

Universidad Nacional Del Sur

Departamento de Agronomía

**Caracterización de componentes del rendimiento y
análisis de heredabilidad en poblaciones F2 y F3 de trigo
candeal (*Triticum turgidum* L. var *durum*).**

Año 2024

Alumno: Mengarelli Renzo Alejandro

Docente tutor: Ing. Agr. Dr. Roncallo Pablo

Docentes consejeros: Dra. Viviana Echenique y Dr. Pablo Polci

Índice

Índice	2
Resumen	3
Introducción	5
<input type="checkbox"/> <i>Orígenes del trigo</i>	5
<input type="checkbox"/> <i>El trigo en argentina</i>	6
<input type="checkbox"/> <i>Fenología y componentes del rendimiento:</i>	8
<input type="checkbox"/> <i>Genes que afectan el largo de ciclo:</i>	9
<input type="checkbox"/> <i>Genes que afectan la altura:</i>	10
<input type="checkbox"/> <i>Descripción de los caracteres cuantitativos</i>	11
<input type="checkbox"/> <i>Heredabilidad</i>	15
<input type="checkbox"/> <i>Avance Genético</i>	15
Hipótesis	15
Objetivos	16
Metodología de trabajo	16
<input type="checkbox"/> <i>Experimentos a campo:</i>	16
<input type="checkbox"/> <i>Información de marcadores moleculares:</i>	16
<input type="checkbox"/> <i>Evaluaciones fenotípicas:</i>	17
<input type="checkbox"/> <i>Análisis estadísticos:</i>	17
<input type="checkbox"/> <i>Estimación de la heredabilidad genética:</i>	18
Resultados y Discusión	18
<input type="checkbox"/> <i>Segregación transgresiva.</i>	20
<input type="checkbox"/> <i>Relaciones entre las variables medidas</i>	22
<input type="checkbox"/> <i>Altura vs número total de espigas por planta</i>	24
<input type="checkbox"/> <i>Altura vs días transcurridos entre la siembra y la espigazón</i>	25
<input type="checkbox"/> <i>Altura vs largo del pedúnculo</i>	26
<input type="checkbox"/> <i>Altura vs espiguillas totales en la espiga principal</i>	27
<input type="checkbox"/> <i>Días a espigazón vs altura</i>	28
<input type="checkbox"/> <i>Días a espigazón vs Nº de espigas totales</i>	29
<input type="checkbox"/> <i>Días a espigazón vs largo del pedúnculo.</i>	30
<input type="checkbox"/> <i>Días a espigazón vs espiguillas totales en la espiga principal.</i>	31
<input type="checkbox"/> <i>Heredabilidad y avance genético.</i>	31
Conclusión	32
Bibliografía	32

Resumen

La población humana a nivel mundial ha demostrado un crecimiento exponencial durante los últimos 2 siglos y se espera que esta tendencia continúe. Debido a esto surge la necesidad de poder satisfacer una futura demanda de alimentos por parte de la creciente población. Para lograr dicho objetivo, se requerirá aumentar los esfuerzos en investigación y mejoramiento genético con vista en la búsqueda de sistemas más eficientes y productivos.

El trigo es actualmente el tercer cultivo sembrado en el mundo y se utiliza primeramente para consumo humano.

La mejora genética del rendimiento es el objetivo principal de los programas de mejoramiento. Este objetivo puede lograrse directamente seleccionando germoplasma con rendimientos altos o indirectamente a través de los componentes del rendimiento y los rasgos morfológicos, como la altura de la planta. Conocer el control genético de estos rasgos, es esencial en un programa de mejoramiento para elaborar una estrategia de selección y planificar el uso de la progenie.

El rendimiento es un carácter poligénico, aunque su expresión también está influenciada por factores ambientales. La evaluación directa del rendimiento es especialmente difícil al seleccionar generaciones tempranas. Por ello, los fitomejoradores realizan la selección de aquellos componentes que finalmente aumentan el rendimiento. Una heredabilidad alta se asocia con una alta respuesta a la selección y juega un papel importante en la obtención de nuevas variedades con altos rendimientos. La heredabilidad mide la variación fenotípica, que es atribuible a factores genéticos. El concepto de heredabilidad está asociado con la influencia relativa de la herencia y el medio ambiente.

Los genes de enanismo o reducción en la altura (Reduced Height: *Rht*) afectan el potencial de rendimiento de los cereales. La introgresión de los genes de enanismo (*Rht*), aumentó la partición de fotoasimilados a la espiga y la tolerancia al vuelco debido a una reducción de la altura, el índice de cosecha y finalmente el rendimiento. Se ha probado que estos genes afectan diferentes componentes del rendimiento, entre ellos, el número de granos.

En esta tesis se estudiaron diferentes caracteres asociados al rendimiento en trigo candeal. Se estimaron los efectos genéticos involucrados en el control de su

variabilidad, la heredabilidad y se analizaron las relaciones existentes entre los diferentes componentes del rendimiento. Para ello, se utilizaron dos poblaciones segregantes (F2 y F3) derivadas del cruzamiento entre los cultivares BI Cumenay x Ítalo sembradas a campo en CERZOS-CONICET en 2017 (Bahía Blanca). Se caracterizó la altura de las plantas, la fecha de espigazón, el largo del pedúnculo, el número de espigas por planta y espiguillas por espiga. Se observó segregación transgresiva en todos los caracteres en F2 y F3. La máxima correlación entre las variables se observó entre la altura de la planta y el largo del pedúnculo, siendo ambos caracteres afectados por mecanismos similares relacionados con la insensibilidad/sensibilidad a las giberelinas. Se estudió el efecto de la fecha de espigazón y altura de las plantas sobre las demás variables. Para esto, se separó cada variable en tres grupos: plantas precoces/intermedias/tardías y bajas/intermedias y altas, respectivamente. Se observó un efecto significativo de la altura sobre los días a espigazón, tanto en F2 como en F3, donde las plantas más bajas mostraron un mayor número de días a espigazón. Al analizar el efecto de los días a espigazón sobre el número de espiguillas por espigas, se encontró que las plantas más precoces desarrollaron un menor número de espiguillas por espiga, posiblemente debido a un acortamiento del periodo entre doble arruga y espiguilla terminal durante el cual se determina el número de espiguillas en la espiga.

Además, se estudió la heredabilidad de los componentes del rendimiento y el avance genético entre la generación F2 y F3. El número de espigas por planta y la altura mostraron los valores más altos de heredabilidad (0,92-0,95) siendo estos estables entre ambas filiales. Mientras que la heredabilidad para el número de espiguillas por espiga se incrementó entre la medición en la generación F2 y F3. El mayor efecto de genes aditivos para este carácter podría explicar este incremento.

Este estudio permitió analizar cómo se asocian los componentes del rendimiento en dos poblaciones segregantes F2 y F3. Se identificaron líneas segregantes con potencial para su uso en el mejoramiento del cultivo, especialmente aquellas que combinan una mayor precocidad y una mayor altura, mostrando una mayor acumulación de biomasa en un menor tiempo.

Introducción

- *Orígenes del trigo*

El trigo es el alimento básico para millones de personas. Es uno de los tres principales cereales producidos globalmente junto con maíz y cebada. Es por ello que es objeto de tantos estudios, y será el tópico de la presente tesina.

El cultivo de trigo inició hace unos 10.000 años, y su origen se ha rastreado al sureste de lo que hoy es Turquía. Uno de sus antecesores, el trigo Einkorn (*Triticum monococcum*), corresponde a una especie diploide, es decir con dos juegos de cromosomas. Al mismo tiempo, se domesticó el trigo Emmer (*Triticum dicoccum*).

El trigo Emmer fue el resultado de un proceso de hibridación natural entre dos especies: *Triticum urartu* y especies de *Aegilops sp.* Ambas especies eran diploides dando como resultado un nuevo trigo tetraploide, es decir, con cuatro juegos de cromosomas. El trigo duro (*durum*), es tetraploide, y se ha desarrollado por mejora genética a partir del trigo Emmer. A través de los años los agricultores siguieron seleccionando en sus campos las plantas que mostraban propiedades favorables, como facilidad de cosecha, buen rendimiento, etc. y los nuevos trigos empezaron a dominar.

El trigo Espelta o Spelt y el trigo pan común resultaron ser los tipos favorecidos. Estas dos especies también fueron el resultado de una hibridación natural entre trigo Emmer y la especie silvestre *Aegilops tauschii*. Esta hibridación llevó el trigo tetraploide a un nivel hexaploide, ahora con 6 juegos de cromosomas (o sea 42 cromosomas en total, $2n=6X=42$) y un número básico $x=7$, bastante diferente a los 14 de las especies diploides ($2n=2x=14$). Este proceso de hibridación genética “natural”, aun teniendo gran éxito, llevó muchos años.

Actualmente la biotecnología está explorando otras maneras de manejo genético que lo hace más rápido y eficiente.

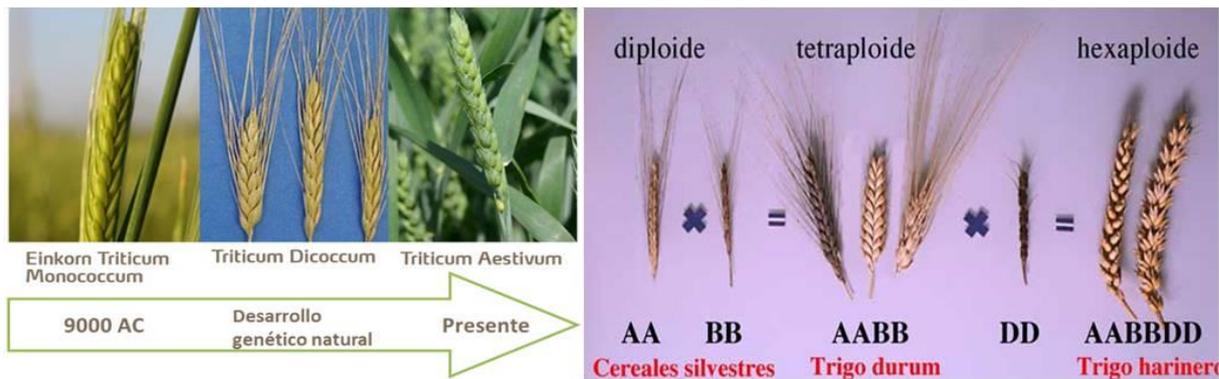


Figura 1: Evolución desde los ancestros silvestres del trigo hasta las variedades actuales.

Fuente: www.yara.com.ar

El *Triticum turgidum* var *durum*, comúnmente llamado trigo duro, es una de las especies más difundidas del cereal trigo, conocido también como trigo candeal, moruno, siciliano, semolero o fanfarrón. Es uno de los trigos con mayor valor nutritivo, tiene un alto contenido de gluten y está conformado de un 12 a 14% de proteína. Es una especie muy resistente a la sequía y a las enfermedades, aunque rinde normalmente menos que el trigo pan o hexaploide.

A partir del trigo candeal se produce la sémola de trigo y harina fina de trigo, las cuales van destinadas a la fabricación de distintos tipos de pastas. La textura más gruesa de la sémola permite que las pastas elaboradas con la misma conserven su forma una vez cocinadas (mostacholes, macarrones, etc.), mientras que las masas elaboradas con harina fina, poseen una textura mucho más suave y pueden doblarse o enrollarse una vez cocidas (spaghettis por ejemplo). Tanto la harina como la sémola provienen del mismo grano de trigo candeal, poseedor de un alto contenido de proteína, y sobre todo de una proteína clave: el gluten. El mismo proporciona las propiedades elásticas y de amasado a las elaboraciones generadas con el candeal.

