



FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS  
UNIVERSIDAD NACIONAL DE ROSARIO

**Coefficiente de fertilidad de la espiga en trigo (*Triticum aestivum* L): Determinación de la heredabilidad en poblaciones de haploides duplicados adaptadas al norte de Buenos Aires**

**Luciana Noemi Gazaba**

TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE MAGISTER EN GENÉTICA VEGETAL

DIRECTORA: González Fernanda Gabriela

CO- DIRECTOR: Arisnabarreta Dupuy Sebastián

AÑO 2018

**Coeficiente de fertilidad de la espiga en trigo (*Triticum aestivum* L): Determinación de la heredabilidad en poblaciones de haploides duplicados adaptadas al norte de Buenos Aires.**

Luciana N. Gazaba

Ingeniera Agrónoma- Universidad Nacional del Noroeste de la Provincia de Buenos Aires- UNNOBA.

Esta Tesis es presentada como parte de los requisitos para optar al grado académico de Magister en Genética Vegetal, de la Universidad Nacional de Rosario y no ha sido previamente presentada para la obtención de otro título en ésta u otra Universidad. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en la EEA Pergamino INTA (Buenos Aires) y EEA Marcos Juárez (Córdoba), durante el período comprendido entre Junio 2015 a Abril 2016, bajo la dirección de la Dra. Fernanda G. González. Para obtener resultados de heredabilidad más robustos también se utilizan datos obtenidos en experimentos previos (años 2012 y 2013) provenientes de proyectos dirigidos también por la Dra. Fernanda G. González.

Nombre y firma del Maestrando: Luciana N. Gazaba

Nombre y firma del Director: Fernanda G. González

Nombre y firma del Co – Director: Sebastián Arisnabarreta Dupuy

Defendida: .....de 20\_\_.

## Agradecimientos

A Hernán, mi compañero, que no dejó que me dé por vencida y ayudó incondicionalmente en este proceso.

A Fernanda y Sebastián, por su dedicación, charlas y enseñanzas. Por su mirada crítica y su exigencia continua.

A Nicole Pretini e Ignacio Terrile de la EEA INTA Pergamino y Guillermo Donaire de la EEA INTA Marcos Juárez por la ayuda en la realización de los ensayos.

A mis compañeros y amigos que la cursada brindó, que no dejaron nunca de apoyarme.

Y, por último y no por ello menos importante, a esta casa de altos estudios, por darme esta oportunidad. A sus docentes y no docentes, por dar todo lo necesario para que los maestrandos tengamos la posibilidad de seguir desarrollándonos académicamente.

A todos ustedes, ¡gracias!

## **Dedicatorias**

A Nahuel, Val y Chiqui que supieron respetarme y acompañarme en el proceso.

## Publicaciones a congresos

- Coeficiente de fertilidad de la espiga en trigo (*Triticum aestivum* L): determinación de la heredabilidad en poblaciones de haploides duplicados adaptadas al norte de Buenos Aires. VIII Congreso Nacional de Trigo, VI Simposio de Cereales de Siembra otoño invernal, II Encuentro del Mercosur. Gazaba, L, Pretini, N, Terrile, I, Arisnabarreta, S, González, F. 14-16 Setiembre, Pergamino, Buenos Aires, Argentina.

## Índice

Abreviaturas .....	8
Resumen.....	10
Abstract.....	12
<b>1</b> Introducción	
<b>1.1</b> Contexto general.....	14
<b>1.2</b> Generación del rendimiento.....	15
<b>1.3</b> Utilización de atributos eco-fisiológicos en mejoramiento genético: El CFE como atributo promisorio en el norte de Buenos Aires.....	17
<b>2</b> Objetivos .....	19
<b>2.1</b> Objetivo General.....	19
<b>2.2</b> Objetivo específicos .....	19
<b>3</b> Hipótesis .....	19
<b>4</b> Materiales y métodos.....	20
<b>4.1</b> Condiciones generales .....	20
<b>4.2</b> Mediciones y variables de respuesta.....	20
<b>4.3</b> Diseño y análisis estadístico.....	21
<b>5</b> Resultados.....	23
<b>5.1</b> Caracterización de las poblaciones .....	25
<b>5.1.1</b> Baguette 19 x BioINTA 2002- Peso seco de espiga en antesis (PSEai), Número de flores fértiles por espiga ( $FF\ E_i^{-1}$ ) y Coeficiente de fertilidad de la espiga en antesis (CFEai) .....	25
<b>5.1.1.1</b> Valores observados y dispersión de los mismos.....	25
<b>5.1.1.2</b> Distribuciones poblacionales, posición de los padres y segregación.....	25
<b>5.1.2</b> Baguette 11 x BioINTA 2002- Peso seco de espiga en antesis (PSEai), Número de flores fértiles por espiga ( $FF\ E_i^{-1}$ ) y Coeficiente de fertilidad de la espiga en antesis (CFEai) .....	29

5.1.2.1	Valores observados y dispersión de los mismos.....	29
5.1.2.2	Distribuciones poblacionales, posición de los padres y segregación.....	29
5.1.3	Baguette 19 x BioINTA 2002- Peso seco de Chaff en cosecha ( $Chaff E_i^{-1}$ ), Número de granos por espiga ( $NG E_i^{-1}$ ) y Coeficiente de fertilidad de la espiga en cosecha ( $CFE_{ci}$ ) .....	32
5.1.3.1	Valores observados y dispersión de los mismos.....	32
5.1.3.2	Distribuciones poblacionales, posición de los padres y segregación.....	32
5.1.4	Baguette 11 x BioINTA 2002- Peso seco de Chaff en cosecha ( $Chaff E_i^{-1}$ ), Número de granos por espiga ( $NG E_i^{-1}$ ) y Coeficiente de fertilidad de la espiga en cosecha ( $CFE_{ci}$ ) .....	36
5.1.4.1	Valores observados y dispersión de los mismos.....	36
5.1.4.2	Distribuciones poblacionales, posición de los padres y segregación.....	36
5.2	Coeficiente de fertilidad de la espiga: relación en antesis y cosecha, el impacto del aborto.....	40
5.3	Partición de suma de cuadrado (SC) y heredabilidad .....	43
6	Discusión.....	45
7	Conclusión.....	48
8	Bibliografía .....	49

## Abreviaturas

°C: grados centígrados  
ANVA: Análisis de la varianza  
B11: Baguette 11  
B19: Baguette 19  
B2002: BioINTA2002  
ca: abreviatura de la expresión latina “circa”, alrededor  
CFE: Coeficiente de fertilidad de la espiga  
CFEa: Coeficiente de fertilidad de la espiga en antesis  
CFEc: Coeficiente de fertilidad de la espiga en cosecha  
CFEf: Coeficiente de fertilidad de la espiga según Fisher  
Chaff  $Ei^{-1}$ : Chaff por espiga  
com pers: Comunicación personal  
CV: Coeficiente de variación  
DE: Desvío estándar  
ec: Ecuación  
e.g.: Abreviatura de la expresión latina “exempli gratia”, por ejemplo.  
FAO: (Food and Agriculture Organization of the United Nations) Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura  
FF  $Ei^{-1}$ : Flores fértiles por espiga  
F.V.: Fuente de variación  
g: gramo  
 $h^2$ : Heredabilidad en sentido estricto  
ha: hectárea  
i.e.: abreviatura de la expresión latina “id est”, es decir.  
 $m^2$ : metro cuadrado  
M: valores medios de la población  
Max: valor máximo  
Min: valor mínimo  
mill: millones  
 $MJ\ m^2\ dia^{-1}$ : Mega-Joules por metro cuadrado por día  
mm: milímetros  
n: número de individuos estudiados de una población  
 $n^\circ$ : número  
NG: número de granos  
NG  $Ei^{-1}$ : número de granos por espiga  
P: “p-value”, valor probabilístico  
PG: peso del grano  
PCE: período de crecimiento de las espigas  
PBE: partición de biomasa a las espigas  
PSEa: Peso seco de la espiga en antesis  
r: valor del coeficiente de correlación  
resp.: respectivamente  
t: tonelada  
TCE: tasa de crecimiento de las espigas  
TCC: tasa de crecimiento del cultivo  
vs.: versus

W: test de normalidad Shapiro-Wilks modificado

## Resumen

El coeficiente de fertilidad de la espiga a cosecha (CFEc) ha sido identificado como carácter promisorio para mejorar el rendimiento potencial en trigo en el norte de la provincia de Buenos Aires, dada su alta relación con el número de granos generados por unidad de área. El CFEc puede comprenderse como el producto entre dos características: el número de flores fértiles establecidas por unidad de peso seco de espiga en antesis (CFEa) y el cuaje de granos (1 - aborto de flores fecundadas). El presente trabajo tuvo como objetivo determinar la heredabilidad en sentido estricto de los atributos CFEa y CFEc de forma de estimar su posible uso como carácter de selección en mejoramiento genético. También pretendió profundizar el entendimiento de las bases fisiológicas del CFEc, estudiando su relación con el CFEa y el impacto del aborto en dicha relación. Para ello se trabajó con dos poblaciones de haploides duplicados, Baguette 19 x BioINTA 2002 (B19 x B2002) y Baguette 11 x BioINTA 2002 (B11 x B2002), que fueron específicamente diseñadas para estudiar el carácter bajo estudio dado que los padres son contrastantes para dicha característica (los Baguette presentan alto CFEc y B2002 bajo CFEc). Se realizaron experimentos a campo bajo condiciones potenciales (sin limitantes hídricas, ni nutricionales y con control de enfermedades y plagas) en la EEA Pergamino y EEA Marcos Juárez de INTA durante el año 2015. En el año 2016 se llevó a cabo la contra-estación de la población B19 x B2002 en macetas bajo invernáculo. Se adicionaron datos de dos campañas previas (2012 y 2013) realizadas a campo en la EEA Pergamino, también bajo condiciones potenciales. Se midieron el número de flores fértiles por espiga en antesis ( $FF E_i^{-1}$ ), el peso seco de la espiga en antesis ( $PSE_{E_i}$ ), el número de granos por espiga a cosecha ( $NG E_i^{-1}$ ) y el peso del chaff por espiga en cosecha (peso de la espiga no-grano en cosecha,  $Chaff E_i^{-1}$ ). El  $CFE_{c_i}$  se estimó como la relación entre el  $NG E_i^{-1}$  y el peso  $Chaff E_i^{-1}$ , y el  $CFE_{a_i}$  se calculó como la relación entre el  $FF E_i^{-1}$  y el  $PSE_{E_i}$ . Todos los caracteres mostraron una segregación transgresiva por encima y por debajo de los padres en las dos poblaciones. La media poblacional del  $CFE_{a_i}$  osciló entre 94 y 149 flores fértiles  $g^{-1}$  para la población B19 x B2002 y entre 97 y 152 en B11 x B2002. Para el  $CFE_{c_i}$  los valores medios poblacionales oscilaron entre 70 y 135 granos  $g\ chaff^{-1}$  para B19 x B2002 y entre 84 y 114 granos  $g\ chaff^{-1}$  para B11 x B2002. Si bien el aborto y/o el crecimiento de la espiga pos-antesis desviaron en mayor o menor medida la relación entre el  $CFE_{c_i}$  y el  $CFE_{a_i}$  de la línea 1:1; la correlación entre ambos fue positiva, con valores de  $r$  entre 0,29 y 0,54 ( $P < 0,01$ ), dependiendo de la población y el ambiente. Esta tesis muestra por primera vez esta relación entre  $CFE_{c_i}$  y  $CFE_{a_i}$ , permitiendo concluir que a pesar del aborto y del crecimiento pos-antesis de la espiga la eficiencia reproductiva está determinada en gran medida en el momento de la antesis. El ambiente explicó la mayor proporción de la variación total (ca. 80 a 60%)

observada en el CFEai y CFECi en ambas poblaciones (exceptuando B11 x B2002 -CFECi donde sólo explicó un 27% de la variación). La interacción ambiente x línea no fue siempre significativa, varió de acuerdo a la población y ambientes estudiados, explicando como máximo un 13% de la variación total observada en ambos caracteres. Las líneas difirieron significativamente en ambas poblaciones y en todos los ambientes ( $P < 0,0001$ ) explicando entre un 6 y 28% de la variación observada. La heredabilidad en sentido estricto fue muy alta en las dos poblaciones, variando entre 0,57 y 0,67 para el CFEai, y entre 0,56 y 0,78 para el CFECi. Considerando estos valores de heredabilidad y la segregación transgresiva positiva se puede concluir que estos dos atributos son promisorios para realizar selección indirecta en mejoramiento analítico de trigo. La identificación y validación de QTLs asociados a dichos caracteres facilitaría el uso efectivo de estos atributos en programas de mejoramiento.

