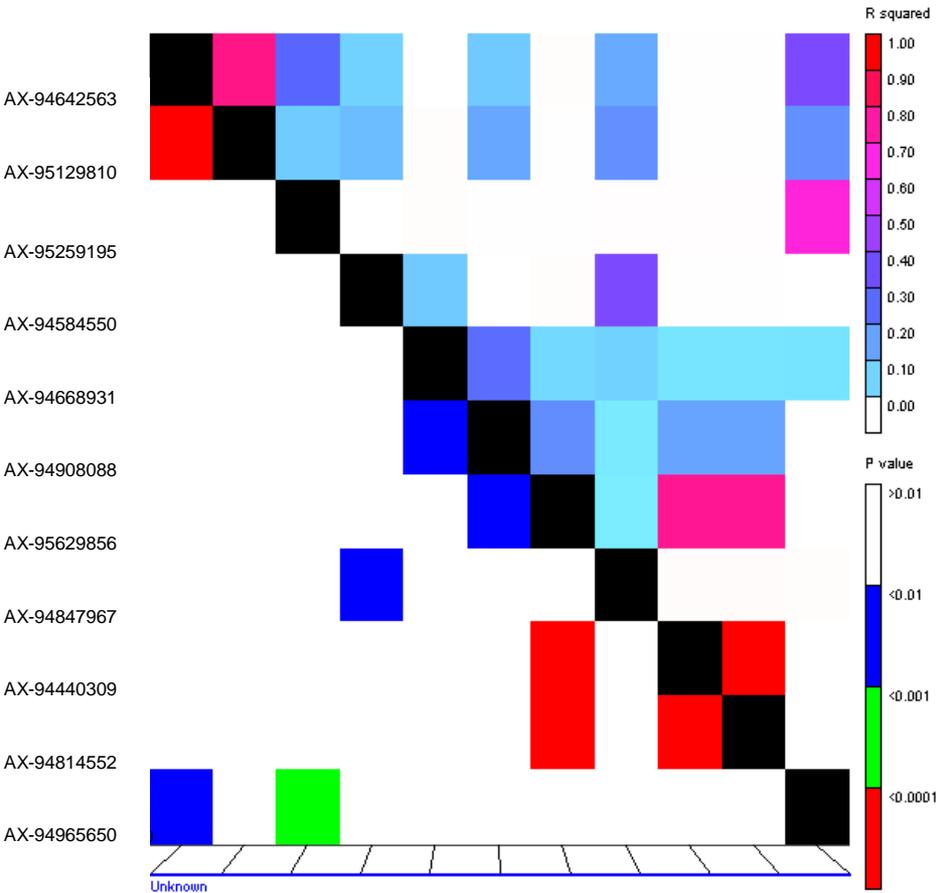
d) EEUU



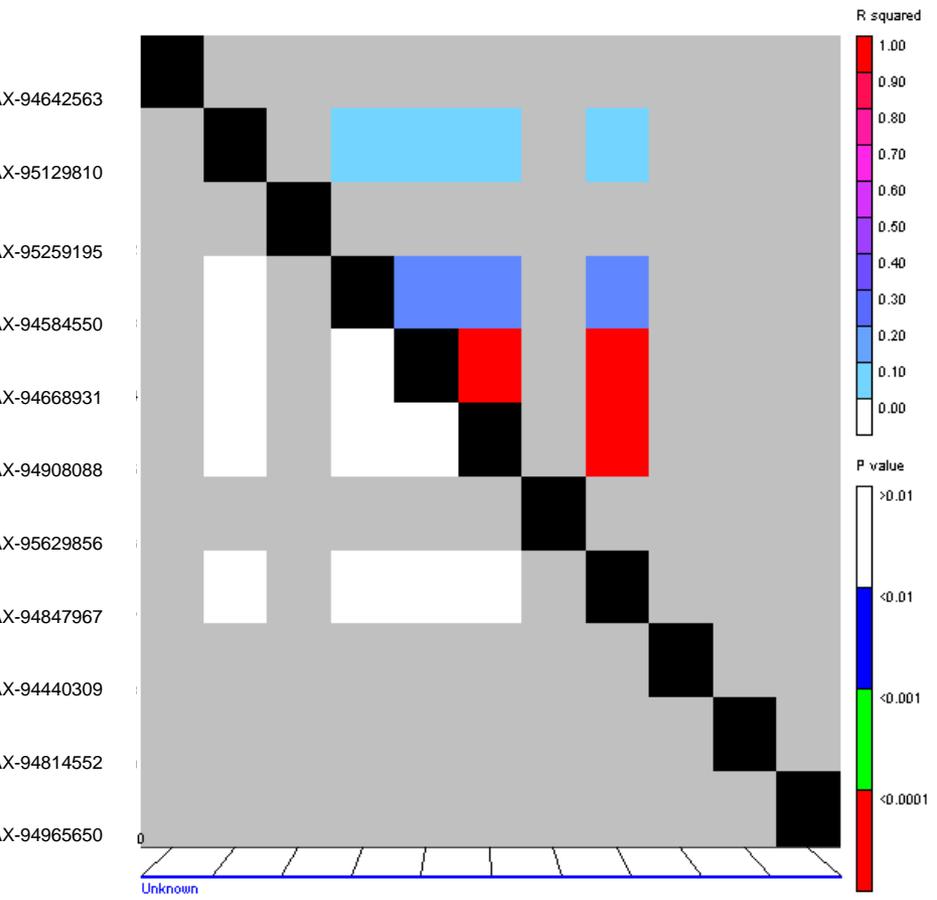
e) FRA



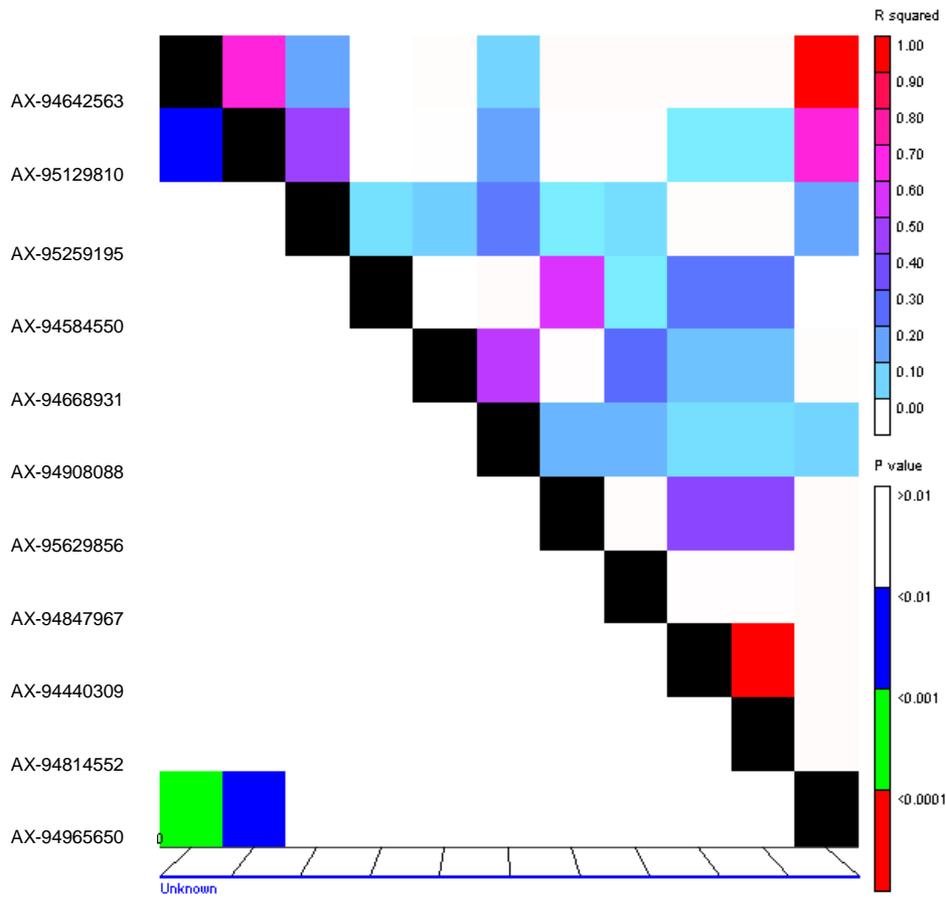
f) ITA



g) OTH

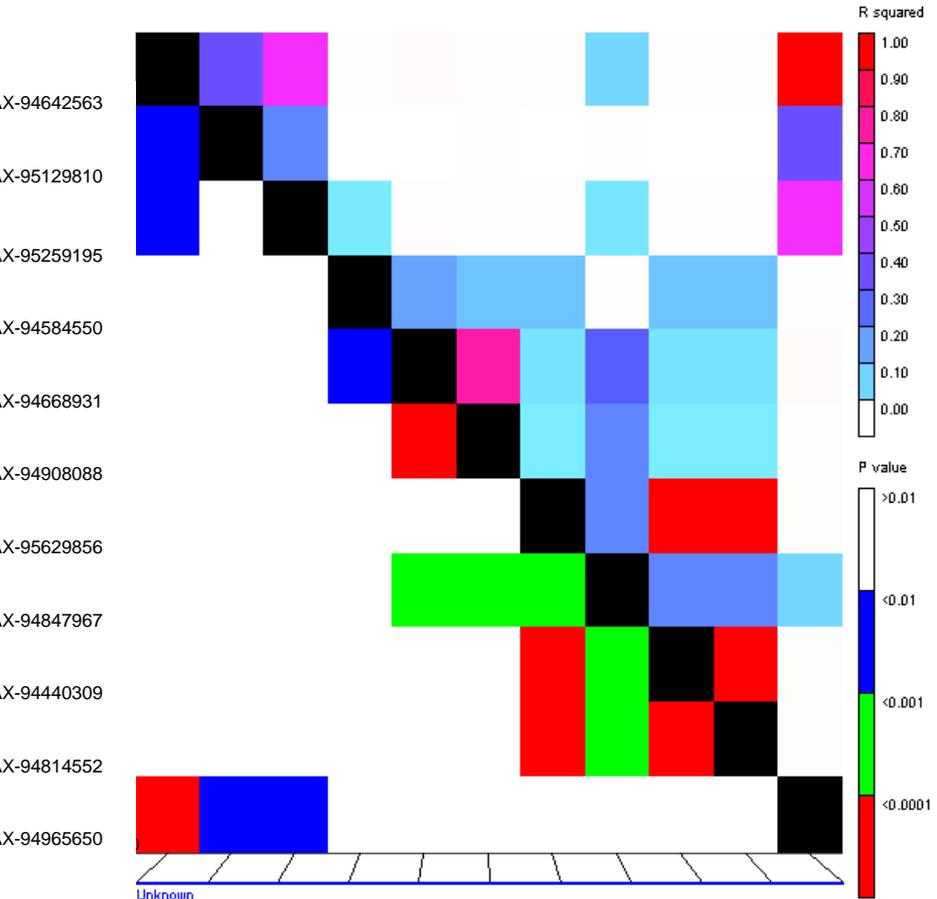


h) WANA