- *El trigo en argentina*

En Argentina se producen tres tipos de trigo:

- Trigo pan (*Triticum aestivum* de tipo duro, con pericarpio rojo). Se produjeron en la campaña 23/24 15,6 millones de toneladas.
- Trigo candeal (*Triticum durum*, color ámbar, de pericarpio transparente) Se produjeron en la campaña 23/24 casi 303.000 toneladas.

- Trigo blando para galletitas (*Triticum aestivum* de tipo blando con pericarpio blanco). Se producen 40.000 toneladas o menos.

En Argentina, el área cultivada con candeal viene aumentando desde 2020, llegando las 121.000 ha registradas en 2023/24. El rendimiento promedio fue 2.796 kg/ha en el período 2013/14 - 2023/24.

A su vez, podemos clasificar los trigos por la época del año en que vegetan. En el mundo se cultivan:

- Trigos de invierno, los cuales se siembran en otoño y presentan ciclos muy largos. Poseen resistencia a las heladas y requieren vernalización y días largos para pasar del estado vegetativo al estado reproductivo.
- Trigos de primavera, los cuales se siembran hacia fines del invierno, principios de primavera y presentan ciclos cortos. Suelen presentar susceptibilidad a las heladas y poseen bajos requerimientos de vernalización, mientras que no responden a los días largos.

En Argentina se utilizan, mayormente, trigos para pan facultativos. Los mismos se pueden sembrar en cualquier momento (mayo a agosto). Presentan ciclos variables, nulos requerimientos de frío y variable respuesta al fotoperíodo.

Una de las variables evaluadas sobre el trigo candeal cultivado para la presente tesina, es el largo de ciclo, medido a partir de la fecha de siembra hasta la espigazón, según Zadoks (estado 5.5) (Zadoks et al. 1974).

Tabla 1: Fases del desarrollo según la escala decimal Zadoks. Fuente: Zadoks, et al. (1974).

Etapa principal	DESCRIPCIÓN	Sub-fase	Etapa principal	DESCRIPCIÓN	Sub-fase
0	Germinación	0.0-0.9	5	Espigado	5.0-5.9
1	Producción de hojas TP	1.0-1.9	6	Antesis	6.0-6.9
2	Producción de macollos	2.0-2.9	7	Estado lechoso del grano	7.0-7.9
3	Producción de nudos TP (encañado)	3.0-3.9	8	Estado pastoso del grano	8.0-8.9
4	Vaina engrosada	4.0-4.9	9	Madurez	9.0-9.9

TP: tallo principal

Según J.C. Zadoks, T.T. Chang y C.F.

- *Fenología y componentes del rendimiento:*

Durante el crecimiento y desarrollo del trigo se van definiendo los distintos componentes del rendimiento, los cuales permiten estimar un rendimiento teórico mediante la siguiente fórmula:

- $\text{Rendimiento} = (\text{Plantas}/\text{m}^2 \times \text{Espigas}/\text{planta} \times \text{Espiguillas}/\text{espiga} \times \text{Granos}/\text{espiguilla}) \times \text{Peso de mil granos}$
- $\text{Rendimiento en grano} = \text{Granos}/\text{m}^2 \times \text{Peso de mil granos}$.

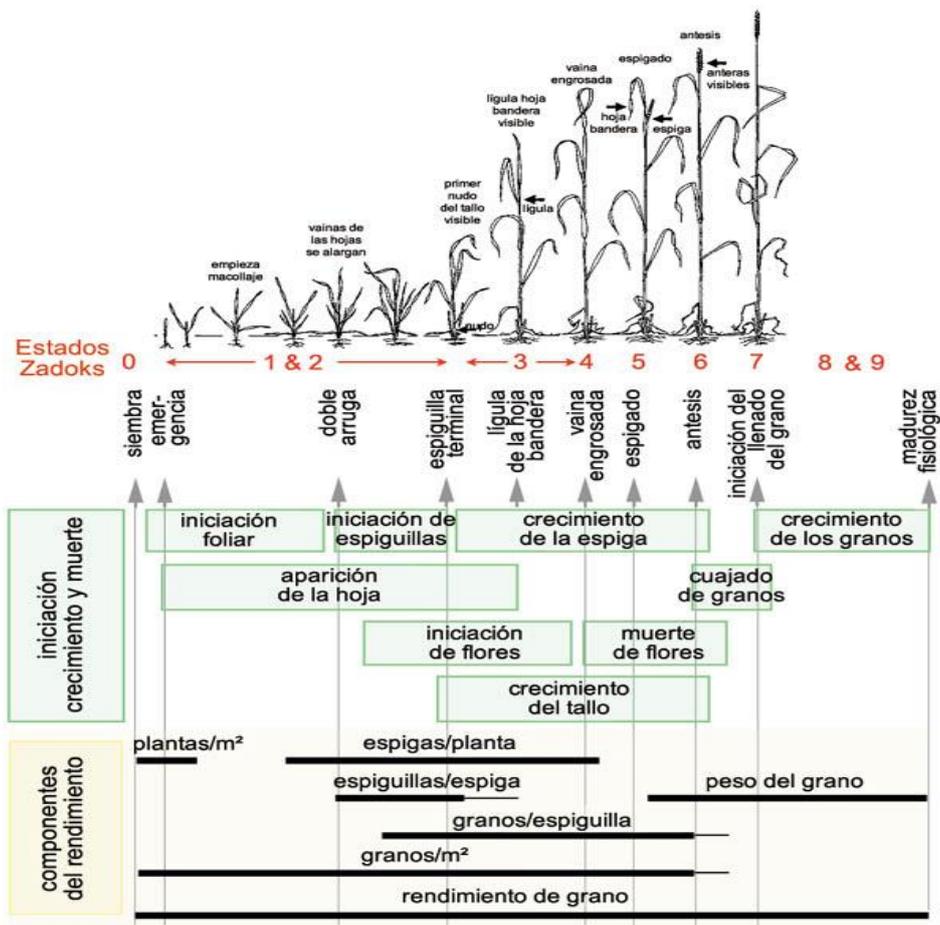


Figura 2: Fases del crecimiento del trigo duro según Zadoks. Fuente: Zadoks et al (1974).

Durante el período siembra – emergencia, se define el primer componente del rendimiento ($\text{plantas}/\text{m}^2$). La cantidad de plantas emergidas dependerá del poder germinativo de la semilla, de la profundidad de siembra, de la disponibilidad de humedad en el perfil, del ataque de insectos y patógenos, etc.

Durante el premacollaje y macollaje, se define el segundo componente del rendimiento (macollos/planta). El primer macollo se hace visible cuando la planta tiene 3 hojas, al mismo tiempo que empiezan a salir las raíces adventicias. Dichas hojas, nacen a un ritmo relativamente constante en unidades térmicas denominado filocrono (oscila entre 90 a 130 grados/día por hoja aparecida). El macollaje estará afectado por la disponibilidad de recursos, por la fecha de siembra que condicionará el escenario térmico y fotoperiódico y por la densidad de siembra. Debido a esto, el macollaje es una etapa compensadora del rendimiento, ya que la planta generará más cantidad de macollos con una densidad de siembra menor. En el meristema, durante el macollaje se estará determinando también la cantidad potencial de espigas y de espiguillas por cada una de estas espigas.

Cuando el tallo principal tiene 5 o 6 hojas, la planta pasa al estado reproductivo. El ápice meristemático deja de diferenciar hojas y comienza a formar una espiga. Este estado se determina externamente en la planta por la aparición de una “doble arruga” en la base del tallo.

El otro estado determinante en el desarrollo fenológico del trigo es el estado de “espiguilla terminal”, el cual ocurre cuando la minúscula espiga ha producido todas sus espiguillas. En ese momento la espiga, que tiene solo 2 mm de largo, dominará otros puntos de crecimiento menos adelantados en los macollos. A partir de aquí, sólo le quedará ascender por dentro de la caña hasta emerger por encima de la hoja bandera.

Todos estos estadíos que van generando los componentes de rendimiento, suelen variar en tiempo y magnitud entre los distintos cultivares de trigo. Dicha variación es consecuencia de distintos genotipos que se manifiestan como distintos fenotipos. Es de esta variabilidad que se valen los mejoradores para obtener variedades con caracteres que las beneficien en su desarrollo como cultivo comercial.

- *Genes que afectan el largo de ciclo:*

Los trigos invernales, requieren varias semanas a bajas temperaturas para pasar al estado reproductivo. Este proceso, llamado vernalización es controlado por tres genes: *Vrn-A1*, *Vrn-B1* y *Vrn-D1*, que se ubican en el brazo largo de los cromosomas 5A, 5B y 5D respectivamente (Iwaki et al. 2002). Los alelos dominantes en estos locus generan trigos primaverales, mientras que los recesivos generan trigos invernales (Yan et al. 2004). Los alelos dominantes de *Vrn-A1* confieren absoluta insensibilidad a la vernalización, alcanzando los portadores, el estado de doble arruga

sin necesitar bajas temperaturas, mientras que los dominantes de *Vrn-B1* y de *Vrn-D1* reducen los requerimientos de vernalización respecto de los trigos de invierno. Todos estos genes pueden ser utilizados para modificar el momento de floración (Pugsley 1971).

Los trigos sembrados en las parcelas experimentales del CERZOS en julio de 2017, son filiales F2 y F3 de una cruce entre los cultivares BonINTA Cumenay (que llamaremos Cumenay) e Ítalo. Originalmente este cruzamiento fue diseñado para evaluar la segregación en el carácter “largo de ciclo”. Tal carácter, se encuentra determinado en dichos parentales por, al menos, dos genes: *Ppd-A1* (sensibilidad al fotoperíodo) y *Vrn-A1* (requerimientos de vernalización). El gen *Ppd-A1* posee un alelo llamado GS-100 (el cual está presente en Ítalo) y genera insensibilidad al fotoperíodo, volviendo más precoz al portador. Por otra parte, *Vrn-A1*, posee los alelos *Vrn-A1b* (presente en Cumenay), el cual aumenta los requerimientos de vernalización, alargando el ciclo. Por el contrario, Ítalo, posee el alelo *VRNA1c*, que lo vuelve un trigo primaveral, ya que no posee requerimientos de vernalización. Con toda esta carga genética afectando al carácter “largo de ciclo”, podemos esperar una gran variabilidad en el mismo.

- *Genes que afectan la altura:*

Los genes de enanismo o reducción en la altura (Reduced Height: *Rht*) han sido asociados a grandes incrementos en el potencial de rendimiento de los cereales y han sido un componente esencial de la revolución verde desde que fueron introducidos en los programas de mejoramiento de trigo y arroz hace 50 años (Evans 1993) ya que afectan fuertemente la resistencia durante el establecimiento, el índice de cosecha y el rendimiento.

La introgresión de los genes de enanismo (*Rht*), aumentó la partición a la espiga y la tolerancia al vuelco debido a una reducción de la altura, pero además, se ha probado que estos genes afectan diferentes componentes del rendimiento, entre ellos, el número de granos (Rebetzke et al. 2012).