## Abstract

The fruiting efficiency at harvest (FEc; grain number per gram of non-grain spike biomass) has been identified as a promising trait to improve wheat yield potential in the north of Buenos Aires province, as it is highly associated with grain number produced per unit area. This character could be understood as the product of the number of fertile florets by unit of spike dry weight at anthesis (FEa) and grain set (1 – abortion). The present study aimed to determine (i) the narrow sense heritability of FEc and FEa to estimate their potential use for indirect selection in breeding and (ii) the correlation between both traits and the impact of abortion in this relation. Two double haploid populations, Baguette 19 x BioINTA 2002 (B19 x B2002) and Baguette 11 x BioINTA 2002 (B11 x B2002), that were particularly designed to study these traits by crossing parental lines with contrasting FEc (the two Baguette have high FEc and BioINTA 2002 low FEc) were used. During 2015, two experiments were carried out under potential growth conditions (weed and diseases free and no water or nutritional limitations) at the Pergamino and Marcos Juárez Research Station of INTA. In 2016, the B19 x B2002 population was sown in pots under glass-house during the summer – fall season. Data collected previously, during 2012 and 2013, from experiments under potential growth conditions at Pergamino Research Station of INTA, were added to the analyses. The measured variables were the number of fertile florets per spike ( $FFS^{-1}$ ), the spike dry weight at anthesis (SDWa), the grain number per spike ( $GN S^{-1}$ ) and the gram of non-grain spike biomass at harvest (Chaff  $S^{-1}$ ). The FEc was estimated as the relation between  $GN S^{-1}$  and Chaff  $S^{-1}$ , while the FEa was calculated as the relation between  $FF S^{-1}$  and SDWa. All measured characters showed transgressive segregation, with values higher and lower than the parental lines. The population FEa average ranged from 94 to 149 fertile florets  $g^{-1}$  for B19 x B2002 and from 97 to 152 for B11 x B2002. The FEc values expressed by B19 x B2002 population ranged from 70 to 135 grains  $g^{-1}$  and from 84 to 114 grains  $g^{-1}$  for B11 x B2002. Despite the abortion and/or post anthesis spike growth deviated the relationship between the FEa and FEc from the 1:1 line, their correlation was positive with  $r$  values from 0,29 to 0,54 ( $P < 0,01$ ), depending on the population and environment. This thesis showed by the first time the relationship between these two characters, suggesting that in spite of abortion and post-anthesis spike growth, the fruiting efficiency is mainly determined at anthesis. The environment explained a big proportion (ca. 80 a 60%) of total variation observed in FEa and FEc in both population (except for B11 x B2002 - FEc where only 27% of the variation was explained). The environment x line interaction was not always significant, explaining at most 13% of the total variation observed in both characters. The lines differed among them ( $P < 0.0001$ ) within each population in all environments, explaining 6 to 28% of the total variation observed in both traits. The narrow sense heritability was high in both populations, ranging from 0.57 to 0.67 for FEa and from 0.56 to 0.78 for FEc. Considering this heritability values and the positive transgressive segregation, it is possible

to conclude that both traits are promising for indirect selection in wheat analytical breeding. The identification and validation of QTLs associated to these characters would help to the effectively use of these traits in breeding programs.

## 1. Introducción

### 1.1 Contexto general

El trigo es un cultivo ancestral que ha sido sembrado y sometido a mejoramiento por el hombre desde el inicio de la agricultura. En la actualidad, se encuentra dentro de los diez cultivos más producidos a nivel mundial (FAO, 2016, [www.fao.org](http://www.fao.org)). Su aporte calórico en la dieta humana es del 20% y, por lo tanto, su producción es clave para asegurar un estándar razonable de seguridad alimentaria (Reynolds *et al.*, 2012). En los próximos 35 años, su producción mundial, deberá incrementarse un 50% respecto a los actuales volúmenes para cubrir la demanda de alimentos asociada al incremento poblacional y a la mejora en la calidad de las dietas (Hall y Richards, 2013). Dicho aumento de producción podría lograrse, en teoría, incrementando el área sembrada y/o aumentando el rendimiento alcanzado por los productores.

El área mundial ocupada con trigo ya superaba las 200 mill ha hace poco más de medio siglo (1961) (FAO, 2016). Desde entonces, la superficie destinada al cultivo se mantuvo sin mayores variaciones ( $221 \pm 8,18$  mill ha). A pesar de ello, la producción mundial, aumentó a una tasa elevada desde los años 70' ( $11,6$  mill t año<sup>-1</sup>) para declinar a casi la mitad ( $6,26$  mill t año<sup>-1</sup>) a partir de 1991, totalizando en la actualidad 729 mill t (FAO, 2016). Esta tendencia es consecuencia de las variaciones en la ganancia de rendimiento alcanzado, que cayó de  $49$  kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> a  $33$  kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> comparando los períodos 1970-1990 vs. 1991-2014 (FAO, 2016). Los principales esfuerzos para incrementar la producción mundial, deben concentrarse en seguir mejorando el rendimiento alcanzado ya que, el área sembrada se encuentra estabilizada, e intentar ampliarla implicaría utilizar áreas de alta susceptibilidad a la degradación (Andrade, 2011). Sin embargo, la expectativa de alcanzar dicha meta es escasa ante un escenario de desaceleración de la ganancia de rendimiento a nivel mundial (caída de 34% entre períodos pre y post 1990/91).

En Argentina, el incremento del área destinada a trigo creció desde las 3,7 mill ha en 1970 hasta las 7 mill ha en 1996 (aunque con grandes variaciones interanuales), copiando la producción dicho incremento, creció de 4,9 a 16 mill t. A partir de allí, la superficie de trigo cayó en forma sostenida hasta promediar las 3,6 mill ha (2015/16, [www.agroindustria.gob.ar](http://www.agroindustria.gob.ar)), una tendencia atribuible, principalmente, a las regulaciones del mercado de exportación durante los últimos años del período. La ganancia en rendimiento alcanzado ( $34,7$  kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>, 1970-2014, FAO, 2016) permitió sostener en parte la producción, la cual promedió las 10,3 mill t en 2015/2016, con rendimiento promedio de  $2,9$  t ha<sup>-1</sup> ([www.agroindustria.gob.ar](http://www.agroindustria.gob.ar)). En el contexto actual, como consecuencia de la eliminación de los aranceles de exportación sobre el precio del cereal, el cultivo incrementó su superficie cosechada a 4,3 mill ha durante la última campaña, llevando la producción a 12,5

mill t con similar rendimiento alcanzado ([www.agroindustria.gob.ar](http://www.agroindustria.gob.ar)). Dado que el consumo interno de Argentina es cercano a las 6 mill de t, la producción por encima de ese valor incrementa los excedentes de exportación que, asociado a la búsqueda de nuevos mercados, permite incrementar los ingresos de divisas al país. En términos potenciales, con los valores de rendimiento alcanzado actual, Argentina podría producir 18,8 mill t si lograra alcanzar los valores históricos de 6,5 mill ha de producción. Para superar dicho valor debiera mejorarse el rendimiento alcanzado por el productor.

Existen dos vías para mejorar los rendimientos alcanzados a campo: i) disminuir la brecha entre el rendimiento logrado y el potencial, y ii) mejorar el rendimiento potencial (i.e. rendimiento de un cultivar adaptado creciendo sin limitaciones hídricas ni nutricionales y sin estreses bióticos, Evans *et al.*, 1993), dado que éste se expresa en ambientes óptimos y sub-óptimos (Fischer, 1984; Calderini y Slafer, 1998; Slafer y Araus, 2007; Fischer, 2007; Reynolds *et al.*, 2009; Fischer y Edmeades, 2010). La brecha de rendimiento a nivel mundial es cercana al 48% (Fischer *et al.*, 2014), mientras que en Argentina oscila entre 60 y 20%, dependiendo del área de cultivo (Aramburu Merlos *et al.*, 2015). Si bien es posible mejorar el rendimiento alcanzado disminuyendo dichas brechas, los resultados indican que se estaría cerrando a una tasa muy lenta, 0,2% por año, debido a la compleja necesidad de optimizar diferentes tecnologías (Fischer *et al.*, 2014). Frente a ello, incrementar los rendimientos alcanzados a través de mejorar el rendimiento potencial se presenta como prioritario (Fischer *et al.*, 2014).

Desde el inicio de su producción, el mejoramiento de trigo se ha basado en la selección empírica del rendimiento *per se*. Si bien dicha selección ha sido exitosa, en los últimos años se han observado tasas de ganancia genética cercanas al 1% (Argentina-Abbate *et al.*, 1998; México- Sayre *et al.*, 1997; Reino Unido-Shearman *et al.*, 2005) o inferior (0,3-0,6% por año durante los últimos 30 o 20 años- Fischer y Edmeades, 2010). De hecho, en ciertos países se reportan estabilizaciones en el rendimiento de trigo en los últimos años (India-Joshi *et al.*, 2007; Finlandia-Peltonen-Saino *et al.*, 2009; Dinamarca-Francia-Holanda-Suiza-Reino Unido-Brisson *et al.*, 2010) adjudicadas en parte a falta de ganancia genética en rendimiento potencial. La complejidad del carácter y la falta de conocimiento y herramientas útiles, ya sean fisiológicas y/o genéticas, con aplicabilidad real en los programas de mejora (Snape y Moore, 2007), dificultan la utilización de mejoramiento fisiológico (Araus *et al.*, 2008) y/o de selección asistida por marcadores. Comprender las bases fisiológicas y genéticas de los atributos que definen el rendimiento en el ambiente objetivo de mejora ayudaría a identificar atributos promisorios que puedan usarse en selección indirecta, permitiendo mejorar la tasa de ganancia genética (Slafer, 2003).

## 1.2 Generación del rendimiento

El rendimiento del cultivo de trigo puede dividirse en dos grandes componentes: el número de granos por metro cuadrado (NG) y el peso del grano (PG). El mejoramiento del rendimiento potencial durante la segunda mitad del siglo pasado, fue logrado a expensas de aumentos en el número de granos  $m^{-2}$ , sin una tendencia clara en el peso de los mismos (Austin *et al.*, 1980; Siddique *et al.*, 1989; Slafer y Andrade, 1991; Slafer *et al.*, 1994; Calderini *et al.*, 1995). Más recientemente, unos pocos trabajos han reportado aumentos en el peso de los granos en los cultivares más modernos como causa del incremento en el rendimiento potencial (e.g. Sur de Australia, Sadras y Lawson, 2011). Sin embargo, dado que las limitaciones en el llenado de granos post antesis parecieran ser aún bajas (Miralles y Slafer, 1995; Borrás *et al.*, 2004; Acreche y Slafer, 2006, Gonzalez *et al.*, 2014), las principales alternativas para continuar incrementando el rendimiento potencial del cultivo se concentran mayoritariamente en lograr nuevos incrementos del número de granos (Foulkes *et al.*, 2011).