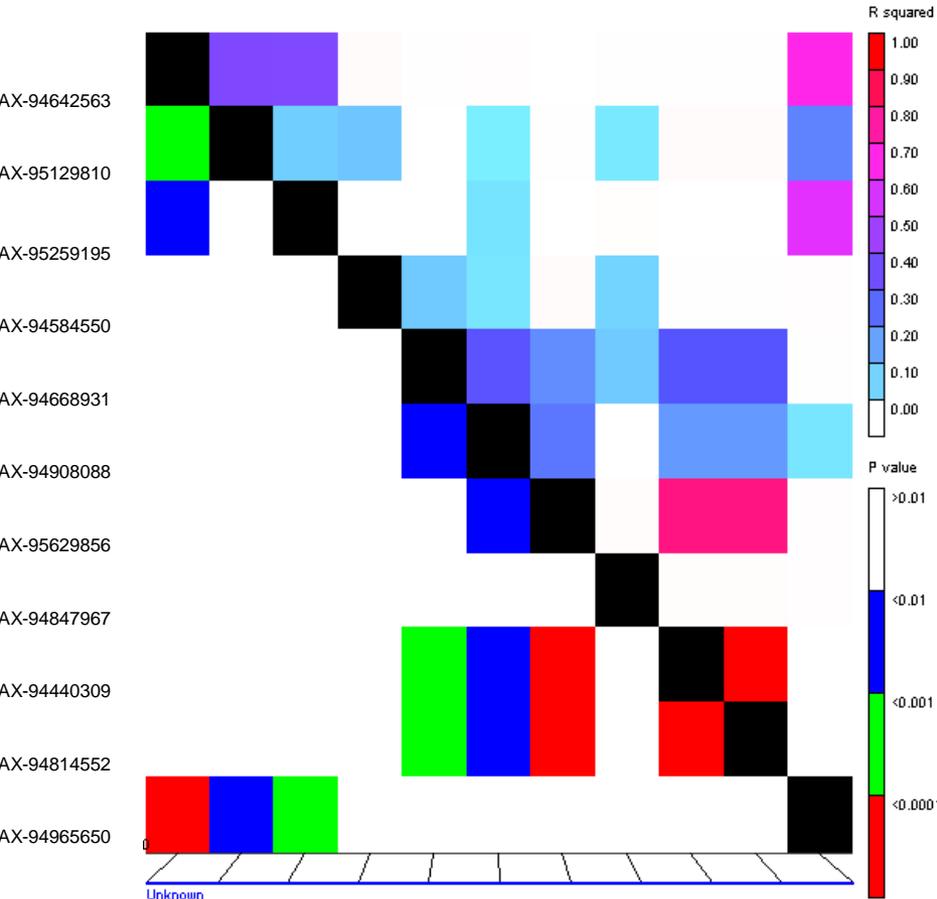


**Figura AF10.** Desequilibrio de ligamiento entre los loci asociados a fuerza de gluten en 3-6 ambientes, agrupando genotipos según **clústeres del DAPC**. Por encima de la diagonal se ubican los coeficientes de correlación ( $r^2$ ) entre dos loci y por debajo de la diagonal los valores de significancia. **a)** clúster 1, **b)** clúster 2, **c)** clúster 3, **d)** clúster 4.