La mayoría de las variedades actuales poseen el gen *Rht-B1b* (*Rht1*) o el gen *Rht-D1b* (*Rht2*). Estos genes se encuentran ubicados en los cromosomas homólogos 4BS y 4DS y codifican para proteínas involucradas en la señal de transducción de las giberelinas (Proteínas DELLA). Generando insensibilidad de las plantas a las giberelinas, se reduce la altura final de las plantas, pero teniendo un efecto negativo

en la etapa de crecimiento, reduciendo el largo del coleóptile y el área foliar de las plántulas (Allan et al. 1962; Whan 1976; Rebetzke et al. 2001). Otras variantes de genes enanizantes (genes *Rht8* y *Rht9*) que no afectan la sensibilidad de las plantas a las giberelinas, son más adecuados para reducir la altura de las plantas sin comprometer el crecimiento inicial (Lorenzetti 2000; Rebetzke et al. 1999). *Rht8* ha sido utilizado en diversos programas de mejoramiento en distintos ambientes, probándose que no afecta el largo del coleóptile ni el vigor de las plántulas lo que le profiere potencial para desarrollar variedades semienanas *Rht8+Rht-B1b/D1b* con baja susceptibilidad a estrés en el establecimiento y desarrollo inicial del cultivo (Worland et al. 1998).

En condiciones generales, otro gen de enanismo, el *Rht5*, además de generar una reducción en la altura del 23,16 % en promedio, estuvo asociado a un retraso en las fechas de emergencia y madurez, incrementando el número de macollos fértiles, mientras que reduce el número de espiguillas por espiga y por lo tanto el número de granos por espiga. Sin embargo, cuando se comparan las líneas enanas con sus parentales enanos, se observan fechas de emergencia más tempranas, espigas más largas, más espiguillas por espiga y más granos por espiga (Bachir et al 2013).

En trigo candeal, la altura se encuentra afectada principalmente por el gen llamado *Rht-B1*, el cual posee dos alelos principales, uno *Rht-B1a* que genera trigos altos y el alelo *Rht-B1b* que tiene un efecto enanizante. La variedad Cumenay fue analizada y resultó negativa para *Rht-B1a*, en efecto, se trata de un trigo semienano. Ítalo resultó positivo para *Rht-B1a* (analizado en dos laboratorios distintos, con tecnología KASP) (Roncallo et al. 2015). Ya que Ítalo también es semienano, una hipótesis es que un segundo gen o un alelo no descrito es responsable de causar la reducción en la altura, provocando el fenotipo semienano. En el cruzamiento entre Cumenay e Ítalo, se espera la segregación de los alelos *Rht-B1a*, *Rht-B1b* (o un tercer alelo no caracterizado) o además un gen adicional diferente al *Rht-B1*. (Roncallo et al. 2015, 2017).

- *Descripción de los caracteres cuantitativos*

Un rasgo poligénico es aquel cuyo fenotipo es influenciado por más de un gen. Los rasgos que muestran una distribución continua, como la altura, son poligénicos. La herencia de los rasgos poligénicos no muestra las proporciones fenotípicas características de la herencia mendeliana. Sin embargo, cada uno de los genes que

contribuyen al carácter se hereda de forma mendeliana. Los rasgos poligénicos son también influenciados por el ambiente y se los describe a través de la hipótesis multifactorial.

La mayoría de los rasgos en la mayoría de los organismos, son poligénicos. Los rasgos mendelianos, a pesar de que son los más conocidos, son en realidad la excepción. La mayoría de las características o rasgos genéticos están controlados por muchos genes.

Todos los caracteres que se han estudiado en Genética Mendeliana caen dentro de categorías fenotípicas discretas: semillas arrugadas o lisas, plantas altas o enanas, flores blancas o violetas. Este tipo de caracteres se denominan discontinuos. En el caso de 1 gen en F2 resultado de dos padres homocigotos, tendríamos 3 fenotipos si es codominante y dos si es dominante.

Cuando se analiza una población segregante, se encuentra una distribución continua de los fenotipos. Un ejemplo es el largo de la mazorca del maíz. El maíz dulce negro mejicano tiene mazorcas cortas mientras el maíz para "pochoclo" tiene mazorcas largas. Cuando se cruzan estas dos líneas endocriadas, el largo de la mazorca de la F1 es intermedio entre los dos padres. Cuando se deja que la F1 se cruce entre sí, la distribución del largo de mazorca de la F2 varía entre tan cortas como las del maíz dulce y tan largas como las del maíz para pororó. La distribución se asemeja a la curva en forma de campana adoptada en una distribución normal. Este tipo de características se denomina caracteres continuos y no pueden analizarse de la misma manera que los caracteres discontinuos.

Muchas características agronómicas tales como rendimiento de la cosecha, cantidad de espiguillas fértiles por espiga, son características cuantitativas. Estos caracteres están controlados por genes múltiples, y cada par de ellos segrega de acuerdo a las leyes de Mendel. Estos caracteres además pueden estar influenciados por factores ambientales en grado variable.

Los genes que influyen a un carácter cuantitativo son denominados como QTL (Quantitative trait loci). Hemos visto en el estudio de la Genética Mendeliana que, si se conocen las interacciones alélicas para un gen en particular, se puede utilizar el genotipo para predecir el fenotipo. Si una característica está controlada por un solo gen tenemos tres genotipos posibles AA, Aa y aa y dependiendo de las interacciones alélicas (dominancia o dominancia incompleta) podemos tener dos o tres fenotipos. A

medida que aumenta el número de genes que controlan una característica es posible un número cada vez mayor de genotipos.

La fórmula que puede predecir el número de genotipos a partir del número de genes es 3^n , siendo n el número de genes. Los siguientes son los números de genotipos posibles para un número dado (n) de genes que controlan una característica arbitraria.

Tabla 2: Cantidad de genotipos resultantes de un determinado número de genes.

Número de genes	Número de genotipos
1	3
2	9
5	243
10	59049

Veamos un ejemplo con dos genes, A y B. Le asignaremos valores métricos (fenotípicos) a cada alelo. El alelo A conferirá 4 unidades mientras que el alelo a proveerá 2 unidades. En el otro locus, el alelo B contribuirá con 2 unidades y el alelo b proveerá 1 unidad. Con dos genes controlando una característica tenemos 9 genotipos posibles. En la tabla vemos los genotipos y los valores métricos asociados a cada uno.

Genotipo	Proporción en la F2
AABB	1
AABb	2
AAbb	1
AaBB	2
AaBb	4
Aabb	2
aaBB	1
aaBb	2
aabb	1

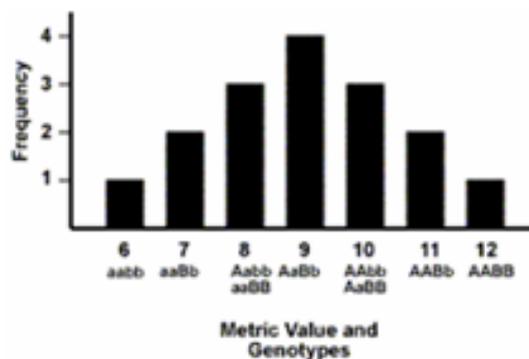


Figura 3: Proporción de cada fenotipo resultante de la combinación de alelos para dos genes y su distribución.

Estos resultados pueden representarse en una gráfica. La gráfica muestra la distribución de los datos de la tabla. Esta gráfica posee la forma de campana indicadora de una distribución normal, y este hecho tiene importantes implicancias en la manera en que se analizan los caracteres cuantitativos.

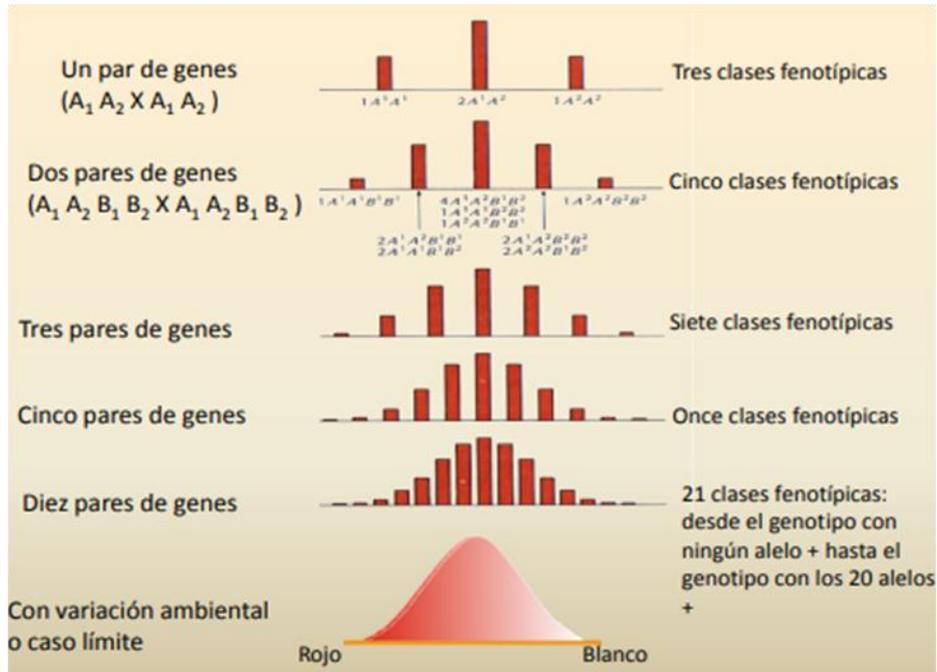


Figura 4: Distribución normal de las clases fenotípicas en un carácter poligénico.

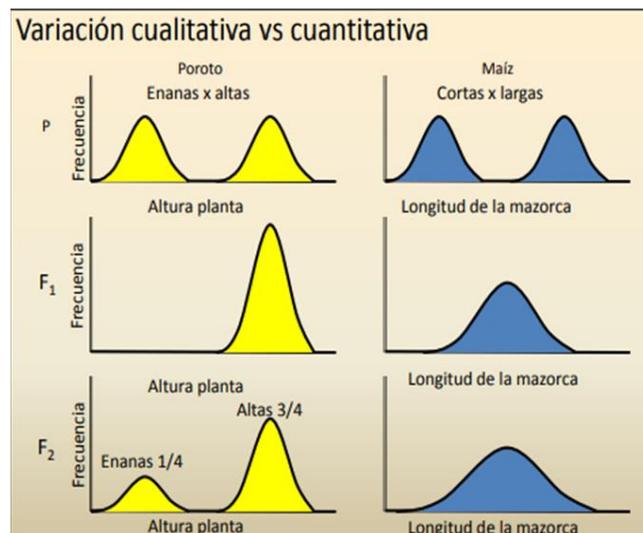


Figura 5: Comportamiento en la distribución fenotípica para caracteres cualitativos y cuantitativos.

- *Heredabilidad*

Heredabilidad es la proporción de la variación de caracteres biológicos en una población atribuible a la variación genotípica entre individuos. La variación entre individuos se puede deber a factores genéticos y/o ambientales (Wyman et al. 1991).

En un sentido amplio, indica la proporción de la variación fenotípica que es atribuible a la variación genética. En un sentido estricto, indica la proporción de la variación fenotípica que es atribuible a la variación genética aditiva, es decir, expresa la confiabilidad que tiene un determinado individuo seleccionado de originar descendencia similar a él. Varía entre 0 a 100% y en función de ella, se definirá el método o procedimiento de mejora a utilizar.

- *Avance Genético*

Es el valor predictivo de la respuesta a la selección a obtener y depende de la presión de selección, es decir, el número de individuos seleccionados en relación a la cantidad inicial.

Hipótesis

1) Los caracteres morfológicos y de adaptabilidad evaluados poseen una alta heredabilidad

2) La combinación de alelos parentales produce la aparición de segregación transgresiva.

3) El número de genes *Rht* involucrados en la determinación del carácter altura en el cruzamiento utilizado, es mayor a dos.