Desde el punto de vista numérico, el NG está altamente correlacionado al número de macollos producidos por unidad de superficie. Los distintos cultivares de trigo pueden diferir en el número de macollos producidos (e.g. Shearman *et al.*, 2005; González *et al.*, 2011a) y la productividad de esos macollos puede cambiar de acuerdo al tamaño de la espiga (e.g. Gaju *et al.*, 2009) y tipo de macollo (primario, secundario o terciario) (Xu *et al.*, 2015). Las diferencias de productividad de los macollos se deben a la fertilidad de las espiguillas, la cual está altamente asociada al NG (Xu *et al.*, 2015). Desde el punto de vista eco-fisiológico, el NG se define principalmente en el período previo a antesis (Fischer, 1975; 1985), cuando las espigas están en activo crecimiento acumulando más del 95% de su peso seco sin grano. Durante este período se diferencian entre 6 a 12 primordios florales por espiguilla (Sibony y Pinthus, 1988; Youssefian *et al.*, 1992) dentro de las espigas. Sin embargo, muchas de las flores iniciadas abortan (denominado como “mortandad floral” o “degeneración floral”), reduciéndose a unas pocas las que alcanzan el estado de flor fértil en antesis (Langer y Hanif 1973; Kirby 1988; Siddique *et al.*, 1989a). La competencia por asimilados que se genera entre el tallo y la espiga en crecimiento sería la causa de la mortandad floral en este período (Fischer, 1975; 1985; Kirby, 1988; González *et al.*, 2011b), explicando la relación positiva frecuentemente encontrada entre el peso de las espigas por  $m^{-2}$  en antesis (PSE) y el número de flores fértiles y granos  $m^{-2}$  (Fischer y Stockman, 1980; Stockman *et al.*, 1983; Thorne y Wood, 1987; Slafer *et al.*, 1990; Savin y Slafer, 1991; Abbate *et al.*, 1997; Demotes-Mainard *et al.*, 1999). Basado en este modelo eco-fisiológico, Fischer (1984) propuso comprender el número de granos como el resultado del peso de las espigas en antesis y el coeficiente de fertilidad de las mismas (CFEf- número de granos logrados por unidad de peso de espiga en antesis- ver ecuación 1). A su vez, el peso de las espigas en antesis depende del período de crecimiento de las espigas (PCE) y de la tasa de crecimiento de las mismas (TCE), siendo ésta última función de la tasa de crecimiento del

cultivo (TCC) y de la partición de biomasa a las espigas (PBE) durante la etapa pre-antesis (ec. 2).

$$NG = PSE * CFE \quad (\text{ec. 1})$$

$$NG = PCE * TCC * PBE * CFEf \quad (\text{ec. 2})$$

El CFEf es una característica compleja puesto que integra (i) la partición de biomasa dentro de la espiga entre estructura de sostén (chaff: raquis+glumas+lema+palea+aristas) y flores fértiles, (ii) la dinámica de evolución de las flores hasta su estado de flor fértil, y (iii) el cuaje de los granos (número de granos/número de flores fértiles). De allí que el CFEf a su vez puede comprenderse como el producto entre el número de flores fértiles establecidas por unidad de peso seco de espiga en antesis (CFEa) y el cuaje de granos. Otra forma de estimarlo, consiste en determinar directamente el número de granos por unidad de chaff de espiga en cosecha (CFEc), aunque a medida que el CFEf es mayor se incrementa la subestimación realizada por el CFEc (Slafer *et al.*, 2015). No hay trabajos que hayan mostrado la relación entre el CFEa y el CFEc, donde el aborto de flores fecundadas puede afectar el número de granos obtenidos. Si bien, en los cultivares actuales de trigo el aborto suele ser bajo (> 90% de las flores fecundadas resultan en grano), algunos estudios han mostrado que el aborto de flores fecundadas se incrementa en trigo en la medida que aumenta el número de flores fértiles (Siddique *et al.*, 1989a, b; González *et al.*, 2003). Aquellos materiales de alto CFEa, con alta cantidad de flores establecidas, podrían entonces presentar más aborto, reduciéndose el CFEc en mayor proporción que en aquellos materiales de bajo CFEa, por la que la relación entre ambos coeficientes se alejaría cada vez más de la relación 1:1 al incrementar el CFEa.

### *1.3 Utilización de atributos eco-fisiológicos en mejoramiento genético: El CFE como atributo promisorio en el norte de Buenos Aires*

El mejoramiento genético puede lograrse seleccionando de manera directa el carácter deseado, e.g. rendimiento, en el ambiente objetivo (mejoramiento empírico y/o convencional), o seleccionando indirectamente una característica secundaria que debe estar funcionalmente asociada con la característica deseada (mejoramiento analítico y/o fisiológico) (Araus *et al.*, 2008). Durante la última mitad del siglo XX, el mejoramiento empírico fue altamente exitoso en mejorar los rendimientos de trigo, sin embargo, durante los últimos años su eficiencia ha caído, observándose una disminución en la tasa de ganancia genética (Fischer y Edmeades, 2010). La utilización de atributos eco-fisiológicos en mejoramiento requiere, inicialmente, la identificación de la característica pasible de ser utilizada (e.g. estudiando su asociación con el rendimiento potencial en germoplasma elite

en el ambiente objetivo) y luego el estudio de su comportamiento, y así conocer su segregación y determinar su heredabilidad (Reynolds *et al.*, 2001).

Utilizando cultivares relativamente actuales (entre 2000-2008), adaptados al norte de Buenos Aires, un estudio previo (González *et al.*, 2011b) ha mostrado que las diferencias en rendimiento y NG entre los cultivares estaban altamente asociadas a variaciones en el CFEC, coincidiendo con resultados similares observados en cultivares liberados previo a la década del 90 (Abbate *et al.*, 1998) adaptados al sudeste de Buenos Aires. En base a estos trabajos y a la variabilidad existente del CFEC en germoplasma liberado en el mercado argentino, recientemente se ha propuesto a esta característica como promisoría para seguir incrementando el número de granos y el rendimiento potencial del cultivo en el futuro (González *et al.*, 2011b). A partir de este último estudio, se seleccionaron cultivares contrastantes para CFEC que mostraron una consistencia en sus valores de CFEC y CFEF a través de un amplio rango de ambientes (González *et al.*, 2011b, Terrile *et al.*, 2017) y se desarrollaron dos poblaciones de haploides duplicados (González *com pers.*). Dichas poblaciones han sido evaluadas para la característica bajo estudio hasta el momento de antesis (CFEA, nº de flores fértiles/peso seco de espiga en antesis) durante dos campañas mostrando segregación transgresiva de esta característica y un valor de heredabilidad en sentido estricto moderado (Terrile y González, 2014). La aproximación de medir el CFEA, i.e. en antesis, si bien es valiosa desde el punto de vista fisiológico, es impracticable en programas de mejoramiento dada su complejidad de determinación. Para ello, la estimación del CFE a cosecha (CFEC) sería una alternativa de mayor aplicabilidad. Si bien sería esperable que la heredabilidad del CFEC sea similar a la del CFEA, el proceso de cuaje, altamente susceptible a variaciones ambientales durante los primeros 7-10 días post-antesis, podría incrementar la interacción con el ambiente, disminuyendo el valor de heredabilidad del CFEC. Existen dos trabajos recientes (Mirabella *et al.*, 2015; Martino *et al.*, 2016) que utilizando diferentes poblaciones han reportado valores de heredabilidad del CFEC que oscilaron entre 0,63 y 0,28, dependiendo de la población y del método de estimación (regresión padre-progenie o heredabilidad realizada). De acuerdo a nuestro leal saber y entender, no hay trabajos publicados que hayan explorado la heredabilidad en sentido estricto del CFEA y CFEC utilizando poblaciones de haploides duplicados, ni la relación entre ambos.

## **2. Objetivos**

### *2.1 Objetivo general*

El objetivo general es determinar la heredabilidad en sentido estricto de los atributos CFEa y CFEC de forma de estimar su posible uso como carácter de selección en mejoramiento genético. El presente proyecto también pretende profundizar el entendimiento de las bases fisiológicas del CFEC, estudiando su relación con el CFEa y el impacto del aborto de flores fecundadas en dicha relación.

### *2.2 Objetivos específicos*

Los objetivos específicos consisten en determinar en dos poblaciones de haploides duplicados adaptadas al Norte de la provincia de Buenos Aires:

- 1) El número de flores fértiles producidas y el peso seco de las espigas en antesis, de forma de estimar el CFEa (número de flores fértiles/peso seco de espiga en antesis)
- 2) El número de granos y el peso de chaff (peso de espiga no-grano) a cosecha de forma de estimar el CFEC (número de granos/peso de chaff a cosecha)
- 3) La correlación entre el CFEa y el CFEC y el impacto del aborto de flores fecundadas en dicha relación.
- 4) La heredabilidad en sentido estricto para el CFEa y el CFEC.

## **3. Hipótesis**

- 1) El impacto del aborto influye en la correlación CFEa y CFEC de forma de alejarlo de la relación 1.1. Sin embargo, no sería de magnitud suficiente como para alterar totalmente el ranking de las líneas en su valor de CFE.
- 2) La heredabilidad del CFEC es moderada, pero con valores menores a la del CFEa dado el impacto del aborto que presenta interacción con el ambiente.

## 4. Metodología

### 4.1 Condiciones generales

Se utilizaron dos poblaciones de haploides duplicados derivadas del cruzamiento de Baguette 11 x BioINTA 2002 (B11 x B2002, n= 81) y Baguette 19 x BioINTA 2002 (B19 x B2002, n=102). Dichas poblaciones, fueron sembradas a campo (densidad 280 pl m<sup>-2</sup>) bajo condiciones potenciales de crecimiento (i.e. riego suplementario, libre de deficiencias nutricionales y de estreses bióticos) en la EEA Pergamino INTA y la EEA Marcos Juárez INTA. Se utilizó un diseño en bloques completos al azar con dos repeticiones con parcelas de 5 surcos x 2 metros de largo, distanciados a 0,2 metros. En el 2016, se llevó a cabo la siembra a contra-estación de la población B19 x B2002 (población más promisorio para el análisis de heredabilidad de acuerdo a estudios previos, Terrile y González, 2014) la cual consistió en cinco plantas por maceta y 3 macetas por línea. El trasplante se realizó en febrero, luego de exponer las semillas a 20 días de vernalización artificial en cámara de frío (5°C, 8 horas de luz).

### 4.2 Mediciones y variables de respuesta

Cuando cada parcela alcanzó la antesis (Z 6.1; Zadoks *et al.*, 1974), se cortaron al ras del suelo 0.5 metro lineales de un surco central y se separaron las espigas del resto de la biomasa. Se tomaron tres espigas por parcela (de vástago principal o primer macollo) a las cuales se les contó el número de flores fértiles por espiga (FF Ei<sup>-1</sup>) utilizando lupa binocular. Luego, las muestras se colocaron en estufa de secado a 70°C hasta constancia de peso y se obtuvo el peso seco de las espigas (PSEai). El CFE en antesis (CFEai) se estimó como la relación entre el número de flores fértiles y el peso seco de la espiga en antesis. Esta estimación se realizó sólo en Pergamino. Para la contra-estación, el muestreo en antesis, consistió en la selección dos espigas de vástago principal y luego se procedió a contar el número de flores fértiles. En forma similar a los ensayos a campo, las espigas fueron secadas en estufa y el CFEai fue calculado de la misma manera. En cosecha, el CFEC, tanto para las dos localidades como para la contra-estación, se estimó como el cociente entre el número de granos por espiga (NG Ei<sup>-1</sup>) y el peso seco del chaff de la espiga a cosecha (Chaff Ei<sup>-1</sup>). El aborto se estimó restando a 1 el cociente entre el número de granos y el número de flores fértiles. Debido a que las poblaciones estudiadas son haploides duplicados y carecen de variancia genética de la dominancia, la heredabilidad en sentido estricto se calculó utilizando la siguiente fórmula (ec. 3):

$$h^2 = \sigma^2A / ((\sigma^2A + (\sigma^2I/n) + (\sigma^2E/nr))$$

Donde  $\sigma^2A$  es la variancia aditiva,  $\sigma^2I$  es la variancia de la interacción genotipo x ambiente (año x localidad), n es el número de ambientes,  $\sigma^2E$  es la variancia del error y r es el número de repeticiones.

#### 4.3 Diseño y análisis estadístico

Para los experimentos a campo se utilizó un diseño en bloques completamente aleatorizado con dos repeticiones, mientras que para la contra-estación en macetas se utilizó un diseño completamente aleatorizado con tres repeticiones. Para cada una de las características estudiadas PSEai- peso seco de la espiga en antesis, FF  $Ei^{-1}$  -flores fértiles por espiga, CFEai- coeficiente de fertilidad de la espiga en antesis, Chaff  $Ei^{-1}$  -peso seco de la espiga sin granos a cosecha, NG  $Ei^{-1}$  -número de granos por espiga y CFEci- coeficiente de fertilidad de la espiga a cosecha, se realizó una caracterización de las poblaciones estudiando los histogramas de frecuencias y testeando la normalidad en su distribución a través del Test Shapiro-Wilks modificado (Mahibbur y Govindarajulu, 1997) y gráficos Q-Q plot, testeando la correlación lineal entre los cuantiles de los datos observados y los cuantiles de la distribución teórica normal (Di Rienzo *et al.*, 2017). Para estimar las correlaciones entre CFEai, CFEci y aborto, se realizaron correlaciones de Pearson.