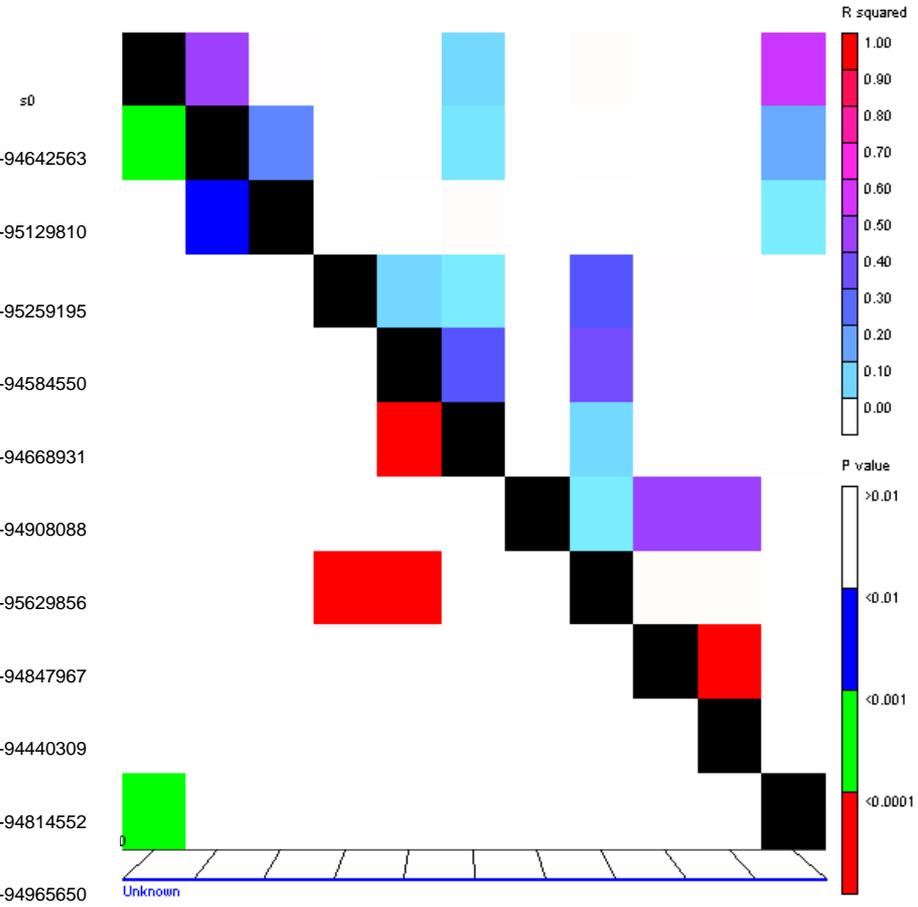
a) Clúster 1



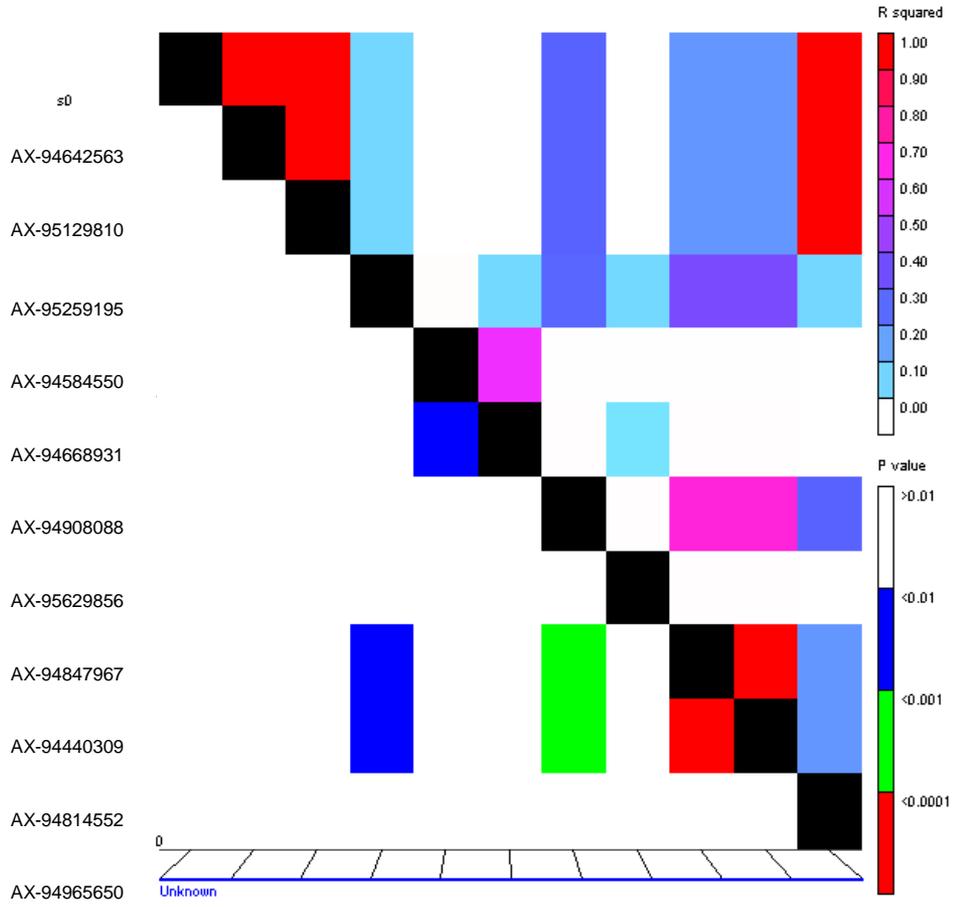
b) Clúster 2



c) Clúster 3



d) Clúster 4



**Tabla AT20.** Haplotipos - Fenotipo para marcadores asociados a la fuerza de gluten en 6, 5, 4 y 3 ambientes del sur bonaerense, ordenados en forma decreciente (mayor a menor fuerza de gluten).

Letras A, C, G y T indican nucleótidos correspondientes en homocigosis en el correspondiente locus. Letras R, S e Y, indican heterocigosis en el correspondiente locus.