Objetivos

- 1) Evaluar fenotípicamente la descendencia F2 y F3 de un cruzamiento biparental entre los cultivares BonINTA Cumenay e Ítalo, considerando las variables altura de planta, largo de pedúnculo, fecha de espigazón, número de espigas por planta, y número de espiguillas totales por espiga.
- 2) Estimar la variabilidad fenotípica y heredabilidad de los caracteres en estudio en las filiales F2 y F3 del cruzamiento.
- 3) Evaluar el efecto del genotipo sobre los caracteres fenotípicos medidos.
- 4) Estudiar la relación entre las variables fenotípicas analizadas.
- 5) Identificar genotipos destacados o con adaptabilidad local.

Metodología de trabajo

- *Experimentos a campo:*

Durante la campaña 2017/18, se sembraron dos experimentos en instalaciones del CERZOS-CONICET. La siembra se realizó el 6 de julio de 2017. El material vegetal consistió en 700 líneas F2 y 357 líneas F3 descendientes del cruzamiento entre el cultivar argentino BonINTA Cumenay y el cultivar italiano Ítalo. El material F2 se sembró distribuido en 35 surcos de 20 plantas, mientras que el material F3 fue sembrado en 21 surcos de 17 plantas cada uno, en ambos casos separado a 10 cm. Se aplicó glifosato (4lt/ha) en dos oportunidades como herbicida en barbecho. Se fertilizó con fosfato diamónico (120kg/ha) y urea (120kg/ha) a la emergencia y se repitió la aplicación de urea al macollaje (100kg/ha). Cinco plantas de cada genotipo parental fueron sembradas en surcos de 50cm, separadas a 10cm. Las parcelas fueron regadas utilizando riego por aspersion 3 veces por semana. Cada planta fue cosechada manualmente y analizada en mesada.

- *Información de marcadores moleculares:*

Se dispone de información de marcadores SNP (Single Nucleotide Polymorphism) para los genotipos parentales de las poblaciones segregantes utilizadas. Los marcadores SNP (genes *Rht-B1*, *Vrn-A1* y *Ppd-A1*) fueron

desarrollados a partir de los trabajos de Ellis et al. (2002), Yan et al. (2004) y Wilhelm et al. (2009) y fueron previamente informados en Roncallo et al. (2015).

- *Evaluaciones fenotípicas:*

Se medirán las siguientes variables:

1) Altura de planta (ALT, cm): se medirá como la altura desde la corona hasta la punta de las espigas, sin incluir las aristas.

2) Largo de pedúnculo (LP, cm): Se medirá como el largo entre el último nudo y la base de la espiga, considerando la espiga principal de la planta.

3) Número de espigas por planta (NEP): Se obtendrá por conteo del número de tallos fértiles sobre cada planta cosechada.

4) Número de espiguillas totales por espiga (NET): se obtendrá por conteo en cada planta, considerando solo la espiga principal.

5) Fecha de espigazón (DSE, días): Se contarán los días entre la emergencia del cultivo hasta el inicio de la espigazón de cada planta, según el estado de crecimiento 55 en la escala de Zadoks (Zadoks et al. 1974).

- *Análisis estadísticos:*

Los parámetros y test estadísticos se obtendrán con el programa INFOSTAT (Di Rienzo et al. 2010) y/o el programa EXCEL dentro del paquete Office. Para cada variable se estimará la distribución de frecuencias, la segregación transgresiva, la media, el valor mínimo y máximo, el error estándar, coeficiente de variación, y la varianza. La relación entre variables se obtendrá utilizando el coeficiente de correlación de Pearson. Se analizará la relación entre pares de variables, considerando diferentes intervalos de una variable por sobre una segunda variable.

- *Estimación de la heredabilidad genética:*
- Heredabilidad según Falconer (1977):

Varianza genética (VG)= $V_{Fn}-V_e$

Varianza ambiental (V_e)= $(VarP1 + VarP2)/2$

$H^2=(V_{fn}-(V_{p1}+V_{p2})/2)/V_{fn} \times 100$

Donde:

V_{Fn} = varianza de F_n .

VG = Varianza genética.

V_e = Varianza ambiental.

VP1 = varianza del parental 1.

VP2 = varianza del parental 2.

$H^2(B.S)$ = Heredabilidad en sentido amplio.

- Cálculo del avance genético por selección calculado según Allard (1960) como:

GA: $K \times H^2 \times$ Desviación std fenotípica

$K = 2,06$ = Corresponde a una intensidad de selección del 5%.

Donde:

GA = Avance genético.

σ_P = desvío estándar de la varianza fenotípica.

h^2 = Heredabilidad en sentido amplio.

i = Intensidad de selección.

(un valor de $i = 1,755$ a un 10% de presión de selección), según Khan et al. (2003).

Resultados y Discusión

A continuación, se presentan los resultados experimentales obtenidos y el análisis estadístico de los mismos, mediante los programas Excel e Infostat, con el fin de comprobar o descartar las hipótesis antes planteadas y responder a los objetivos de la presente tesina.

Tabla 3: Estadística descriptiva de las variables en Ítalo.

DESIGNACIÓN	Replica	DSE	NEP	ALT	LP	NET
ITALO	1	102	5	60	27,0	17
ITALO	2	102	2	64	39,0	12
ITALO	3	102	2	67	24,0	16
ITALO	4	102	3	72	30,5	18
ITALO	5	102	4	69	16,0	17
Promedios ITALO	3,00	102,00	3,20	66,40	27,30	16,00
Varianza ITALO		0	1,70	21,30	42,0625	5,50

Altura de planta (ALT, cm), Largo de pedúnculo (LP, cm): , Número de espigas por planta (NEP): , Número de espiguillas totales por espiga (NET), Fecha de espigazón (DSE, días)

Tabla 4: Estadística descriptiva de las variables en BonINTA Cumenay.

DESIGNACIÓN	Replica	DSE	NEP	ALT	LP	NET
BonINTA Cumenay	1	111	2	75	33,0	18
BonINTA Cumenay	2	111	3	81	32,7	18
BonINTA Cumenay	3	111	2	75	31,5	19
BonINTA Cumenay	4	111	2	78	27,5	18
BonINTA Cumenay	5	111	3	75	29,8	17
Promedios Cumenay	3,00	111,00	2,40	76,80	30,88	18,00
Varianza Cumenay		0	0,30	7,20	5,19	0,50

Altura de planta (ALT, cm), Largo de pedúnculo (LP, cm): , Número de espigas por planta (NEP): , Número de espiguillas totales por espiga (NET), Fecha de espigazón (DSE, días)

Tabla 5: Estadística descriptiva de las variables en F2 y comparación de la filial con los parentales.

F2	Valor mínimo	Valor máximo	Rango	Media	Desvío	Varianza	Media Cumenay	Media Ítalo
NEP	1,00	29,00	28,00	9,18	4,89	23,95	2,40	3,20
DSE	96,00	122,00	26,00	108,05	4,65	21,60	111,00	102,00
ALT	23,00	139,00	116,00	78,67	15,28	233,53	76,80	66,40
LP	11,00	60,00	49,00	31,26	6,80	46,21	30,88	27,30
NET	9,00	24,00	15,00	18,76	2,47	6,11	18,00	16,00

Altura de planta (ALT, cm), Largo de pedúnculo (LP, cm): , Número de espigas por planta (NEP): , Número de espiguillas totales por espiga (NET), Fecha de espigazón (DSE, días)

Tabla 6: Estadística descriptiva de las variables en F3 y comparación de la filial con los parentales.

F3	Valor mínimo	Valor máximo	Rango	Media	Desvío	Varianza	Media Cumenay	Media Ítalo
NEP	1,00	21,00	20,00	7,88	3,71	13,76	2,40	3,20
DSE	99,00	121,00	22,00	108,97	5,33	28,44	111,00	102,00
ALT	41,00	126,00	85,00	77,15	17,58	309,07	76,80	66,40
LP	15,00	55,00	40,00	30,59	8,18	66,95	30,88	27,30
NET	6,00	24,00	18,00	17,33	3,53	12,43	18,00	16,00

Las variables analizadas en los parentales mostraron que BI Cumenay tuvo mayor DSE, ALT, LP Y NET y menor NEP respecto de Italo. Se observó que el comportamiento estadístico de la F2 y la F3 fue similar, por lo que serán descritas en conjunto.

La gran variabilidad genética observada para el carácter ALT, comentada anteriormente, queda en evidencia al observar las varianzas correspondientes. En el cruzamiento entre BI Cumenay e Italo, se esperaba la segregación de los alelos *Rht-B1a*, *Rht-B1b* (o un tercer alelo no caracterizado) o alternativamente un gen adicional diferente al *Rht-B1*. (Roncallo et al. 2015, 2017). El LP, al ser una componente del valor de altura, presenta una varianza también elevada.

Otro carácter que presentó una alta varianza fue el DSE, para el cual también se esperaba observar segregación en la población. En los parentales hay presentes al menos dos genes que afectan el largo del ciclo: *Ppd-A1* (sensibilidad al fotoperíodo) y *Vrn-A1* (requerimientos de vernalización), cada uno con diversos alelos, como se explicó a priori.

- *Segregación transgresiva.*

Segregación transgresiva es la formación de fenotipos extremos, observados en poblaciones híbridas segregantes, comparadas con los fenotipos observados en las líneas parentales. Si los alelos parentales poseen efecto aditivo sobre un rasgo, el resultado será una progenie híbrida con valores más altos o más bajos que las líneas parentales en tal rasgo.

La formación de híbridos en especies autóгамas genera nueva variabilidad genética. La aparición de segregación transgresiva permite que nuevos genotipos puedan ocupar nichos ecológicos diferentes. Existen muchas causas para la segregación transgresiva. Una de ellas puede ser debido a la recombinación de alelos aditivos. La recombinación causa nuevos pares de alelos en dos o más locus. Esos diferentes pares de alelos pueden generar nuevos fenotipos.

Otra causa de segregación transgresiva es una elevada tasa de mutación. Cuando la tasa de mutaciones es alta, es más probable que ocurra una mutación que genere un fenotipo extremo. La epistasis es otra causa de la aparición de fenotipos extremos. Esto se refiere a la interacción de alelos en diferentes genes. Por ejemplo,

un alelo en un locus puede impedir que otro alelo en otro locus se exprese, enmascarando el efecto. Velazco López (2013).

Cuando observamos los valores mínimos y máximos de los caracteres medidos en F2 y F3 en comparación con las medias de los padres, queda demostrada la ocurrencia de segregación transgresiva en la población BI Cumenay x Ítalo para todos los caracteres analizados.