El análisis de varianza (ANVA) se realizó con el software Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2017) utilizando el siguiente modelo:

$$y_{ijk} = \mu + \tau_i + \alpha(\tau)_{ji} + \beta_k + (\beta\tau)_{ki} + \varepsilon_{ijk}$$

$\mu$ : es la media poblacional

$\tau_i$ : es el efecto del i-ésimo ambiente

$(\alpha\tau)_{ji}$ : es el efecto de la j-ésima repetición dentro del i-ésimo ambiente

$\beta_k$ : es el efecto de la k-ésimo línea

$(\beta\tau)_{ki}$ : es el efecto de la interacción del k-ésimo línea con el i-ésimo ambiente

$\varepsilon_{ijk}$ : es el efecto residual del error

Donde el ambiente se testeó con el error A  $[(\alpha\tau)_{ji}]$ , y las líneas y la interacción con el error B  $(\varepsilon_{ijk})$ .

Para el análisis de los resultados, se trabajó no sólo con los datos obtenidos a campo en el 2015 y en la contra-estación en el 2016, sino también con datos previos de estudios realizados en Pergamino (EEA Pergamino INTA) en los años 2012 y 2013, también bajo condiciones potenciales de crecimiento, de manera de mejorar las estimaciones de heredabilidad. Entonces, para la población de B19 x B2002 se cuenta con 5 ambientes mientras que para la población de B11x B2002 se cuenta con 4 ambientes (Tabla 1). El

ambiente 1 no posee valores para las variables NG  $Ei^{-1}$  y CFEci, debido a la pérdida total de granos a causa de un severo ataque fúngico de *Fusarium graminearum*. durante el año 2012. Para dicho ambiente en cosecha solo se presentan los resultados de Chaff  $Ei^{-1}$ .

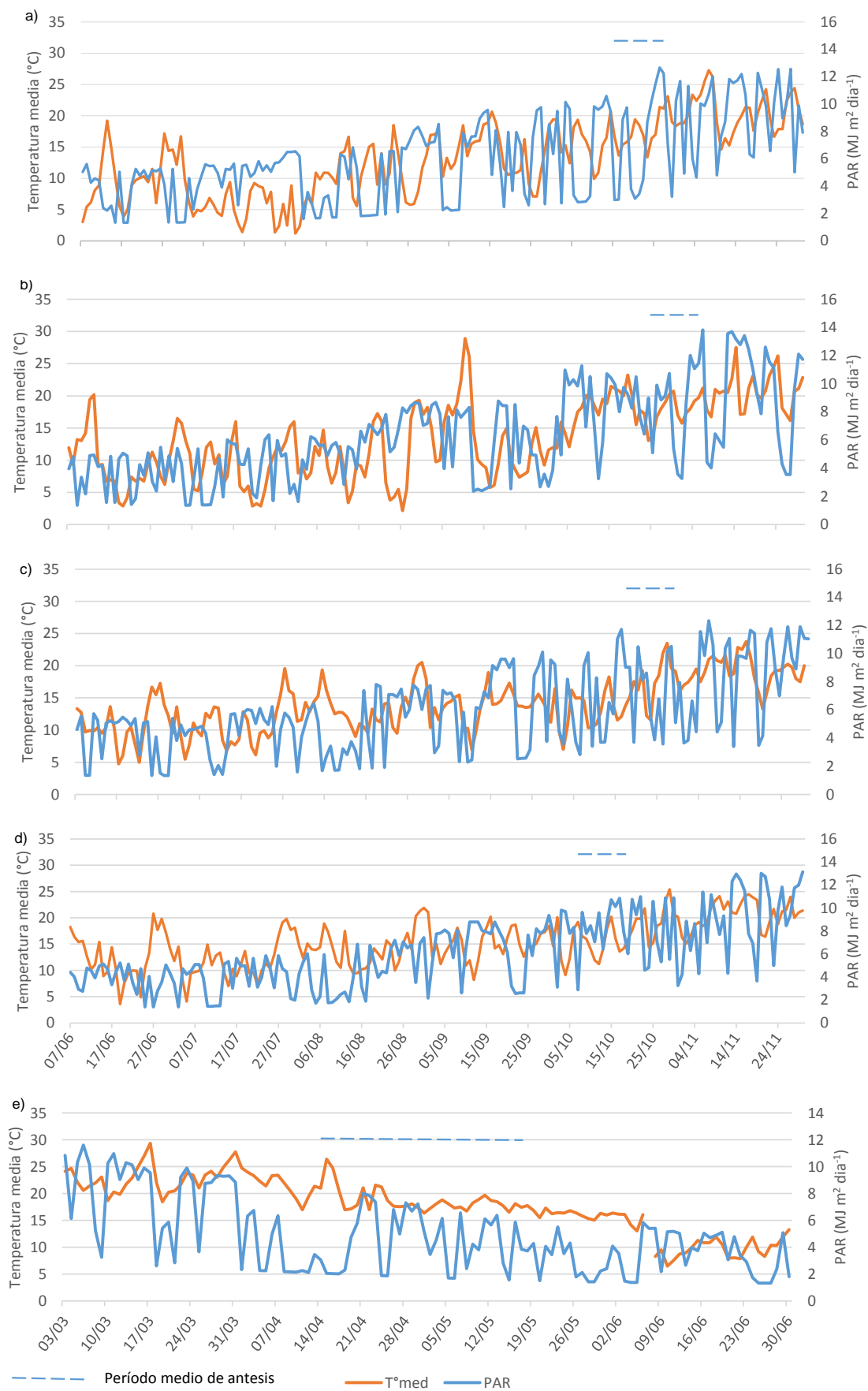
**Tabla 1.** Resumen de variables estudiadas por ambiente y población.

Ambiente	Localidad	Año	Poblaciones	Variables medidas	
				Antesis	Cosecha
1	EEA Pergamino INTA	2012	B19 x B2002 B11x B2002	PSEa FF $Ei^{-1}$ CFEa	Chaff $Ei^{-1}$
2	EEA Pergamino INTA	2013	B19 x B2002 B11 x B2002	PSEa FF $Ei^{-1}$ CFEa	Chaff $Ei^{-1}$ NG $Ei^{-1}$ CFEc
3	EEA Pergamino INTA	2015	B19 x B2002 B11 x B2002	PSEa FF $Ei^{-1}$ CFEa	Chaff $Ei^{-1}$ NG $Ei^{-1}$ CFEc
4	EEA Marcos Juárez INTA	2015	B19 x B2002 B11 x B2002		Chaff $Ei^{-1}$ NG $Ei^{-1}$ CFEc
5	EEA Pergamino INTA - Contra- estación	2016	B19 x B2002	PSEa FF $Ei^{-1}$ CFEa	Chaff $Ei^{-1}$ NG $Ei^{-1}$ CFEc

## 5. Resultados

Las curvas de temperatura y radiación tienden a seguir una misma tendencia a lo largo del ciclo del cultivo través de los ambientes, aumentado notablemente durante octubre y noviembre, con excepción de la contra-estación, donde la tendencia se invierte, ie. tanto la temperatura como la radiación disminuyen a lo largo del ciclo (Fig. 1). Durante los meses de setiembre, octubre y noviembre, los ambientes 3 y 4 fueron en general más frescos que los ambientes 1 y 2, y donde se alcanzaron temperaturas medias de entre 20 y 27°C y valores máximos de PAR cercanos a 14 ( $\text{MJ m}^2 \text{ dia}^{-1}$ ). La antesis ocurrió en promedio en octubre para los ambientes 1 a 4, registrándose el 2 de mayo con un desvío de 23 días en la contra-estación (Fig. 1).

Los ambientes 1 y 3 fueron muy húmedos, registrando valores cercanos a 758 y 730mm, respectivamente, durante el 1 junio al 30 de noviembre. Sin embargo, y pese al volumen caído, fue necesario realizar un riego complementario (30mm) en el ambiente 3 alrededor de antesis puesto que las lluvias fueron casi nulas en dicho momento. Para el ambiente 2 y 4, las lluvias, sumado al riego complementario registrado en el periodo de junio a noviembre, fueron de 353mm y de 443mm respectivamente. En el ambiente 5, las macetas se regaron dos o tres veces por semana de manera de no exponer las plantas a estrés.



**Figura 1.** Temperatura media diaria y radiación fotosintéticamente activa (PAR) para los ambientes 1 (a) a 5 (e) desde 1 junio a 30 de noviembre para ensayos a campo (a-d) y desde 1 marzo a 30 junio (e) para la contra-estación. Las líneas punteadas indican la fecha media de anthesis  $\pm$  1 desvío.

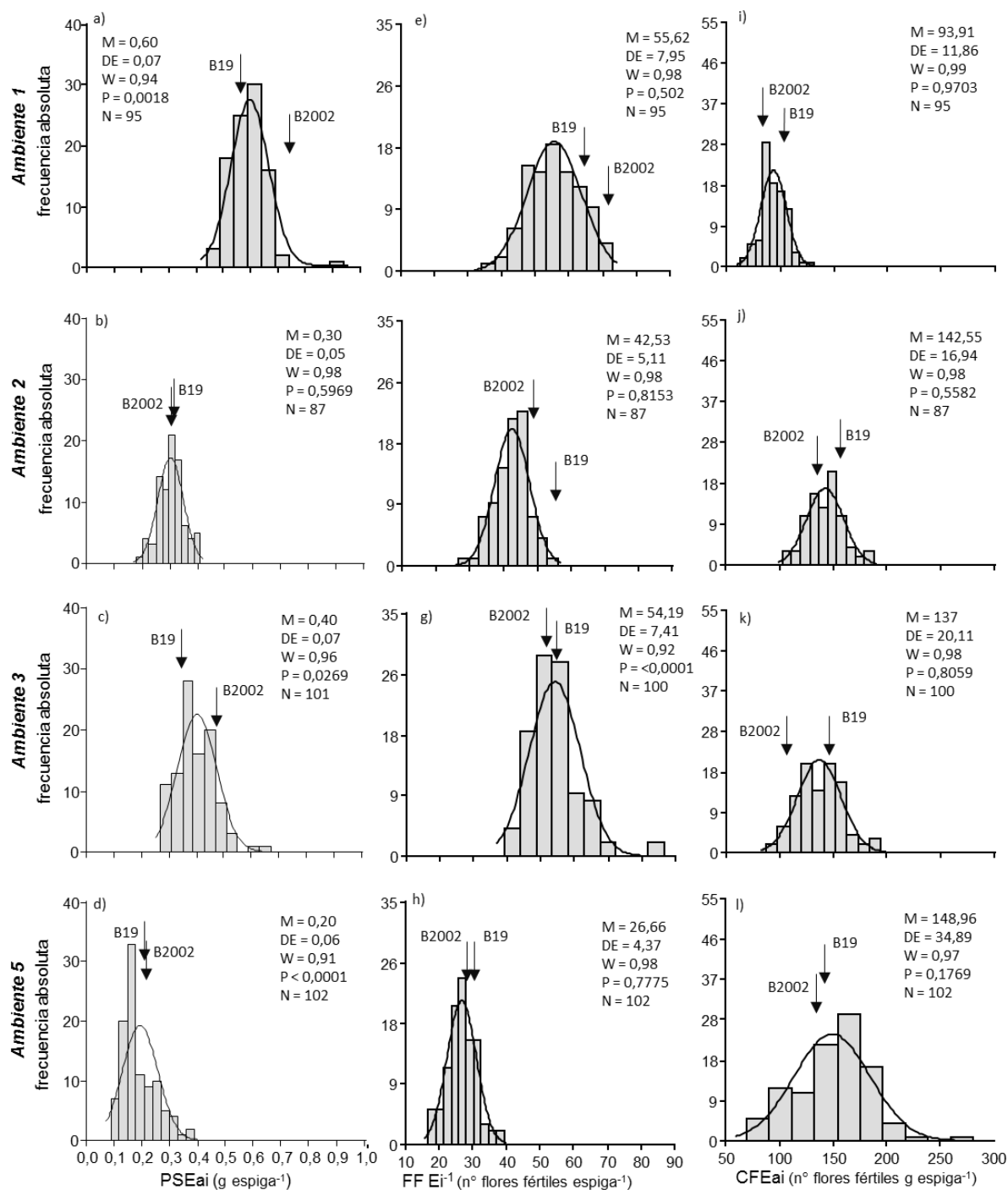


El PSEai presentó una distribución estadísticamente normal sólo en el ambiente 2, aunque tendió a ser normal en los tres ambientes restantes (Fig. 2 a-d). Esta alta tendencia a la normalidad se refleja en valores de correlación superior a 0,95 en el Q-Q plot (Fig. 3 d). El padre B19 presentó menor PSEai en todos los ambientes excepto para el ambiente 2 (Fig. 2 b), en donde fue igual ( $0,31 \pm 0,01$  vs.  $0,30 \pm 0,01$  para B19 vs. B2002).