**SDS:** fuerza de gluten (mm). **s/d:** sin determinar. **FA:** amplificación fallida (sin dato).

Celdas coloreadas en **verde:** alelo de mayor valor promedio de SDS, celdas coloreadas en **amarillo,** alelo de menor valor promedio de SDS.

N°	Genot	ORIG.	CLUST.	1B AX- 95259195	1B AX- 94584550	1B AX- 94908088	1B AX- 94642563	1B AX- 95129810	1B AX- 94668931	1B AX- 94847967	1B AX- 95629856	sin mapear AX- 94440309	sin mapear AX- 94814552	sin mapear AX- 94965650	SDS CA11	SDS BW11	SDS PS11	SDS CA14	SDS BW14	SDS PS14	Prom.
8 BICUM	ARG	2	A	A	T	G	G	G	A	G	A	A	T	84	91	87	90	95	91	90	
165 CBW09034	ARG	1	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	s/d	s/d	s/d	71	91	94	85	
45 CAT	ITA	2	R	A	T	G	S	G	G	G	G	G	C	84	90	73	78	93	93	85	
32 ACA1801F	ARG	3	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	81	89	81	91	83	86	85	
66 KOFA	EEUU	1	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	84	82	86	72	87	96	85	
106 WAD1	WANA	3	A	A	T	G	G	G	A	A	A	A	T	85	81	81	80	95	80	84	
160 CBW05024	ARG	1	R	A	Y	G	G	G	R	G	A	R	Y	s/d	s/d	s/d	81	75	93	83	
164 CBW08131	ARG	3	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	s/d	s/d	s/d	66	89	95	83	
75 BONVAL	ARG	1	A	A	T	G	G	G	A	A	A	A	T	69	93	76	92	79	88	83	
153 Quc3775-2008	CHI	4	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	s/d	s/d	s/d	74	87	86	82	
55 CBW0111	ARG	2	A	A	T	G	G	C	G	G	G	G	C	78	90	69	76	91	88	82	
167 ACA4420.08	ARG	3	A	FA	T	G	G	G	G	A	G	G	C	s/d	s/d	s/d	59	95	92	82	
133 CBW05082	ARG	1	A	A	T	G	G	G	A	A	A	A	T	81	88	71	86	83	82	82	
112 BIE	FRA	1	R	A	T	G	G	C	A	A	A	A	T	78	87	76	78	80	91	82	
43 CON	ITA	2	A	A	T	G	G	C	A	A	A	A	T	79	76	78	71	92	91	81	
42 CANN	ITA	2	A	A	T	G	G	C	A	A	A	A	T	80	71	81	76	88	90	81	
77 BF1776	ARG	1	A	A	T	G	G	G	A	A	A	A	T	76	86	76	89	85	74	81	
71 CAP	ITA	2	A	A	T	G	G	G	G	A	A	G	C	78	82	71	74	87	88	80	
16 69-IAT2	CIMMYT	4	A	A	T	G	G	C	G	A	G	G	C	73	84	83	71	85	82	80	
87 B#33.1123	ARG	3	A	A	T	C	C	G	G	A	G	G	C	s/d	s/d	s/d	90	74	76	80	
63 IXOS	FRA	1	A	A	T	G	G	C	A	A	A	A	T	86	88	74	70	83	78	80	
125 ART	FRA	1	R	A	T	G	G	FA	G	A	G	G	C	86	89	74	74	76	76	79	
40 CBW0225	ARG	3	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	77	88	76	77	77	80	79	
49 Co1937	ITA	2	A	A	T	G	G	C	A	A	A	A	T	75	64	68	87	86	95	79	