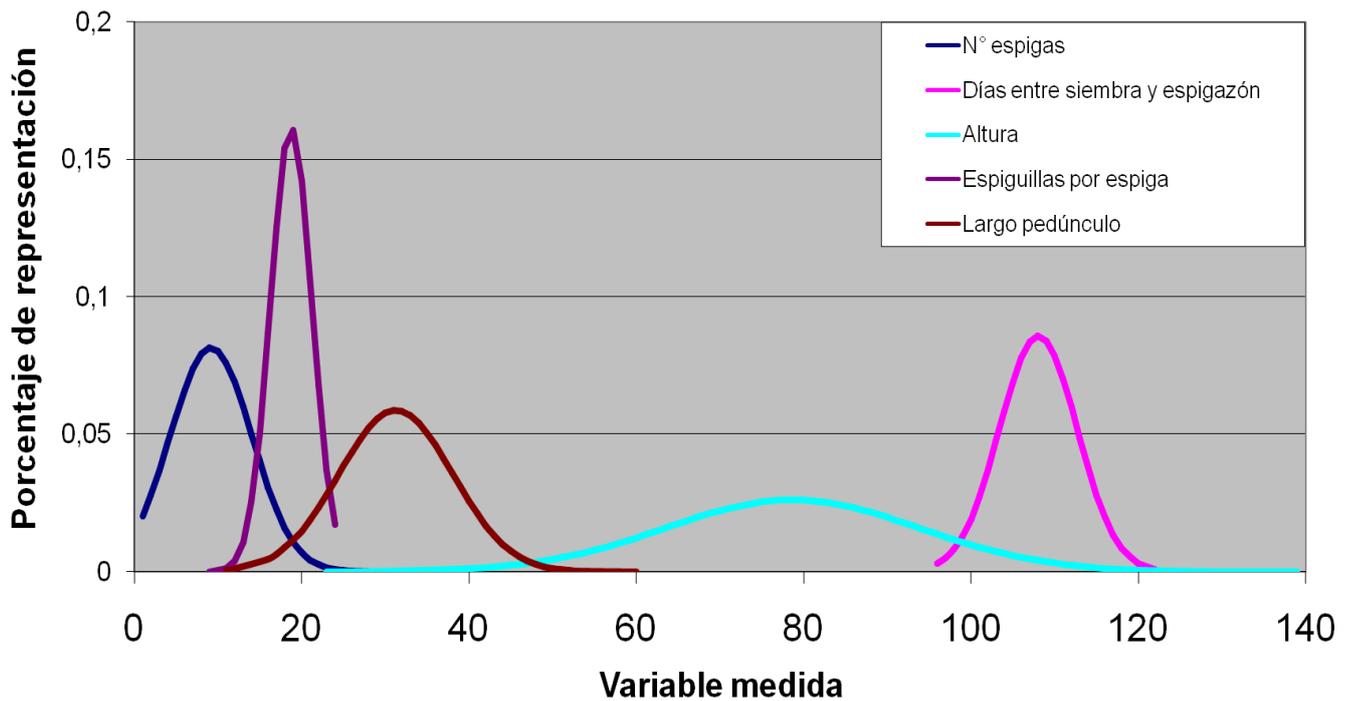


Figura 6: Gráfico comparativo para la dispersión de las variables en F2.

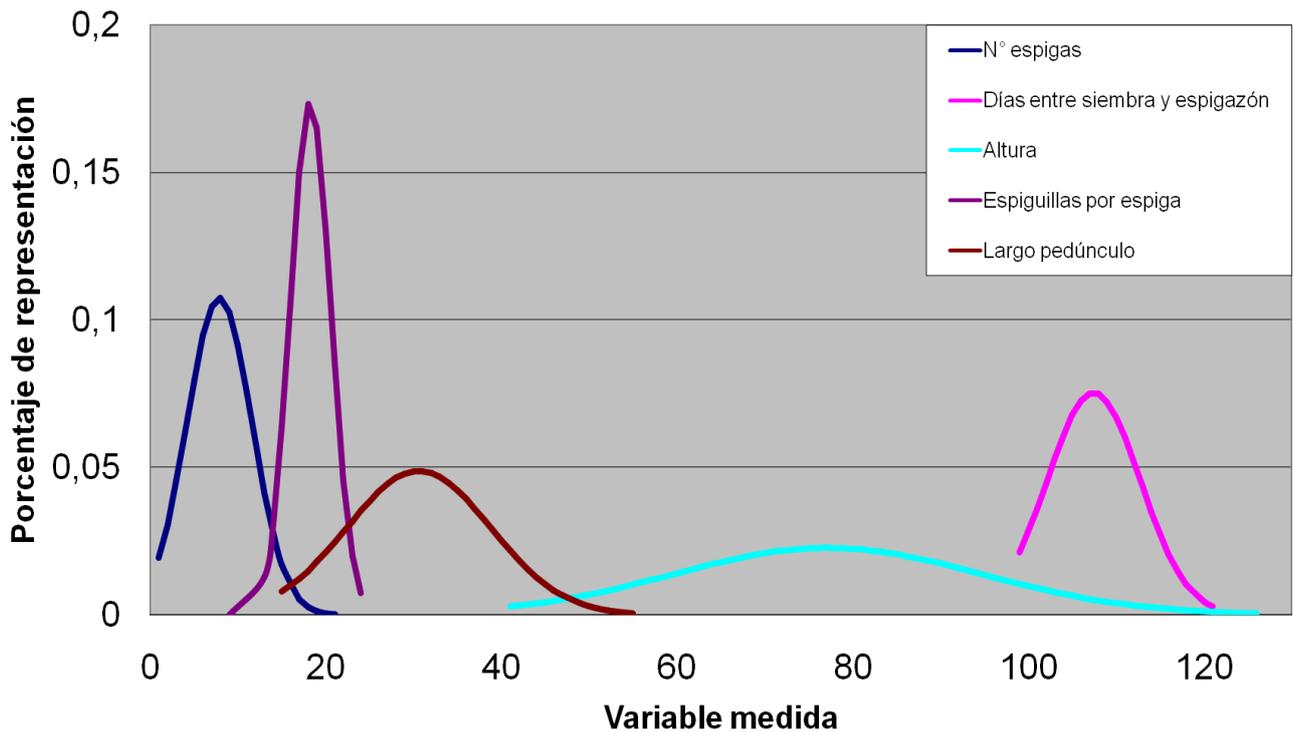


Figura 7: Grafico comparativo para la dispersión de las variables en F3.

- Relaciones entre las variables medidas.

F2	NEP	DSE	ALT	LP	NET	F3	NEP	DSE	ALT	LP	NET
NEP	1	0,31	4,80E-11	3,80E-06	1,20E-10	NEP	1	0,74	0,01	0,07	4,00E-03
DSE	0,05	1	0,06	5,60E-04	0	DSE	-0,02	1	0,81	0,04	3,10E-04
ALT	0,34	0,1	1	0	2,60E-03	ALT	0,17	-0,02	1	0	0,17
LP	0,25	0,18	0,81	1	1,20E-04	LP	0,13	-0,15	0,9	1	0,45
NET	0,37	0,65	0,18	0,22	1	NET	0,22	0,27	0,11	-0,06	1

Tabla 7: Correlación entre las variables en la F2 Y F3 según Pearson.

Número de espigas por planta (NEP). Fecha de espigazón (DSE, días). Altura de planta (ALT, cm). Largo de pedúnculo (LP, cm). Número de espiguillas totales por espiga (NET). Los coeficientes de correlación de Pearson se muestran en el triángulo inferior (amarillo), mientras que la significancia estadística (Valor p) se muestra en el triángulo superior. Los valores de P entre 0,05 y 0,01 son significativos, mientras que los valores de P menores a 0,01= altamente significativos.

Tanto en F2 como en F3 podemos observar una alta correlación (0,81 y 0,9 respectivamente) entre la altura y el largo del pedúnculo, con valores de p que indican

alta significancia (valor $p = 0$ en ambos casos). Esta correlación podría explicarse, debido a que la forma en la que los genes *Rht* influyen la altura de la planta, afecta también el largo del pedúnculo (por ejemplo, la insensibilidad a las giberelinas). Este resultado se corresponde con aquel expuesto en Bachir et al 2013, donde se halló una correlación de 0,86 entre la altura y el largo del pedúnculo.

La correlación entre NET y DSE fue elevada en F2 y media a baja en F3 (0,65 y 0,27, respectivamente) y altamente significativa en ambos casos. El largo del periodo comprendido entre la siembra y la espigazón (en días), se encuentra determinado por, al menos, dos genes: *Ppd-A1* (sensibilidad al fotoperíodo) y *Vrn-A1* (requerimientos de vernalización). Según Monticelli (2017), el alelo *Ppd-A1a* (GS-105), que confiere insensibilidad al fotoperíodo y un ciclo vegetativo más corto, estuvo principalmente asociado a mayores rindes, peso y número de granos por planta e índice de cosecha, entre otros. Sin embargo, en un ciclo más corto, el período donde se determina el número de espiguillas por espiga, comprendido entre la iniciación floral (doble arruga) y espiguilla terminal será de menor duración, resultando en un menor número de espiguillas por espiga. En las poblaciones F2 y F3 derivadas de la cruce BI Cumenay x Ítalo, se espera la segregación de un segundo alelo del gen *Ppd-A1* denominado GS-100. El parental Ítalo porta el alelo GS-100, delección mayor a GS-105 sobre la secuencia del gen, mientras que BI Cumenay posee la secuencia completa del gen.

Se observa una correlación media a baja entre el número de espigas por planta (NEP) y el número de espiguillas en la espiga principal (NET).

Según Bachir et al. (2013), la altura de las plantas muestra una correlación positiva y significativa con largo de la espiga (0,76), número de espiguillas por espiga (0,56) y número de granos por espiga (0,42). Asimismo, estos autores encontraron que la altura muestra una correlación negativa y altamente significativa con la fecha de espigazón (-0,71) y el número de macollos fértiles (-0,30) (). La correlación observada entre la altura de planta y el número de espiguillas por espiga en las poblaciones F2 y F3 evaluados en esta tesina fue menor a los valores reportados por Bachir et al. (2013)

Para analizar el efecto de dos variables de gran importancia como son la altura de planta y los días a espigazón, y su relación con otros componentes del rendimiento, las mismas se dividieron en tres grupos cada una, clasificando las líneas segregantes (RILs) en “altas”, “intermedias” y “bajas” (en el caso de la altura) o “precoces”,

“intermedias” o “tardías” (en el caso de los días a espigazón). De esta manera, se espera obtener relaciones como, por ejemplo, que plantas precoces, tienen más espigas o que aquellas más altas poseen un pedúnculo más elongado. Las diferencias estadísticas de las asociaciones antes ejemplificadas se establecieron mediante el test de Duncan, usando un nivel de significancia de 0,05.

- *Altura vs número total de espigas por planta.*

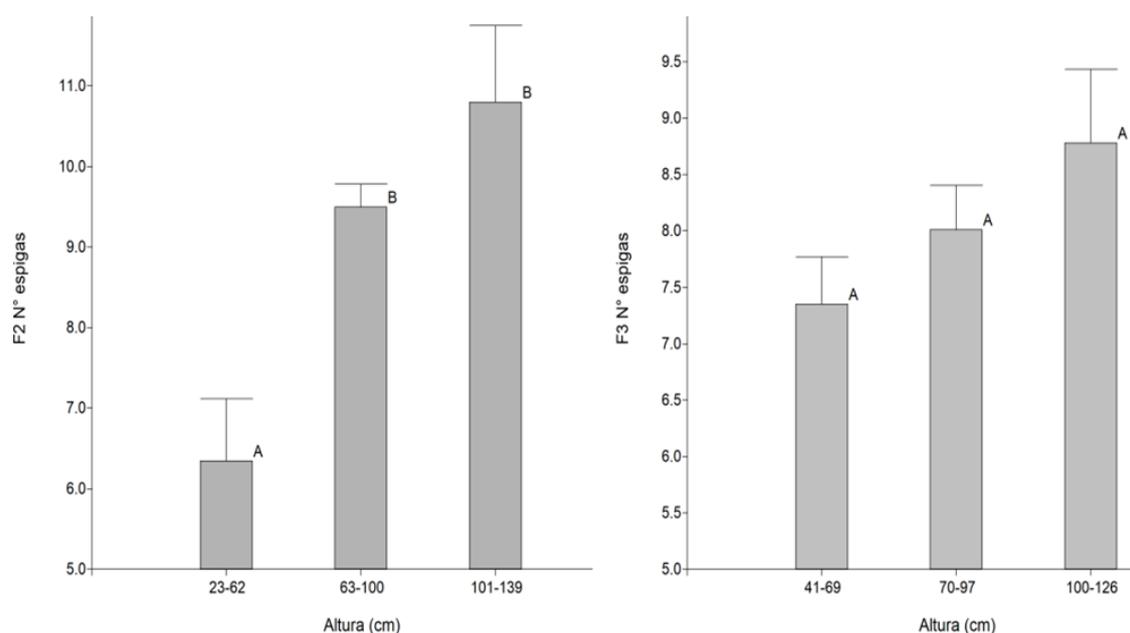


Figura 8: Relación entre el número de espigas totales por planta respecto a tres categorías de altura de planta en las poblaciones F2 y F3.