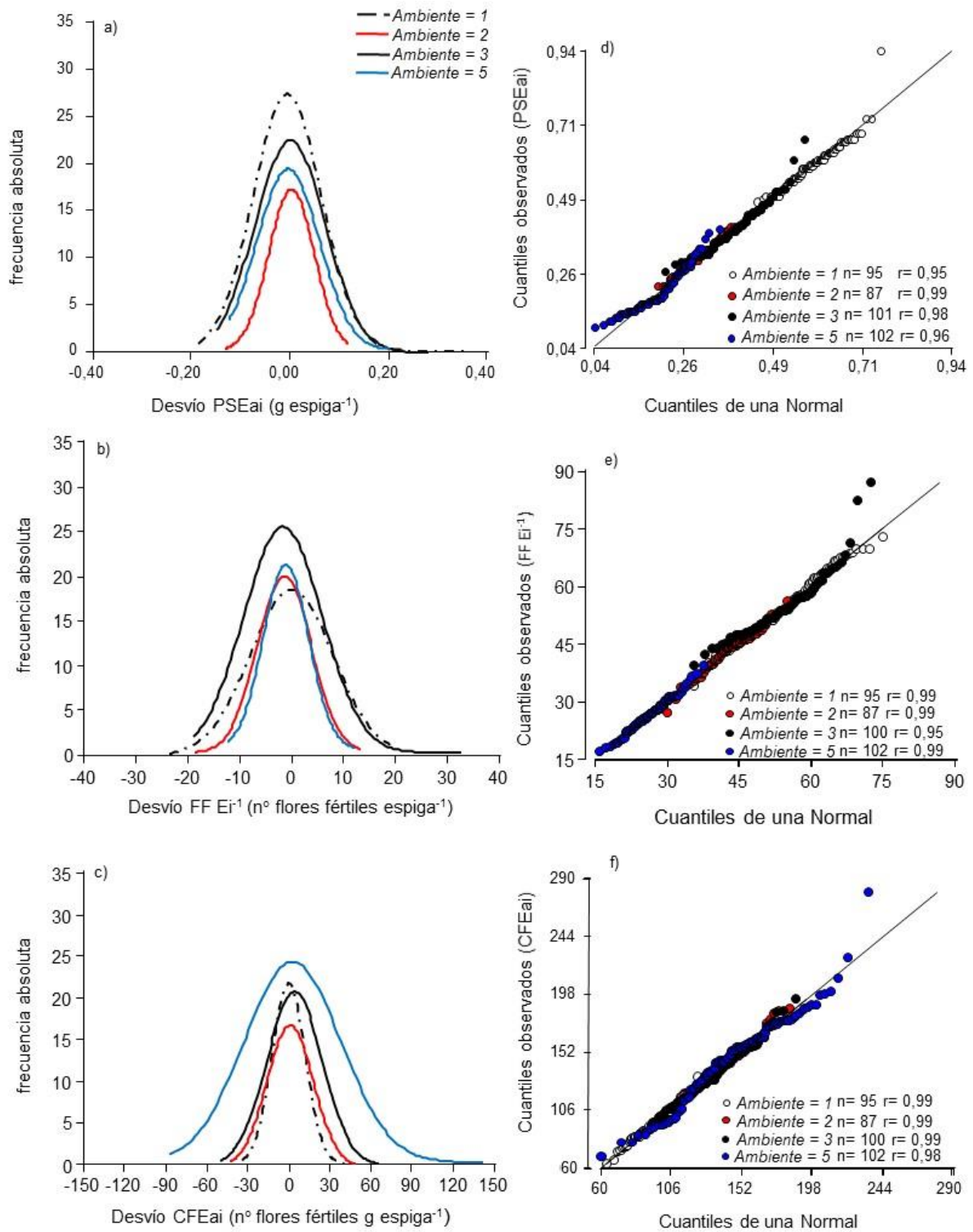
La población presentó, en general, una distribución normal para el FF  $Ei^{-1}$ , siendo estadísticamente significativa en todos los ambientes exceptuando el ambiente 3 (Fig. 2 e-h), aunque nuevamente la correlación entre los valores observados y los teóricos de una distribución normal son superiores a 0,95 (Fig. 3 e). Los padres de la población variaron su ranking entre ambientes para el carácter de flores fértiles. El padre B19 registró un mayor número de FF  $Ei^{-1}$  que B2002 en el ambiente 2 ( $47,1 \pm 0,9$  vs  $39,9 \pm 0,8$  flores espiga<sup>-1</sup>, respectivamente), similar en el ambiente 3 y 5 ( $52,1 \pm 2,6$  vs.  $53,2 \pm 1,7$  en ambiente 3 y  $30,1 \pm 7,7$  vs.  $29 \pm 1,7$  en ambiente 5, respectivamente) e inferior en el ambiente 1 ( $56,4 \pm 0,7$  vs.  $61,3 \pm 0,0$ ).

La distribución del CFEai fue normal en todos los ambientes (Fig. 2 i-l). Los valores de correlación entre los valores observados y los teóricos de una distribución normal, son superiores a 0,98 (Fig. 3 f). La estabilidad en el comportamiento de los padres a través de los ambientes, sugiere un alto impacto del germoplasma sobre dicha característica. B19 presentó mayores valores de CFEai que B2002 en todos los ambientes ( $102,9 \pm 4,6$  vs.  $84,4 \pm 0,4$ , en ambiente 1;  $151,7 \pm 2,2$  vs.  $135,4 \pm 12,0$ , en ambiente 2;  $148,7 \pm 4,8$  vs.  $112,9 \pm 0,0$ , en ambiente 3 y,  $145,5 \pm 8,7$  vs.  $136,6 \pm 29,4$  en ambiente 5, Fig. 2).

La curva de normalidad de los desvíos respecto a la media de cada ambiente, para cada una de las variables, se asemeja a la de los datos. El rango de valores explorados por las curvas (Fig. 3 a-c), similar entre ambientes, muestra el alto impacto del germoplasma. Sin embargo, en el ambiente 5 para la variable CFEi se observó un desvío ligeramente mayor que para los demás ambientes (Fig. 3 c), seguramente como consecuencia de las condiciones ambientales contrastantes en las cuales se llevó a cabo dicho ensayo.



**Figura 2.** Distribución de la frecuencia absoluta del peso seco de la espiga en antesis (PSEai) (a, b, c, d), número de flores fértiles por espiga (FF Ei<sup>-1</sup>) (e, f, g, h) y coeficiente de fertilidad de la espiga (CFEai) (i, j, k, l) para la población Baguette19 x BioINTA2002, para cada ambiente. Las flechas marcan ambos padres (Baguette19-B19 y BioINTA2002- B2002). Se presentan los valores medios de la población (M), el desvío estándar (DE), el test de normalidad Shapiro-Wilks modificado (W) y su p-value (P), y el número de líneas estudiadas (N).



**Figura 3.** Izquierda: Distribución de los desvíos respecto a la media de cada ambiente para la población Baguette19 x BioINTA2002, para el seco de la espiga en antesis (PSEai) (a), número de flores fértiles por espiga (FF Ei<sup>-1</sup>) (b), y coeficiente de fertilidad de la espiga (CFEai) (c). Derecha: Q-Q plot de valores observados vs teóricos de una distribución normal para las tres características, en la misma población y ambientes. La línea representa la relación 1:1.

5.1.2 *Baguette 11 x BioINTA 2002- Peso seco de espiga en antesis (PSEai), Número de flores fértiles por espiga (FF Ei<sup>-1</sup>) y Coeficiente de fertilidad de la espiga en antesis (CFEai)*

5.1.2.1 *Valores observados y dispersión de los mismos*

El PSEai promedio osciló entre 0,28 y 0,58 g espiga<sup>-1</sup> (ambiente 2 y 1, resp.), con valores mínimos y máximos de 0,19 y 0,75 g espiga<sup>-1</sup> (Tabla 3). La variable FF Ei<sup>-1</sup> presentó valores medios de 41,9 y 55,5 flores espiga<sup>-1</sup>, (ambiente 2 y 1, resp.) mientras que sus extremos fueron 29,6 y 80,5 flores espiga<sup>-1</sup> (ambiente 2 y 3). El carácter CFEai, osciló entre 96,7 y 151,7 flores fértiles g<sup>-1</sup>, siendo el mínimo de 72,9 y el máximo de 201,7 flores fértiles g<sup>-1</sup>, para los ambientes 1 y 2 (Tabla 3).

**Tabla 3.** Baguette 11 x BIOINTA2002 – Antesis. Media, desvío estándar (DE), coeficiente de variación (CV), valor mínimo (Min) y valor máximo (Max) de las variables peso seco de espiga en antesis (PSEai, g espiga<sup>-1</sup>), número de flores fértiles por espiga en antesis (FF Ei<sup>-1</sup>, n espiga<sup>-1</sup>) y coeficiente de fertilidad de la espiga en antesis (CFEai, FF g<sup>-1</sup>).

Ambiente	Variable	n	Media	D.E.	CV	Mín	Máx
1	PSEai	81	0,58	0,06	10,6	0,45	0,75
1	FF Ei <sup>-1</sup>	81	55,5	8,0	14,4	33,0	73,2
1	CFEai	81	96,7	12,8	13,2	72,9	146,5
2	PSEai	77	0,28	0,04	13,6	0,19	0,41
2	FF Ei <sup>-1</sup>	77	41,9	5,0	12,0	29,6	51,3
2	CFEai	77	151,7	15,8	10,4	119,9	201,7
3	PSEai	79	0,36	0,06	17,7	0,24	0,53
3	FF Ei <sup>-1</sup>	79	51,3	8,6	16,8	33,3	80,5
3	CFEai	79	142,7	16,1	11,2	97,1	179,0