N°	Genot	ORIG.	CLUST.	1B AX- 95259195	1B AX- 94584550	1B AX- 94908088	1B AX- 94642563	1B AX- 95129810	1B AX- 94668931	1B AX- 94847967	1B AX- 95629856	sin mapear AX- 94440309	sin mapear AX- 94814552	sin mapear AX- 94965650	SDS CA11	SDS BW11	SDS PS11	SDS CA14	SDS BW14	SDS PS14	Prom.
24	VF003	ARG	4	A	A	T	G	G	G	A	A	A	A	T	79	81	73	72	81	88	79
169	7100IDSN39	CIMMYT	4	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	s/d	s/d	s/d	68	82	85	78
103	HAU	WANA	2	G	A	C	C	C	G	FA	A	A	G	C	81	89	71	69	87	72	78
162	CBW05080	ARG	1	A	A	T	G	G	G	A	A	A	A	T	s/d	s/d	s/d	78	73	82	78
134	LLA	CHI	3	A	FA	C	G	G	C	G	A	A	G	C	s/d	s/d	s/d	67	91	74	77
135	COR	CHI	3	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	s/d	s/d	s/d	63	91	78	77
6	BIFAC	ARG	3	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	76	90	77	70	81	68	77
155	Quc3506-2009	CHI	4	G	G	T	C	C	G	A	A	A	A	T	s/d	s/d	s/d	67	82	82	77
130	JOS	CYP	3	A	A	T	G	G	C	G	A	G	G	C	76	81	72	55	87	87	77
151	Quc3538-2009	CHI	3	A	A	T	G	G	C	G	G	G	G	C	s/d	s/d	s/d	62	87	81	77
166	ACA2125.07	ARG	3	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	s/d	s/d	s/d	57	87	86	76
9	CIC	ITA	2	A	A	FA	G	G	C	FA	A	A	R	Y	65	68	73	88	81	82	76
132	DD150	ARG	1	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	73	75	66	63	96	84	76
37	CBW0153	ARG	1	A	A	T	G	G	G	A	A	A	A	T	77	77	70	86	68	76	76
111	JOY	FRA	1	A	A	T	G	G	G	G	A	R	G	C	79	85	65	59	79	81	75
13	SIM	ITA	2	A	A	T	G	G	C	A	A	A	A	T	67	63	70	74	86	88	75
150	Quc3509-2007	CHI	3	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	s/d	s/d	s/d	68	72	84	75
12	DUI	ITA	3	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	77	75	73	62	87	73	74
30	B#25	ARG	3	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	76	76	68	80	74	72	74
34	CBW0112	ARG	1	A	A	T	G	G	G	A	A	A	A	T	76	81	63	82	71	72	74
65	ACA1901	ARG	3	A	A	T	G	G	C	G	A	G	G	C	55	81	74	63	79	92	74
81	CDBUCK	ARG	2	R	A	C	G	G	C	G	A	A	G	C	76	79	58	78	80	71	74
89	TGBB	ARG	2	R	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	60	81	63	74	89	77	74
64	BGRA	ARG	3	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	64	90	72	71	71	74	74
22	VF0113	ARG	1	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	69	74	60	87	56	94	73
33	CBW0105	ARG	1	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	84	87	69	72	69	59	73
79	BALINTA	ARG	2	R	A	T	G	G	G	G	A	A	G	C	70	67	68	81	86	67	73
91	TGVF	ARG	2	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	49	75	71	82	83	78	73
15	66-IAT2	CIMMYT	3	A	A	T	G	G	C	G	A	G	G	C	75	75	71	61	73	83	73
17	71-IAT2	CIMMYT	4	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	75	76	71	49	86	81	73

N°	Genot	ORIG.	CLUST.	1B AX- 95259195	1B AX- 94584550	1B AX- 94908088	1B AX- 94642563	1B AX- 95129810	1B AX- 94668931	1B AX- 94847967	1B AX- 95629856	sin mapear AX- 94440309	sin mapear AX- 94814552	sin mapear AX- 94965650	SDS CA11	SDS BW11	SDS PS11	SDS CA14	SDS BW14	SDS PS14	Prom.
88 TG	RUS	2	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	68	75	49	84	82	74	72	
56 CBW0156	ARG	1	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	63	79	70	86	71	63	72	
48 Ci1936	ITA	3	R	A	T	G	FA	G	G	G	G	G	C	61	80	59	59	84	88	72	
80 BMEC	ARG	3	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	78	86	65	61	70	70	72	
7 BICAR	ARG	1	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	81	62	58	91	68	69	71	
82 CRZ-1.12	ITA	2	A	FA	Y	S	S	C	G	A	A	G	C	s/d	s/d	s/d	82	70	61	71	
93 BILIKNo2	WANA	3	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	74	81	61	57	89	66	71	
46 CANT	ITA	3	A	A	T	G	G	C	A	A	A	G	C	69	72	63	48	91	83	71	
128 OUR	CYP	3	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	71	70	66	61	81	76	71	
35 CBW0120	ARG	1	A	A	T	G	G	C	G	A	G	G	C	62	81	71	67	68	73	70	
1 BPLA	ARG	3	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	77	83	68	69	64	60	70	
23 VF0163	ARG	1	A	A	T	G	G	C	G	A	G	G	C	71	83	60	71	53	83	70	
138 Quc3739-2008	CHI	4	A	A	T	G	G	G	G	A	A	A	T	s/d	s/d	s/d	73	74	63	70	
83 GAB 125	ITA	2	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	73	74	57	63	80	72	70	
10 ADA	ITA	2	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	58	66	58	73	73	89	70	
131 DD26	ARG	3	A	A	T	G	G	C	G	A	G	G	C	60	71	64	66	85	70	69	
140 Quc3587-2007	CHI	4	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	s/d	s/d	s/d	67	61	80	69	
76 BONQUI	ARG	3	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	83	85	72	61	56	59	69	
99 KOR	WANA	3	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	68	74	52	71	73	76	69	
90 TGSB	ARG	2	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	56	71	53	62	87	84	69	
122 TIZ	ITA	3	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	71	75	49	74	83	59	68	
67 UC1113	EEUU	3	A	A	T	G	G	C	G	A	G	G	C	72	73	65	50	76	75	68	
129 HEK	CYP	3	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	73	71	61	50	82	71	68	
137 Quc3585-2007	CHI	4	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	s/d	s/d	s/d	58	73	74	68	
39 CBW0210	ARG	3	A	A	C	G	G	C	G	A	A	G	C	65	75	65	56	73	74	68	
36 CBW0141	ARG	3	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	72	78	53	62	74	68	68	
27 VF0136	ARG	4	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	67	74	54	71	66	73	68	
148 Quc3694-2008	CHI	4	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	s/d	s/d	s/d	56	74	73	68	
141 Quc3693-2008	CHI	4	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	s/d	s/d	s/d	64	83	55	68	
68 CRE	ITA	3	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	68	74	66	69	61	68	68	