Se observó en la figura 8 que en el grupo de plantas más bajas (aquellas que midieron menos de 62 centímetros) poseen menor cantidad de espigas, promediando las 6,34 y 7,35 espigas por planta en F2 y F3, respectivamente. Sin embargo, esta diferencia solo fue estadísticamente significativa en la población F2 según el test de Duncan. En los grupos de plantas de altura intermedia y altas, a pesar de la asociación positiva entre las medias (9,49 espigas por planta para las de altura intermedia y 10,8 para la categoría de plantas altas), Duncan no arrojó diferencias significativas. Así mismo, en F3, no se encontraron diferencias significativas entre las 3 categorías de

altura para la cantidad de espigas por planta, a pesar de la tendencia de asociación positiva entre las medias.

Estos resultados son coherentes con la correlación altamente significativa encontrada (según Pearson) entre la altura y la cantidad de espigas por planta ($r= 0,34$ para F2 y $r= 0,17$ para F3).

- *Altura vs días transcurridos entre la siembra y la espigazón*

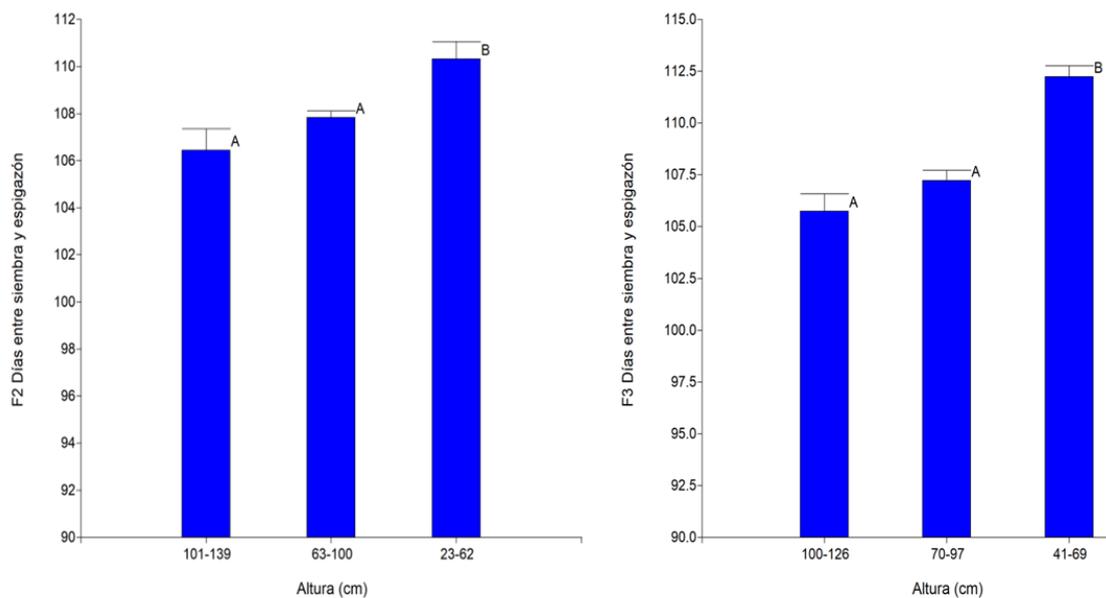


Figura 9: Relación entre los días transcurridos entre siembra y espigazón respecto a tres categorías de altura en las poblaciones F2 y F3 (BI Cumenay x Ítalo).

Al analizar la relación entre categorías de altura y los días entre siembra y espigazón (Figura 9), la tendencia indicó que trigos con menor altura tienen un mayor número de días hasta espigazón. Estos resultados se corresponden con los hallados por Bachir et al 2013. El test de Duncan encontró diferencias significativas solamente entre el estrato de menor altura y los dos restantes. Las diversas variantes (alelos) del gen o genes enanizante/s *Rht* generan cambios en otros componentes del rendimiento. Así, por ejemplo, aquellos que insensibilizan las plántulas a la acción de las giberelinas (gen *Rht-B1b* o el gen *Rht-D1b*), comprometen el crecimiento inicial, consecuentemente alargando el ciclo (Allan et al. 1962; Whan 1976; Rebetzke et al. 2001), mientras que las variantes *Rht8* y *Rht9*, enanizan sin afectar el largo de ciclo ni el crecimiento inicial. Por todo lo expuesto, es que podemos encontrar una relación

entre la altura y el largo del ciclo. Por otra parte, no conocemos la composición alélica para los genes *Ppd-A1*, *Vrn-A1* y otros relacionados al largo del ciclo presentes en cada línea F2 y F3 que podrían estar influyendo sobre este carácter.

- *Altura vs largo del pedúnculo.*

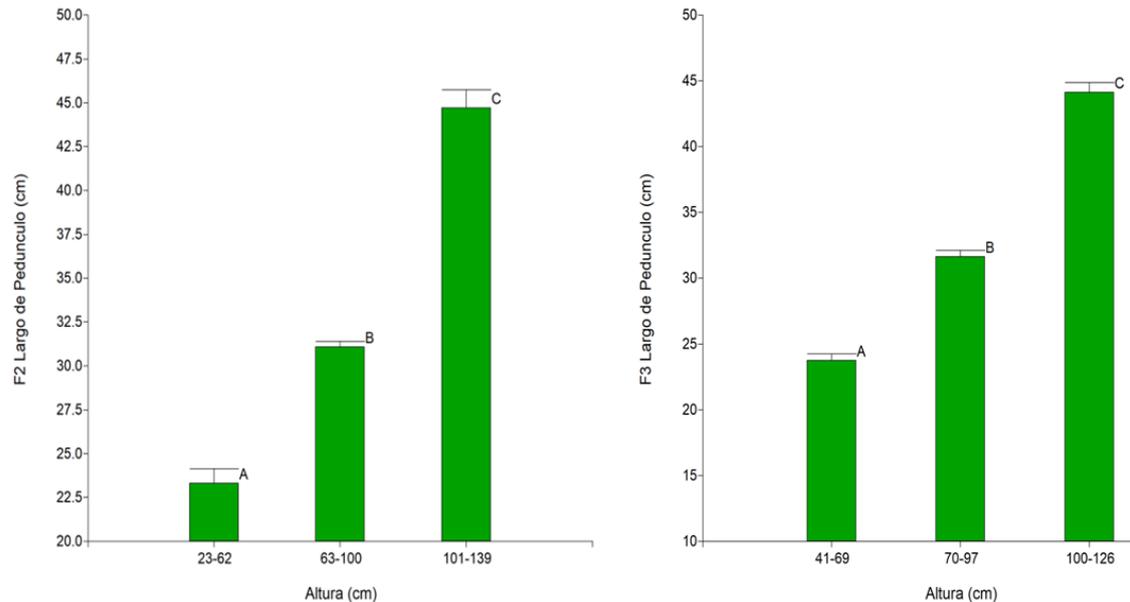


Figura 10: Relación entre el largo del pedúnculo respecto a tres categorías de altura en las poblaciones F2 y F3.

Por otra parte, como se desprende de la Figura 10, plantas con mayor altura, poseen un pedúnculo más largo. Este resultado coincide con aquel expuesto en Bachir et al. (2013), donde el gen *Rht5* produjo una correlación positiva significativa entre la altura y el largo del pedúnculo (0,86). Los genes *Rht* producen una reducción de la elongación celular del pedúnculo, lo que produce que la longitud del pedúnculo se reduzca, consecuentemente, se reduce la altura total de la planta (Rebetzke et al 2011; Wang et al 2014; Duan et al 2020).

Los valores de correlación de Pearson, estimados entre el largo del pedúnculo y la Altura de $r=0,81$ y $r=0,90$, para F2 y F3, respectivamente, coinciden con la relación entre las medias observada. Estos valores de correlación fueron altamente significativos.

- *Altura vs espiguillas totales en la espiga principal*

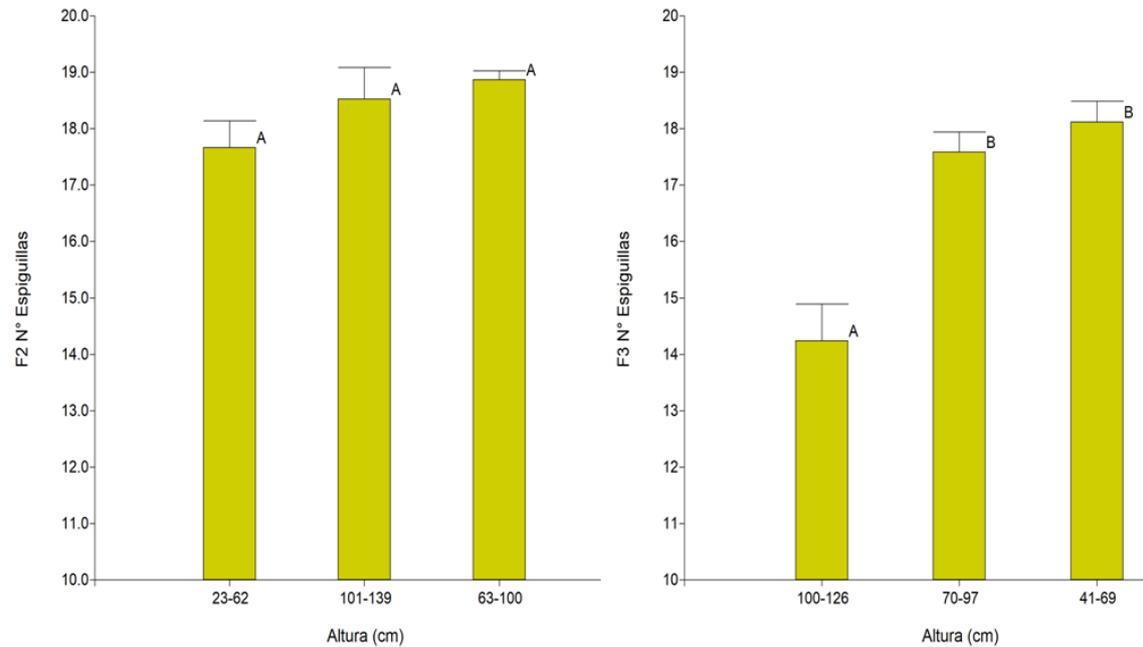


Figura 11: Relación entre el número de espiguillas por espiga, respecto a tres categorías de la altura en las poblaciones F2 y F3.

El número de espiguillas por espiga no arroja una relación significativa con las diferentes categorías de altura en la población F2. Sin embargo, en la población F3, el grupo de plantas más altas produjo espigas con una cantidad significativamente menor de espiguillas. Así mismo, como podemos ver en la figura 11, en F3 no hubo diferencias entre la categoría de plantas más bajas e intermedias, respecto de la cantidad de espiguillas por espiga. Esta relación tiene una tendencia similar a la encontrada por Roncallo et al. 2017 y opuesta a lo hallado en varios trabajos (Bhutto et. al. 2016; Jamali & Ali 2008), donde la altura presentó correlación positiva con la mayoría de los componentes del rendimiento. Este carácter suele cambiar su comportamiento con distintos ambientes y germoplasmas. No hay que perder de vista que en las F2 y F3 analizadas en esta tesina, los niveles de homocigosis son aún reducidos, por lo tanto, hay caracteres que todavía no se han estabilizado.