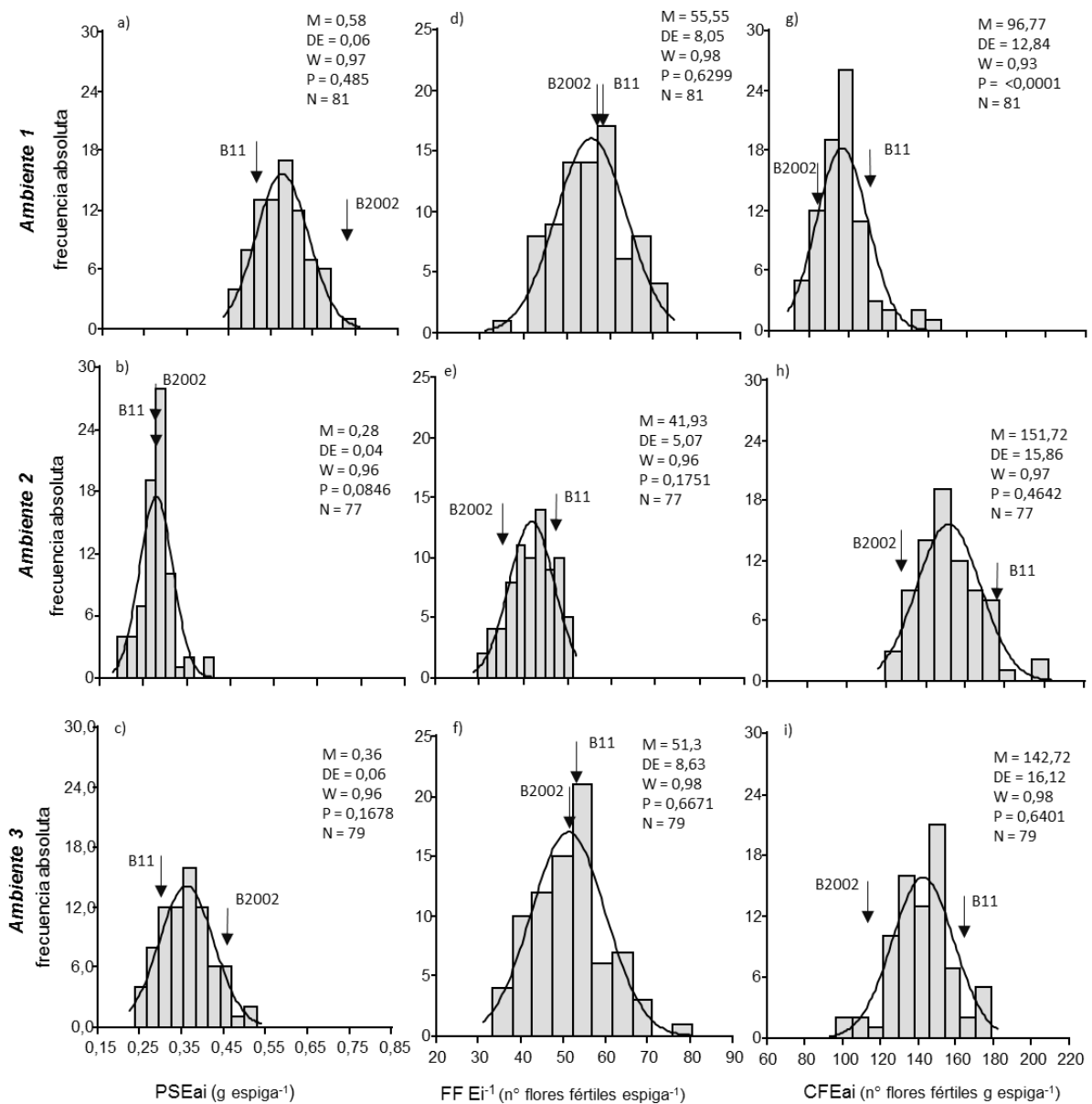
5.1.2.2. *Distribuciones poblacionales, posición de los padres y segregación*

En forma similar a la población de B19 x B2002, en todos los ambientes se evidenció el carácter transgresivo de las tres características con respecto a sus padres, ya sea por encima como por debajo de los mismos (Fig. 4).

El carácter PSEai presentó distribución normal en los tres ambientes estudiados (Fig. 4 a-c), resultando en correlaciones superiores a 0,97 entre los valores observados y los teóricos de una distribución normal (Fig. 5 d). El padre B11 obtuvo menores valores de PSEai que B2002 tanto en el ambiente 1 (0,52 ± 3,10E-03 vs. 0,69 ± 5,70E-04) como en el 3 (0,29 ± 4,90E-04 vs. 0,45 ± 0,03). En el ambiente 2, los dos padres presentaron similar PSEai (0,27 ± 0,03) (Fig. 4 b).

En relación al número de flores fértiles (FF Ei<sup>-1</sup>), la distribución de la población también fue normal en los tres ambientes, con correlaciones superiores a 0,98 en el Q-Q plot (Fig. 5 e). El padre B11, registró un mayor FF Ei<sup>-1</sup> que B2002 en el ambiente 2 (47,9 ±

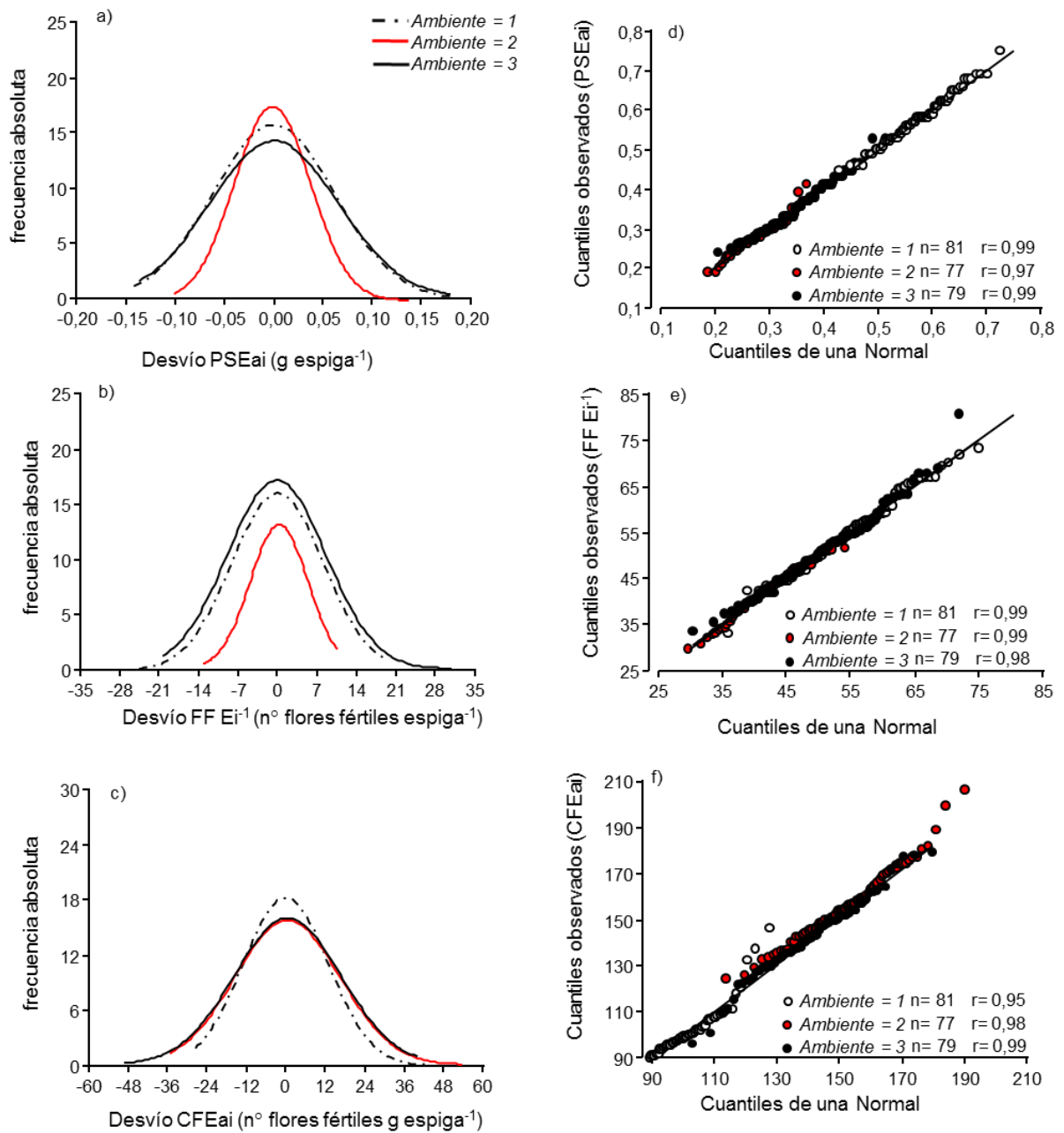
4,2 vs.  $36,3 \pm 1,6$ ), mientras que los valores fueron muy similares en los otros dos ambientes ( $58,7 \pm 1,91$  vs.  $57,4 \pm 1,9$  en ambiente 1, y  $52,5 \pm 4,8$  vs.  $51,5 \pm 1,2$  en ambiente 3) (Fig. 4 d-f).



**Figura 4.** Distribución de la frecuencia absoluta del peso seco de la espiga en antesis (PSEai) (a, b, c), número de flores fértiles por espiga (FF Ei<sup>-1</sup>) (d, e, f) y coeficiente de fertilidad de la espiga (CFEai) (g, h, i) para la población Baguette11 x BioINTA2002, para cada ambiente. Las flechas marcan ambos padres (Baguette11-B11 y BioINTA2002- B2002). Se presentan los valores medios de la población (M), el desvío estándar (DE), el test de normalidad Shapiro-Wilks modificado (W) y su p-value (P), y el número de líneas estudiadas (N).

La distribución del carácter CFEai fue estadísticamente normal en los ambientes 2 y 3, mostrando una tendencia a normalidad en el ambiente 1, donde la correlación entre los valores observados y los teóricos de una normal fue muy alta ( $r=0,95$ , Fig. 5 f). Nuevamente, el comportamiento de los padres fue altamente estable en todos los ambientes, poniendo de manifiesto el impacto del germoplasma sobre dicha característica. El padre B11, presentó mayores valores de CFEai que B2002 en todos los ambientes (110,4

$\pm 1,9$  vs.  $85,5 \pm 2,8$ , en ambiente 1;  $175,9 \pm 9,9$  vs.  $128,9 \pm 0,7$ , en ambiente 2;  $161,57 \pm 12,1$  vs.  $115,9 \pm 3,6$  y en ambiente 3) (Fig. 4 g-i).



**Figura 5.** Izquierda: Distribución de los desvíos respecto a la media de cada ambiente de la población Baguette11 x BioINTA2002, del peso seco de la espiga en antesis (PSEai) (a), número de flores fértiles por espiga (FF Ei<sup>-1</sup>) (b) y, coeficiente de fertilidad de la espiga en antesis (CFEai) (c). Derecha: Q-Q plot de valores observados vs. teóricos de una distribución normal para las tres características, en la misma población y ambiente que el panel izquierdo. La línea representa la relación 1:1.

Las distintas formas acampanadas de la curva de normalidad de los desvíos (Fig. 5) permite inferir la variación del germoplasma. Los caracteres PSEai y FF Ei<sup>-1</sup> presentaron un comportamiento similar para los ambientes 1 y 3 mientras que en el ambiente 2, se caracterizaron por poseer una base de la curva más angosta (Fig. 5 a). El CFEai tuvo un comportamiento similar para los tres ambientes, mostrando una gran consistencia de las líneas.

5.1.3 Baguette 19 x BioINTA 2002- Peso seco de Chaff en cosecha ( $\text{Chaff Ei}^{-1}$ ), Número de granos por espiga ( $\text{NG Ei}^{-1}$ ) y Coeficiente de fertilidad de la espiga en cosecha ( $\text{CFEci}$ )

5.1.3.1 Valores observados y dispersión de los mismos

Tal como se comentó en el inciso Materiales y Métodos, la presencia de *Fusarium graminearum* provocó la pérdida de granos del ambiente 1, razón por la cual tampoco se obtuvieron valores para  $\text{CFEci}$  (Tabla 4). En forma similar a lo ocurrido en antesis, el ambiente 5, presentó los mayores valores de coeficiente de variación para las tres variables.

Los valores medios de  $\text{Chaff Ei}^{-1}$  variaron de 0,27 a 0,66 (ambientes 2 y 3, resp.) con mínimos de 0,16 (ambiente 4) y máximos de 0,96 (ambiente 3). El  $\text{NG Ei}^{-1}$  presentó valores medios que oscilaron entre 18,3 y 56,3 granos espiga<sup>-1</sup>, (ambiente 5 y 3, resp.) explorando valores extremos entre 6,7 y 75,3 granos espiga<sup>-1</sup> (Tabla 4). El  $\text{CFEci}$  presentó valores medios entre 70,3 y 135,5 granos g<sup>-1</sup>, (ambientes 5 y 2, resp.) con mínimos y máximos absolutos de 15 y 195 granos g<sup>-1</sup> (Tabla 4). De acuerdo a lo esperado, los valores medios de CFE observados en cosecha fueron inferiores a los observados en antesis.

**Tabla 4.** Baguette19 x BIOINTA2002. Media, desvío estándar (DE), coeficiente de variación (CV), valor mínimo (Min) y valor máximo (Max) de las variables peso seco de espiga en cosecha ( $\text{Chaff Ei}^{-1}$ , g espiga<sup>-1</sup>), número de granos por espiga ( $\text{NG Ei}^{-1}$ , n espiga<sup>-1</sup>) y coeficiente de fertilidad dela espiga en cosecha ( $\text{CFEci}$ ,  $\text{NG g}^{-1}$ ).