N°	Genot	ORIG.	CLUST.	1B AX- 95259195	1B AX- 94584550	1B AX- 94908088	1B AX- 94642563	1B AX- 95129810	1B AX- 94668931	1B AX- 94847967	1B AX- 95629856	sin mapear AX- 94440309	sin mapear AX- 94814552	sin mapear AX- 94965650	SDS CA11	SDS BW11	SDS PS11	SDS CA14	SDS BW14	SDS PS14	Prom.
170	7144IDSN39	CIMMYT	4	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	s/d	s/d	s/d	44	76	83	67
101	BHA	WANA	3	A	A	T	G	G	C	G	A	G	G	C	75	75	60	69	69	55	67
38	CBW0200	ARG	1	A	A	T	G	G	C	G	A	G	G	C	68	78	63	58	78	57	67
60	FOR	ITA	2	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	74	72	55	49	69	82	67
14	65-IAT2	CIMMYT	4	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	73	73	69	43	75	65	67
26	VF0167	ARG	1	A	A	T	G	G	C	G	A	G	G	C	70	81	51	74	58	65	66
109	DUP	ITA	3	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	57	76	53	66	86	60	66
146	Quc3672-2008	CHI	4	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	s/d	s/d	s/d	64	70	64	66
116	SAC	FRA	1	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	57	74	37	71	83	74	66
5	BAMB	ARG	3	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	66	76	65	75	53	60	66
114	KAR	FRA	1	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	76	81	53	57	63	63	66
157	Quc3462-2009	CHI	4	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	s/d	s/d	s/d	52	73	71	65
47	CORE	ITA	3	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	71	75	57	52	74	63	65
28	VF0137	ARG	4	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	56	76	57	53	73	75	65
136	LLE	CHI	4	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	s/d	s/d	s/d	57	67	71	65
100	FOC	CIMMYT	3	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	72	55	62	49	74	75	64
143	Quc3738-2008	CHI	4	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	s/d	s/d	s/d	54	72	66	64
54	CBW0101	ARG	1	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	72	61	56	82	67	48	64
144	Quc3506-2007	CHI	4	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	s/d	s/d	s/d	58	71	63	64
163	CBW05081	ARG	1	A	A	T	G	G	G	A	A	A	A	T	s/d	s/d	s/d	52	65	74	64
158	Quc3763-2008	CHI	3	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	s/d	s/d	s/d	69	61	62	64
123	EXE	FRA	1	A	A	T	G	G	C	G	A	G	G	C	65	70	50	54	66	77	64
51	CBW0002	ARG	4	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	74	72	59	47	68	59	63
124	ARG	FRA	1	A	A	T	G	G	G	A	A	A	A	T	63	75	54	61	72	52	63
11	COL	ITA	3	R	A	T	G	S	G	G	G	G	G	C	63	54	49	58	78	73	63
2	BTOP	ARG	1	A	A	T	G	G	C	G	A	G	G	C	65	73	48	69	49	72	62
59	ARC	FRA	3	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	72	78	60	58	54	52	62
145	Quc3755-2008	CHI	4	A	A	T	G	G	G	G	G	G	G	C	s/d	s/d	s/d	63	68	55	62
95	ALTAR84	CIMMYT	3	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	63	63	53	56	73	63	62
41	CBW0230	ARG	1	R	A	T	C	S	C	G	A	G	G	C	65	71	57	69	46	57	61