- *Días a espigazón vs altura.*

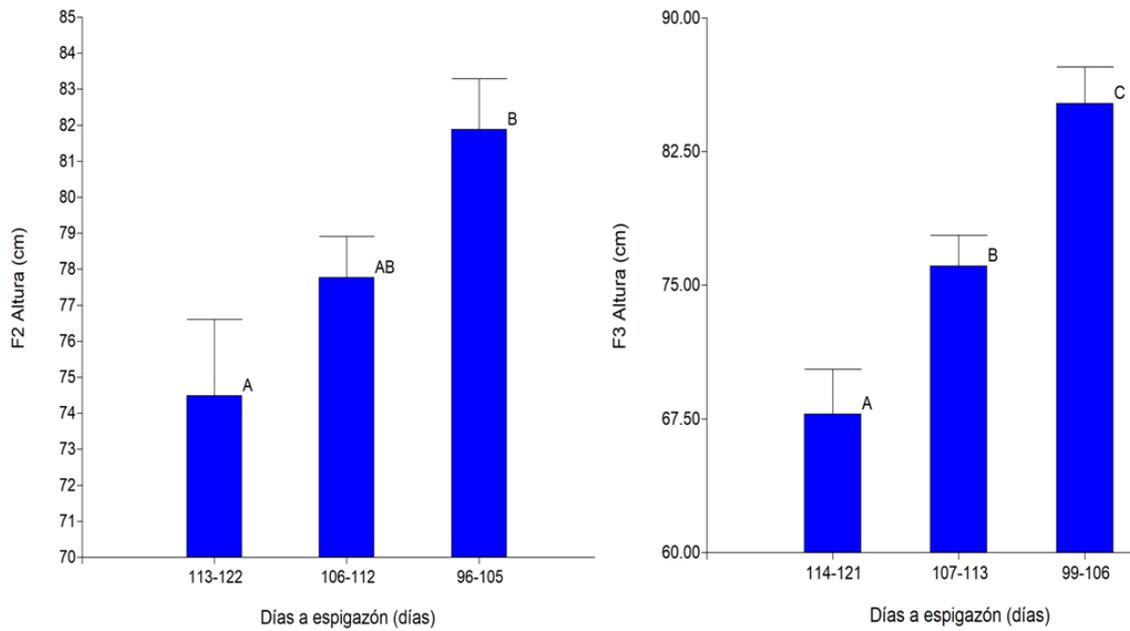


Figura 12: Relación entre la altura y tres categorías para los días entre siembra y espigazón para las poblaciones F2 y F3.

Para las poblaciones F2 y F3 de BI Cumenay x Ítalo, la altura mostró una clara tendencia (figura 12) a disminuir a medida que aumenta el número de días hasta espigazón. Se encontraron diferencias significativas para el DSE entre las medias de ALT para las 3 categorías establecidas. Este resultado fue similar al informado en Roncallo et al (2017).

- *Días a espigazón vs N° de espigas totales.*

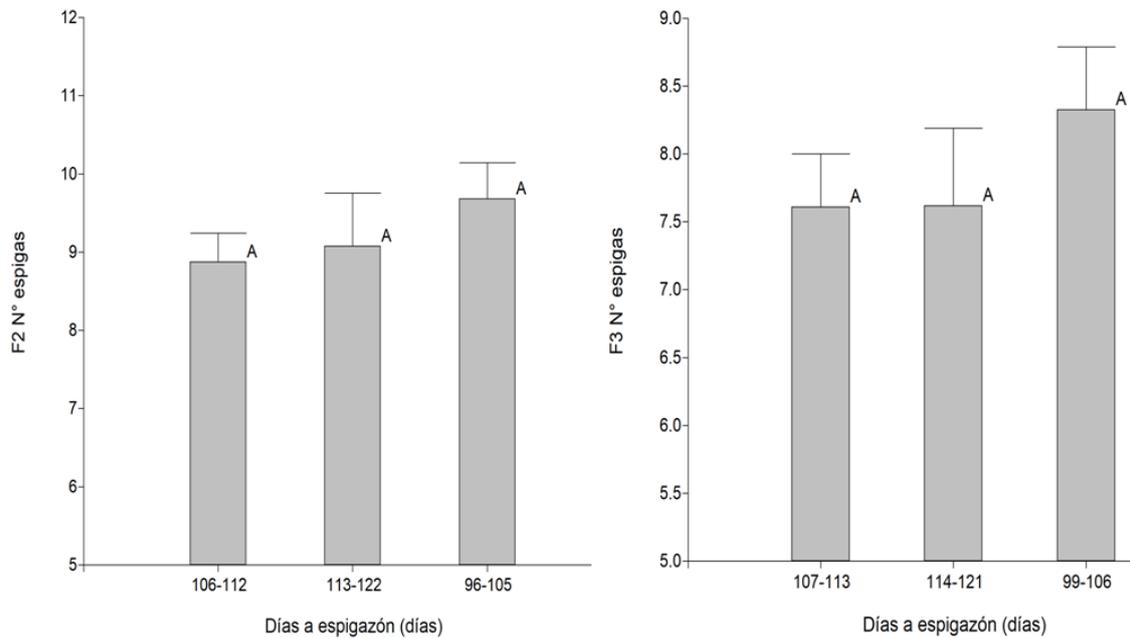


Figura 13: Relación entre el número de espigas y tres categorías para los días entre siembra y espigazón en las poblaciones F2 y F3.

Se observó con anterioridad a partir del análisis de correlación, que no existe relación significativa entre el número de espigas por planta y DSE (figura 13). En los gráficos de medias de DSE, tampoco se observó un efecto significativo de la fecha de espigazón sobre el número de espigas de las RILs. Los mismos resultados fueron obtenidos en Roncallo et al (2017). Puede observarse, sin embargo, una leve tendencia a aumentar el número de espigas mientras más se acorta el ciclo, aunque esta tendencia no es estadísticamente significativa según Duncan. Esto podría deberse a la expresión de un mayor desarrollo de macollos secundarios, luego de la aparición temprana de la espiga principal, pero no necesariamente existe una causa genética que afecte el número de tallos y espigas.

- *Días a espigazón vs largo del pedúnculo.*

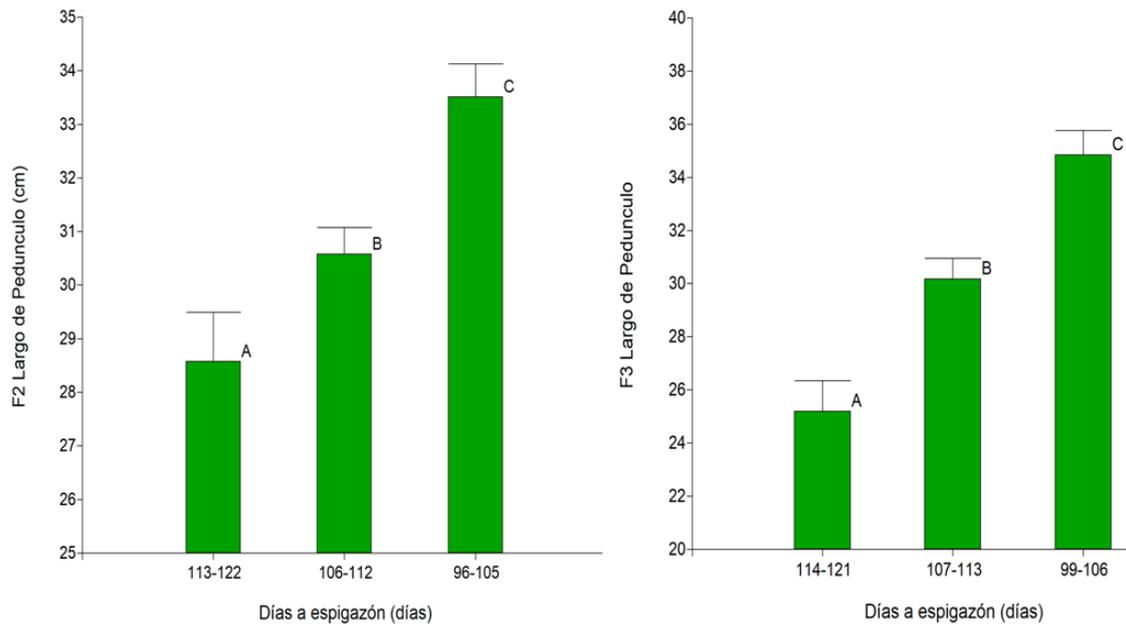


Figura 14: Relación entre el largo del pedúnculo y tres categorías para los días entre siembra y espigazón para las poblaciones F2 y F3.

Según el test de Duncan, las plantas con una fecha de espigazón (DSE) más tardía, tienden a tener los pedúnculos más cortos (figura 14). La tendencia es similar a la que se manifiesta con la altura, dado que, como hemos observado hasta aquí, el largo del pedúnculo y la altura se desarrollan de manera similar, debido a un control genético común. Los resultados coinciden con los expuestos en Roncallo et al (2017).

- *Días a espigazón vs espiguillas totales en la espiga principal.*

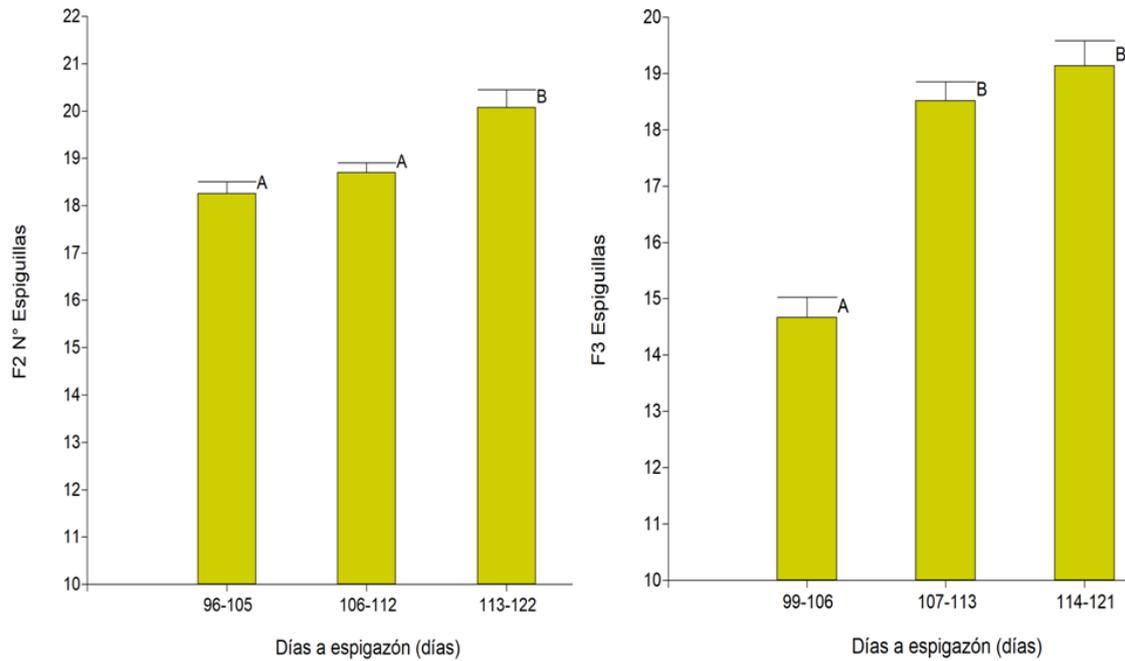


Figura 15: Relación entre el número de espiguillas en la espiguilla principal y tres categorías para los días entre siembra y espigazón para las poblaciones F2 y F3.