Ambiente	Variable	n	Media	D.E.	CV	Mín	Máx
1	$\text{Chaff Ei}^{-1}$	103	0,42	0,08	18,52	0,22	0,66
1	$\text{NG Ei}^{-1}$						
1	$\text{CFEci}$						
2	$\text{Chaff Ei}^{-1}$	107	0,27	0,04	15,9	0,19	0,44
2	$\text{NG Ei}^{-1}$	107	36,4	4,7	12,9	24,4	44
2	$\text{CFEci}$	107	135,5	19,1	14,0	97,7	195,0
3	$\text{Chaff Ei}^{-1}$	105	0,66	0,1	15,6	0,41	0,96
3	$\text{NG Ei}^{-1}$	105	56,3	7,6	13,6	37,3	75,3
3	$\text{CFEci}$	105	86,2	12,9	14,9	58,1	133,0
4	$\text{Chaff Ei}^{-1}$	104	0,5	0,07	14,0	0,35	0,7
4	$\text{NG Ei}^{-1}$	104	42,7	6,8	16,0	11,7	57,3
4	$\text{CFEci}$	103	88,5	13,1	14,8	53,2	152,0
5	$\text{Chaff Ei}^{-1}$	101	0,28	0,08	28,3	0,16	0,57
5	$\text{NG Ei}^{-1}$	101	18,3	5,5	30,4	6,7	33,2
5	$\text{CFEci}$	101	70,3	23,9	33,9	15,4	122,0

5.1.3.2 Distribuciones poblacionales, posición de los padres y segregación

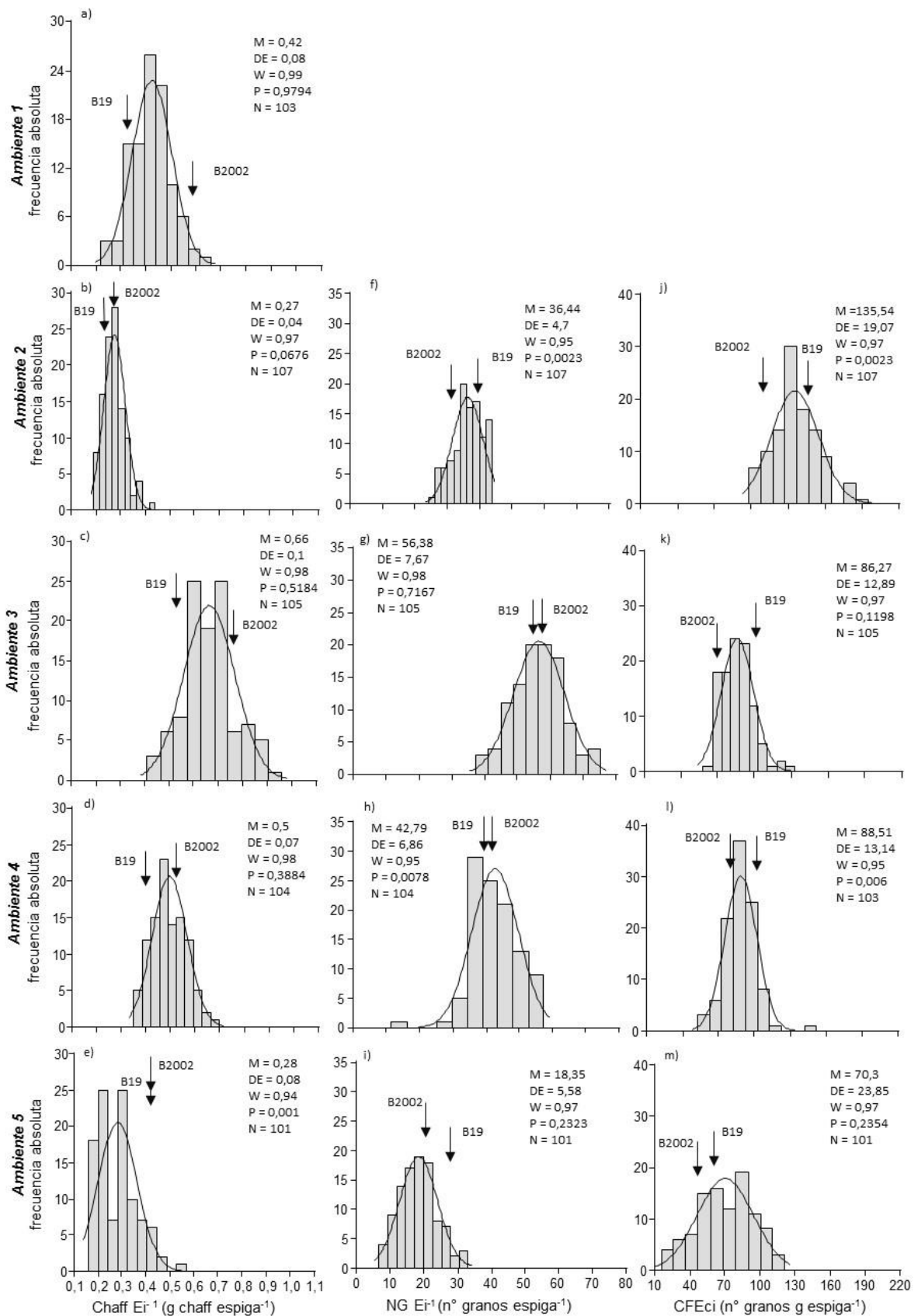
En forma similar a lo observado en antesis, los tres caracteres mostraron en cosecha una segregación transgresiva, ya sea por encima como por debajo de los padres (Fig. 6).

El carácter Chaff  $Ei^{-1}$ , presentó distribución normal estadísticamente significativa en todos los ambientes a excepción del 5. Sin embargo, la correlación de los valores observados vs. los teóricos de una distribución normal fue de 0,97 para dicho ambiente (Fig. 7 d). El padre B19, presentó menor Chaff  $Ei^{-1}$  que B2002 en todos los ambientes, excepto para el ambiente 5 (Fig. 6 e), en donde fueron iguales ( $0,41 \pm 0,01$  vs.  $0,41 \pm 0,05$  para B19 vs. B2002).

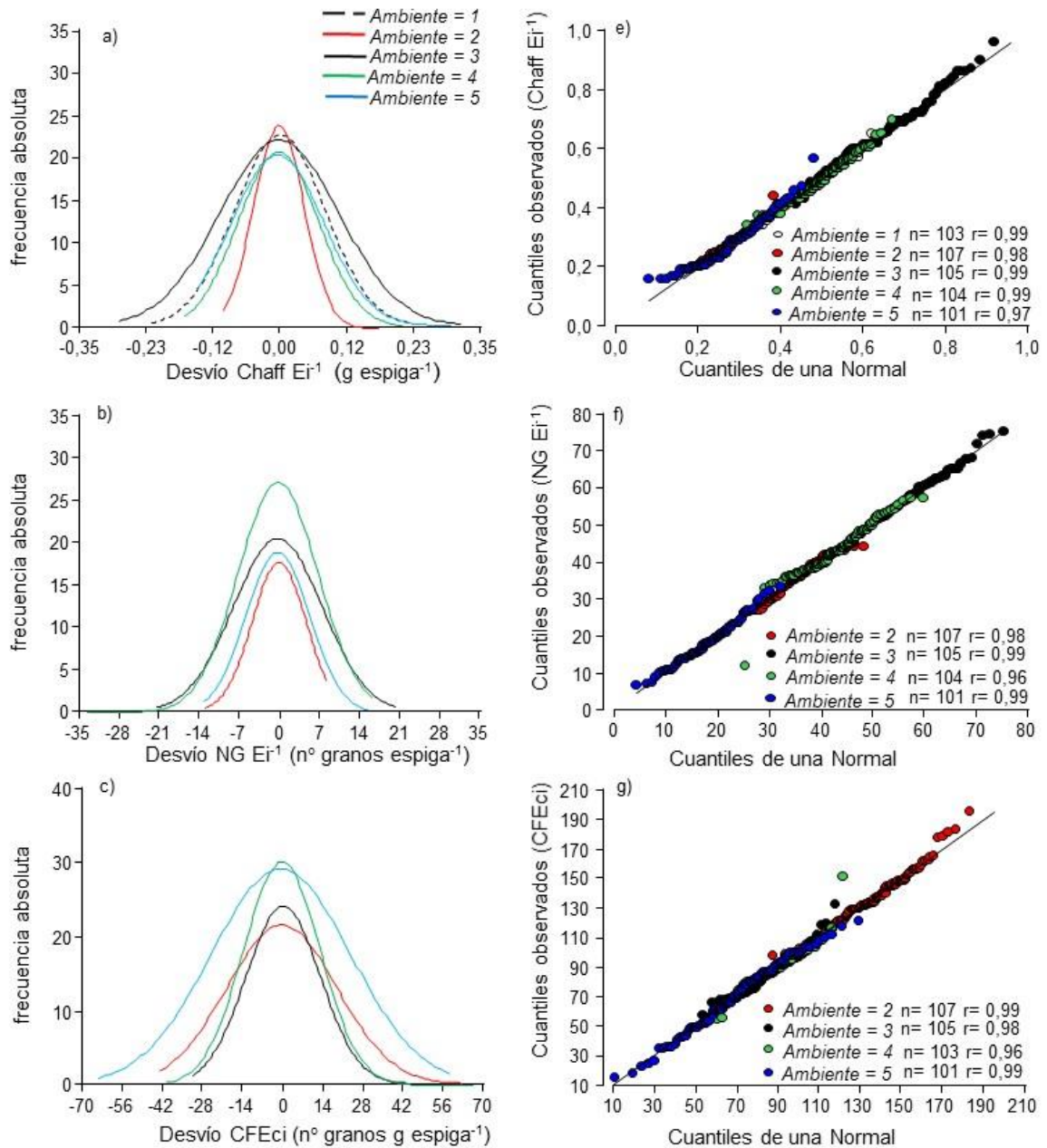
La población presentó, en general, una distribución normal para el NG  $Ei^{-1}$ , siendo estadísticamente significativa en los ambientes 3 y 5 (Fig. 6 g y 6 i). En los ambientes 2 y 4 presentó una curva con tendencia normal y correlación superior a 0,95 en el Q-Q plot (Fig. 7 e). El padre B19, registró mayor NG  $Ei^{-1}$  que B2002 en el ambiente 2 y 5 ( $38,7 \pm 0,6$  vs.  $31,2 \pm 0,6$ , en el ambiente 2 y  $27,2 \pm 0,6$  vs.  $20,3 \pm 5,9$  en el ambiente 5) y similar en los ambientes 3 ( $52,6 \pm 8,1$  vs.  $58,0 \pm 4,2$ ) y 4 ( $39,0 \pm 1,8$  vs.  $41,8 \pm 2,3$ ). No se entiende el comentario.

La distribución del carácter CFEci fue estadísticamente normal para los ambientes 3 y 5 (Fig. 6 k y 6 m), mostrando sólo una tendencia normal en los ambientes 2 y 4 (Fig. 6 j y 6 l). Sin embargo, la correlación entre los valores observados y los teóricos de una normal fue muy alta en ambos ambientes ( $>0,96$ , Fig. 7 f). La estabilidad en el comportamiento de los padres a través de los ambientes sugiere un alto impacto del germoplasma sobre dicha característica. El padre B19, presentó mayores valores de CFEci que B2002 en todos los ambientes ( $148,3 \pm 10,0$  vs.  $110,8 \pm 0,5$  en ambiente 2;  $100,3 \pm 5,4$  vs.  $72,1 \pm 0,6$  en ambiente 3;  $105,9 \pm 4,6$  vs.  $79,6 \pm 0,9$  en ambiente 4, y  $66,2 \pm 0,4$  vs.  $49,0 \pm 12,5$  en ambiente 5, Fig. 6).

La curva de los desvíos respecto a la media de cada ambiente fue de base mayor para el Chaff  $Ei^{-1}$  y el CFEci, comparado con el NG  $Ei^{-1}$  (Fig. 7 a-c). El carácter CFEci mostró un rango de desvíos mayor en el ambiente 5, en comparación con el resto, en forma similar a lo observado con el CFEai (Fig. 7 a-c).



**Figura 6.** Distribución de frecuencia absoluta del peso seco de la espiga en cosecha ( $Chaff Ei^{-1}$ ) (a, b, c, d), número de granos ( $NG Ei^{-1}$ ) (e, f, g, h) y Coeficiente de fertilidad de la espiga a cosecha ( $CFEci$ ) (i, j, k, l) para la población Baguette19xBioINTA2002, para cada ambiente, Las flechas negras marcan ambos padres (Baguette19-B19 y BioINTA2002- BIO2002). Se presentan los valores medios de la población (M), el desvío estándar (DE), el test de normalidad Shapiro-Wilks modificado (W) y su p-value (P), y el número de líneas estudiadas (N).