N°	Genot	ORIG.	CLUST.	1B AX- 95259195	1B AX- 94584550	1B AX- 94908088	1B AX- 94642563	1B AX- 95129810	1B AX- 94668931	1B AX- 94847967	1B AX- 95629856	sin mapear AX- 94440309	sin mapear AX- 94814552	sin mapear AX- 94965650	SDS CA11	SDS BW11	SDS PS11	SDS CA14	SDS BW14	SDS PS14	Prom.
152	Quc3730-2008	CHI	4	A	A	T	G	G	FA	G	A	A	G	C	s/d	s/d	s/d	49	65	64	59
18	73-IAT2	CIMMYT	4	A	A	T	G	G	G	A	A	A	A	T	67	52	48	57	66	63	59
94	MARR	WANA	3	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	61	65	38	51	74	63	59
168	B#32.1375	ARG	3	A	A	T	G	G	C	G	A	G	G	C	s/d	s/d	s/d	58	49	68	58
139	Quc3104-2005	CHI	3	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	s/d	s/d	s/d	50	60	64	58
52	CBW0004	ARG	4	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	69	69	48	45	60	53	57
20	VF0154	ARG	4	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	73	72	65	28	36	68	57
154	Quc3559-2009	CHI	4	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	s/d	s/d	s/d	60	53	55	56
121	NAU	FRA	1	G	A	C	G	G	C	G	A	A	G	C	59	71	34	51	47	68	55
21	VF042	ARG	3	A	A	C	G	G	G	G	A	A	G	C	53	50	50	69	48	59	55
61	ARD	FRA	2	G	A	T	G	G	FA	G	A	G	G	C	57	63	48	40	41	74	54
25	VF0121	HUN	1-3	R	A	T	G	G	C	G	A	G	G	C	57	48	47	41	57	70	53
19	80-IAT2	CIMMYT	3	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	61	53	48	42	59	55	53
117	DUE	ITA	1	A	A	T	G	G	G	G	A	A	G	C	64	73	40	80	21	38	53
110	DUR	ATR	1	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	44	68	32	46	74	46	52
31	B#27	ARG	3	A	A	T	G	G	G	G	A	G	G	C	78	88	71	23	22	23	51
142	Quc3584-2007	CHI	4	A	A	T	G	G	C	G	A	A	G	C	s/d	s/d	s/d	46	58	48	51
29	B#24	ARG	4	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	55	46	42	49	66	46	51
115	NEO	FRA	1	A	A	C	G	G	C	G	FA	A	G	C	36	73	35	43	57	57	50
3	BESM	ARG	3	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	52	53	38	56	45	52	49
4	BCRI	ARG	3	A	A	C	G	G	G	G	A	A	G	C	51	50	47	56	43	48	49
147	Quc3555-2007	CHI	3	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	s/d	s/d	s/d	42	46	60	49
58	ALC	FRA	3	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	59	55	36	42	49	51	49
105	OMRABI6	WANA	2	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	49	47	28	54	59	54	48
44	ITA	ITA	3	A	A	C	G	G	FA	G	G	A	G	C	54	65	37	38	54	42	48
126	POR	ITA	3	A	A	C	G	G	C	G	A	A	G	C	59	58	46	39	44	44	48
120	VIV	FRA	1	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	50	48	36	48	64	43	48
57	ARB	FRA	1	A	A	C	G	G	C	G	A	A	G	C	37	36	36	64	42	74	48
92	OMRABI5	WANA	2	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	49	50	29	37	76	43	47
118	GAR	FRA	1	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	36	39	34	59	55	59	47

N°	Genot	ORIG.	CLUST.	1B AX- 95259195	1B AX- 94584550	1B AX- 94908088	1B AX- 94642563	1B AX- 95129810	1B AX- 94668931	1B AX- 94847967	1B AX- 95629856	sin mapear AX- 94440309	sin mapear AX- 94814552	sin mapear AX- 94965650	SDS CA11	SDS BW11	SDS PS11	SDS CA14	SDS BW14	SDS PS14	Prom.
50	CBW0001	ARG	3	A	A	C	G	G	C	G	A	A	G	C	51	49	37	26	53	63	47
53	AMA	EEUU	1	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	54	58	22	58	37	48	46
97	GAN	CIMMYT	4	A	A	C	G	G	FA	G	G	A	G	C	49	38	56	37	37	58	46
107	OMRABI	WANA	2	A	A	C	G	G	S	G	G	A	G	C	44	33	35	31	78	51	45
69	GAB	ITA	1	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	39	38	32	45	43	69	44
108	OMRABI3	WANA	2	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	43	45	30	33	73	41	44
85	MAR	ITA	2	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	48	44	38	31	44	52	43
104	Heider//Mt/Ho	WANA	3	G	A	C	C	C	C	G	G	A	G	C	27	26	27	48	72	53	42
161	CBW05072	ARG	1	A	A	C	G	G	G	G	G	A	G	C	s/d	s/d	s/d	38	43	44	42
156	Quc3427-2009	CHI	3	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	s/d	s/d	s/d	26	49	49	41
73	GHD610	ITA	2	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	35	50	24	45	27	53	39
113	ORLU	FRA	1	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	35	47	28	43	36	40	38
119	BYB	FRA	1	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	34	57	21	40	32	43	38
149	Quc3497-2007	CHI	3	G	G	T	G	G	G	G	A	G	G	C	s/d	s/d	s/d	35	29	39	34
62	APP	ITA	2	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	37	37	24	23	43	40	34
74	GHD645	ITA	2	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	24	34	33	36	27	46	33
102	B#6	ARG	2	A	A	C	G	G	C	G	G	A	G	C	36	36	24	31	37	32	33
98	CHAM1	WANA	3	G	G	T	C	C	C	G	A	G	G	C	35	32	24	24	28	38	30
127	DGE-1	EEUU	1	G	G	T	C	C	G	G	A	G	G	C	38	36	28	28	18	24	29
84	GHD574	ITA	2	G	G	T	C	C	G	A	A	A	A	T	24	31	24	25	27	30	27
70	GRA	ITA	2	R	A	C	C	C	C	G	G	A	G	C	27	29	18	28	22	35	27
159	LDNDIC3A	EEUU	1	G	G	T	C	C	G	G	A	G	G	C	s/d	s/d	s/d	31	22	24	26
86	POL	ITA	2	G	A	T	G	C	C	G	G	A	G	C	25	20	21	18	22	21	21
78	ETIT38	WANA	2	G	G	C	FA	C	C	G	A	A	G	C	11	11	12	10	21	25	15
72	GHD575	ITA	2	G	G	C	C	C	C	G	G	A	G	C	11	10	12	14	14	12	12
96	OMGUER4	WANA	3	G	G	T	G	G	C	G	A	A	G	C	13	14	11	11	11	12	12