Al analizar el efecto de los tres grupos para DSE sobre el número de espiguillas por espiga, se observó en la figura 15 que un mayor valor de DSE aumenta el número de espiguillas en la espiga principal. El mayor número de espiguillas podría deberse al mayor tiempo de desarrollo entre el periodo de doble arruga y espiguilla terminal cuando la espiga se encuentra a nivel de la corona de la planta. Este periodo podría estar afectado por los genes de fotoperiodo y/o vernalización que segregan en las poblaciones F2 y F3 derivadas de la cruce BI Cumenay x Ítalo.

- *Heredabilidad y avance genético.*

Los valores de NEP y ALT poseen heredabilidades altas para la F2 y la F3, sin diferencias notables entre una filial y la otra. Sin embargo, para LP y NET, el incremento en la heredabilidad al pasar de F2 a F3 nos indicaría un carácter afectado por genes aditivos: al aumentar la homocigosis, con el avance de las filiales, aumenta el número de estos genes aditivos, resultando en un aumento de la heredabilidad.

Tabla 9: Heredabilidad de cada variable en F2 y F3

	DSE	NEP	ALT	LP	NET
Heredabilidad F2	100	95,82	93,9	49	50,9
Heredabilidad F3	100	92,73	95,4	64,74	75,86

El valor de heredabilidad de DSE resulta en 100, dado que, en la muestra de parentales, todas las repeticiones poseen el mismo valor de DSE, volviendo 0 la varianza de los parentales, y por lo tanto, reduciendo a una división entre varianzas fenotípicas idénticas según la fórmula de heredabilidad.

Conclusión

El estudio de dos poblaciones segregantes (F2 y F3) derivadas de la cruce entre BI Cumenay e Ítalo permitió analizar cómo se asocian entre sí variables que afectan al rendimiento del cultivo y estimar sus valores de heredabilidad. Fue posible en este trabajo determinar que un retraso en la fecha de espigazón produce un menor desarrollo de la altura de la planta y el largo del pedúnculo y aumenta el número de espiguillas por espiga en la espiga principal, sin un efecto claro sobre el número de espigas por planta. Además, entre las filiales F2 y F3 se observó que las líneas que mostraron la menor altura tuvieron un periodo hasta espigazón más extendido, siendo esta combinación contraria a las comúnmente observadas (semienanas-precoces o altas-tardías) mostrando un potencial para su estudio.

Bibliografía

- Abbate P, Andrade F, Lazaro L, Bariffi J, Berardocco H, Inza V, Marturano F. (1998). Grain yield increase in recent Argentine wheat cultivars. *Crop Sci.* 38:1203-1209.
- Adhiena M, Wassu M, Tadesse D. (2016). Estimation of Heritability and Genetic Advance of Yield and Yield Related Traits in Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.) Genotypes at Ofla District, Northern Ethiopia. *Int. J. Plant Breed. Genet.* 10:31-37.
- Allan RE, Vogel OA, Peterson CJ. (1962). Seedling emergence rate of fall-sown wheat and its association with plant height and coleoptiles length. *Agron J* 54: 347-350.
- Allard, RW (1960). Principles of Plant Breeding, pp: 96. John Willey and Sons, Inc. New York.

- Aziz T, Khalil IH, Hussain Q, Shah T, Ahmad N, Sohail A. (2018). Heritability and Selection Response for Grain Yield and Associated Traits in F₃ Wheat Populations. *Sarhad Journal of Agriculture*, 34(4): 767-774.
- Bachir GD, Liang C, Yin-Gang H. (2013). Agronomic traits affected by dwarfing gene *Rht5* in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Australian journal of crop science* 7(9): 1270-1276.
- Bhutto, A. H., Rajpar, A. A., Kalhoro, S. A., Ali, A., Kalhoro, F. A., Ahmed, M. & Kalhoro, N. A. (2016). Correlation and regression analysis for yield traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. *Natural Science*, 8(3), 96-104.
- Di Rienzo J, Casanoves F, Balzarini M, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW. (2010). Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar> .
- Duan, S; Zhao, S; Qiao, Y; Cui, C; Morgunov, A; Condon, A; Chen, L; Hu, Y (2020). GAR dwarf gene *Rht14* reduced plant height and affected agronomic traits in durum wheat (*Triticum durum*). *Field Crops Research* 248.
- Ellis MH, Spielmeier W, Gale KR, Rebetzke GJ, Richards RA. (2002). "Perfect" markers for the *Rht-B1b* and *Rht-D1b* dwarfing genes in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 105: 1038-1042.
- Ellis MH, Spielmeier W, Rebetzke GJ, Richards RA, Azaña F (2005). Molecular mapping of gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat. *Theor. Appl Genet* 111: 423-430.
- Ellis MH, Spielmeier W, Rebetzke GJ, Richards RA, Chandler P, Bonnett D. (2004). The effect of different height reducing genes on the early growth of wheat. *Functional plant biology* 31: 583-589.
- Evans LT. (1993). *Crop evolution, adaptation and yield*. Cambridge university press: Cambridge UK.
- Fellahi ZE-A, Hannachi A, Bouzerzour H, Dreisigacker S, Yahyaoui A, Sehgal D. (2017) Genetic analysis of morpho-physiological traits and yield components in F₂

- partial diallel crosses of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Rev. Fac. Nac. Agron. 70(3): 8237-8250.
- Hannachi A, Fellahi Z, Bouzerzour H and Boutekrabt A. (2013). Diallel-cross analysis of grain yield and stress tolerance-related traits under semi-arid conditions in Durum wheat (*Triticum durum*). Electronic Journal of Plant Breeding 4(1): 1027–1033.
- Iwaki K, Nishida J, Yanagisawa T, Yoshida H, Kato K (2002) Genetic analysis of Vrn-B1 for vernalization requirement by using linked dCAPS markers in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Theoretical and Applied Genetics 104: 571–576.
- Jamali, K. D., & Ali, S. A. (2008). Yield and yield components with relation to plant height in semi-dwarf wheat. Pak. J. Bot, 40(4), 1805-1808.
- Khan AS, Salim I and Ali Z. (2003). Heritability of Various Morphological Traits in Wheat. Int. J. Agri. Biol. 5(2): 138–140.
- Laghari KA, Sial MA, Arain MA, Mirbahar AA, Pirzada AJ, Dahot MU, Mangrio SM. (2010). Heritability studies of yield and yield associated traits in bread wheat. Pak. J. Bot., 42(1): 111-115.
- Lorenzetti R. (2000). Wheat science: the green revolution of Nazareno Strampelli. Journal of genetics and breeding: Rome, Italy.
- Mahmud I, Kramer HH. (1951). Segregation of yield, height and maturity following soybean crosses. Agron. J., 43: 605–6.
- Monticelli NA, Larsen AO, Miranda R, Achilli AL, Rodríguez MS, González L, Echenique V, Roncallo PF, Diaz Godoy PM, García G, Dreisigacker S. (2017). Análisis del efecto de genes mayores (*Rht-B1*, *Ppd-A1* y *Vrn-A1*) sobre los componentes del rendimiento en cultivares argentinos de trigo candeal. Simposio REDBIO Argentina. Bahía Blanca, Cerzos Conicet.
- Pugsley AT. (1971). A genetic analysis of the spring-wheat habit in wheat. Australian Journal of Agricultural Research 22: 21–23.
- Rebetzke GJ, Bonnett DG, Ellis MH (2012) Combining gibberellic acid-sensitive and insensitive dwarfing genes in breeding of higher-yielding, sesqui-dwarf wheats. Field Crops Research 127:17-25.

- Rebetzke GJ, Bonnett DG, Ellis MH, Apples R, Morrison AD, Richards RA, McDonald G, Spielmeier W. (2001). Quantitative trait loci on chromosome 4B for coleoptiles length and early vigour in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Aust J Agric Res* 52: 1221-1234.
- Rebetzke GJ, Richards RA, Fischer VM, Mickelson BJ. (1999). Breeding long coleoptile, reduced height wheats. *Euphytica* 106: 159-168.
- Rebetzke, GJ; Ellis, MH; Bonnett, DG; Condon, AG; Falk, D; Richards, RA (2011) The Rht13 dwarfing gene reduces peduncle length and plant height to increase grain number and yield of wheat. *Field Crops Research* 124: 323-331.
- Reynolds M, Foulkes MJ, Slafer GA., Berry P, Parry MAJ, Snape JW, Angus WJ (2009) Raising yield potential in wheat. Review. *Journal of Experimental Botany* 60(7):1899-1918.
- Roncallo PF, Achilli AL, Monticelli NA, Díaz Godoy PM, Rodríguez MS, Larsen AO, García G, González L, Miranda R, Dreisigacker S, Echenique V. Análisis del efecto de genes mayores (*Rht-B1*, *Ppd-A1* y *Vrn-A1*) sobre los componentes del rendimiento en cultivares argentinos de trigo candeal. SIMPOSIO REDBIO Argentina 2017. CERZOS-CONICET. Bahía Blanca, Buenos Aires, 11 a 13 de septiembre 2017.
- Roncallo PF, Larsen AO, Zaffora B, Monticelli NA, Diaz Godoy P, Rochón M, Cuestas JM, Gonzalez L, Jensen C, Campos P, Miranda R, Dreisigacker S, Echenique VC. Allelic variation in major genes (*Rht-B1*, *Ppd-A1* and *Vrn-A1*) and its effect on plant height, peduncle length and flowering/heading date in a durum wheat collection under field conditions. From Seed to Pasta & Beyond: A sustainable durum wheat chain for food security and healthy lives. 31 May to 3 June. Bologna, Italy. 2015
- Santra M, Santra DK, Rao VS, Taware SP, Tamhankar SA (2005) Inheritance of β -carotene concentration in durum wheat (*Triticum turgidum* L. ssp. *durum*). *Euphytica* 144: 215–221
- SIIA (Sistema Integrado de Información Agropecuaria). (2023). Título Disponible en: [http://www.siia.gov.ar/..](http://www.siia.gov.ar/)
- Velasco López, J. L. (2013). Segregación transgresiva en familias F2: 7 de triticale forrajero (X *Triticosecale* Wittmack) en diferentes ambientes del Norte de México.

- Wang, J; Liu, D; Guo, X; Yang, W; Zhang, A (2014). Expansin Genes Expressed Differentially in Peduncle Elongation of Near-Isogenic Wheat Rht Lines. *Journal of Integrative Agriculture* 13: 2091-2101.
- Whan BR. (1976). The association between coleóptile length and culm length in semi-dwarf and standart wheat. *J aust Inst Agric Sci* 42: 194-196.
- 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.
- Worland AJ, Korzun V, Roder MS, Ganal MW, Law CN (1998) Genetic analysis of the dwarfing gene *Rht8* in wheat. Part II. The distribution and adaptive significance of allelic variants at the *Rht8* locus of wheat as revealed by microsatellite screening. *Theoretical and Applied Genetics* 96: 1110–1120.
- Wyman E. Nyquist Ph.D. & R.J. Baker Ph.D. (1991) Estimation of heritability and prediction of selection response in plant populations, *Critical Reviews in Plant Sciences*, 10:3, 235-322, DOI: [10.1080/07352689109382313](https://doi.org/10.1080/07352689109382313)
- 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: 1677-86.
- 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.