**Figura 7.** Izquierda: Distribución de los desvíos respecto a la media de cada ambiente, para la población Baguette19 x BioINTA2002, del peso seco de la espiga en cosecha (Chaff  $\text{Ei}^{-1}$ ) (a), número de granos por espiga (NG  $\text{Ei}^{-1}$ ) (b) y, Coeficiente de fertilidad de la espiga a cosecha (CFEci) (c). Derecha: Q-Q plot de valores observados vs teóricos de una distribución normal para las tres características, en la misma población y ambientes que el panel izquierdo. La línea representa la relación 1:1.

5.1.4 Baguette 11 x BioINTA 2002- Peso seco de Chaff en cosecha (Chaff  $Ei^{-1}$ ), Número de granos por espiga (NG  $E^{-1}$ ) y Coeficiente de fertilidad de la espiga en cosecha (CFEci)

5.1.4.1 Valores observados y dispersión de los mismos

El carácter Chaff  $Ei^{-1}$  presentó valores medios entre 0,28 a 0,60 g espiga<sup>-1</sup> (ambiente 2 y 3 resp.). El ambiente 2 presentó el menor valor (0,18 espiga<sup>-1</sup>) mientras que el valor máximo lo obtuvo el ambiente 3 (1,02 g espiga<sup>-1</sup>). El NG  $Ei^{-1}$  osciló entre medios entre 31,2 y 49,3 granos espiga<sup>-1</sup>, explorando valores mínimos 21,5 y máximos de 74,3 granos espiga<sup>-1</sup> (ambiente 3 y 2, resp.) (Tabla 5). El CFEci presentó valores medios entre ambientes de 84,1 y 114,3 granos g<sup>-1</sup>, con mínimos y máximos absolutos de 62,2 (ambientes 3 y 4) y 181,5 granos g<sup>-1</sup> (ambiente 4) (Tabla 5). De acuerdo a lo esperado, y en forma similar a lo observado en la población de B19 x B2002, los valores medios de CFEci fueron inferiores a los CFEai.

**Tabla 5.** Baguette11 x BIOINTA2002. Media, desvío estándar (DE), coeficiente de variación (CV), valor mínimo (Min) y valor máximo (Max) de las variables peso de chaff en cosecha (Chaff  $Ei^{-1}$ , g espiga<sup>-1</sup>), número de granos por espiga (NG  $Ei^{-1}$ , n espiga<sup>-1</sup>) y coeficiente de fertilidad dela espiga en cosecha (CFEci, NG g<sup>-1</sup>)

Ambiente	Variable	n	Media	D.E.	CV	Mín	Máx
1	CHAFF $Ei^{-1}$	80	0,41	0,07	16,46	0,27	0,59
1	NG $Ei^{-1}$	0					
1	CFEci	0					
2	CHAFF $Ei^{-1}$	81	0,28	0,04	14,64	0,18	0,36
2	NG $Ei^{-1}$	81	31,2	4,8	15,5	21,5	42,2
2	CFEci	81	114,3	15,8	13,8	81,5	156,4
3	CHAFF $Ei^{-1}$	80	0,60	0,13	22,05	0,35	1,02
3	NG $Ei^{-1}$	80	49,3	10,1	20,4	29,5	74,3
3	CFEci	80	84,1	11,7	13,9	62,7	122
4	CHAFF $Ei^{-1}$	81	0,38	0,09	23,95	0,21	0,7
4	NG $Ei^{-1}$	81	38,5	6,6	17,1	25,8	58,7
4	CFEci	81	105,5	22,7	21,5	62,6	181,5

5.1.4.2 Distribuciones poblacionales, posición de los padres y segregación

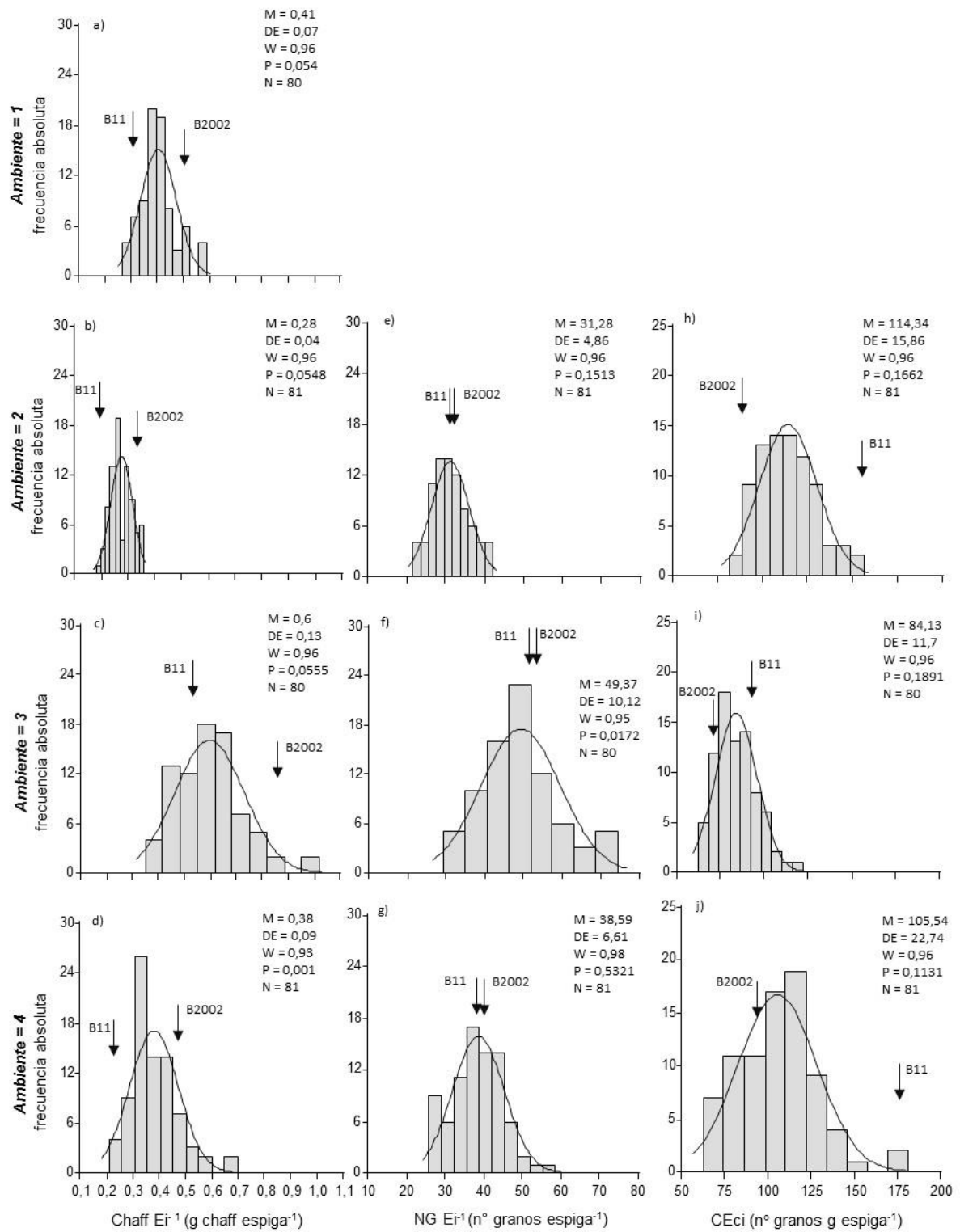
En forma similar a lo observado en antesis, cada uno de los caracteres mostró segregación transgresiva ya sea por encima como por debajo del valor de los padres. La distribución de frecuencias y los valores máximos y mínimos alcanzados variaron de acuerdo a los ambientes (Fig. 8).

La curva de la campana del carácter Chaff  $Ei^{-1}$  tendió a ser normal en todos ambientes (Fig. 8 a-d), mostrando en el Q-Q plot un buen ajuste con correlaciones > 0,96

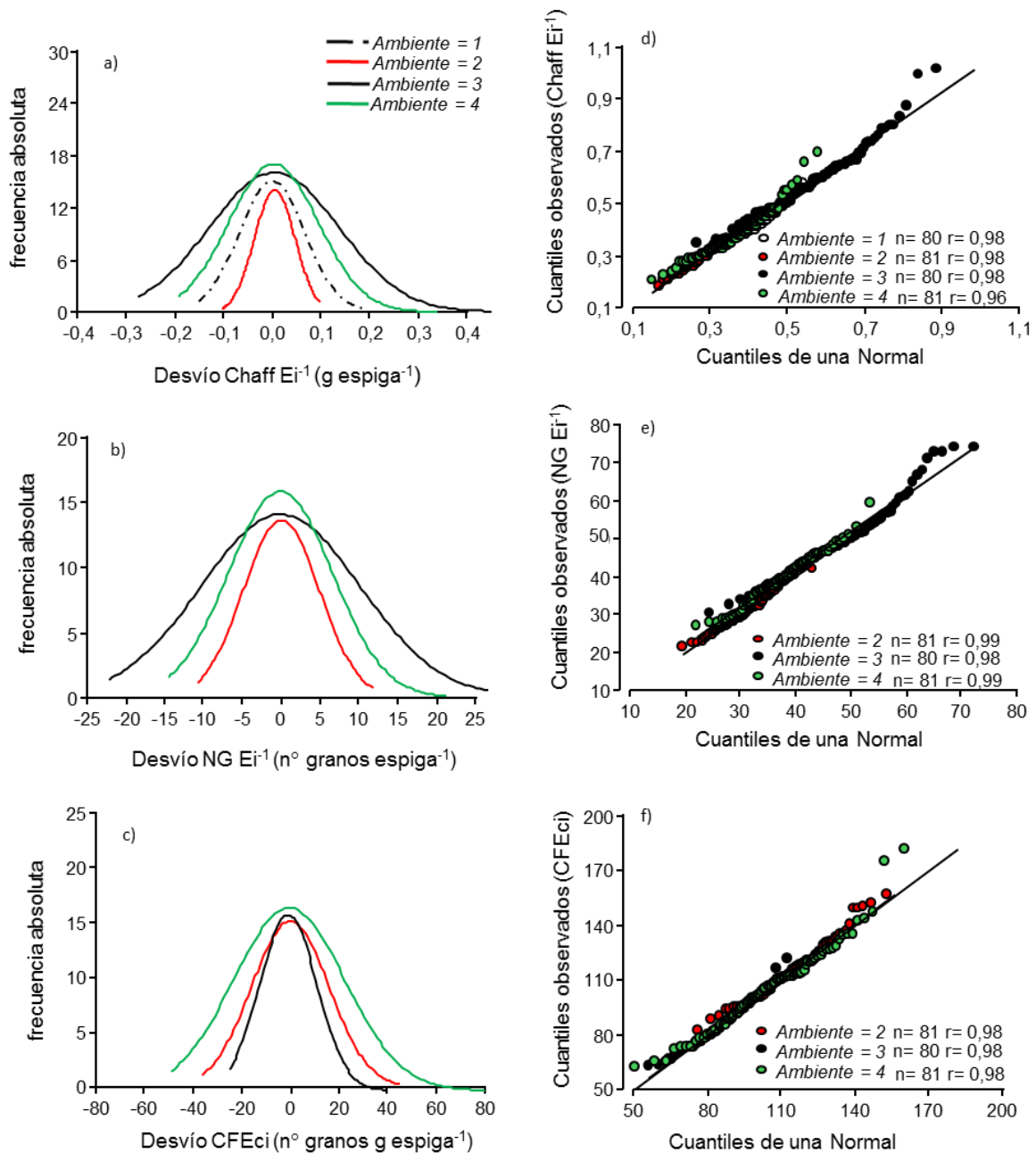
entre los valores observados y teóricos (Fig. 9 d). El padre B11 presentó menor Chaff  $Ei^{-1}$  que B2002 en todos los ambientes (Fig. 8 a-d).

El NG  $Ei^{-1}$  presentó un comportamiento estadísticamente normal en los ambientes 2 y 4 (Fig. 8 e-g), mientras que en el ambiente 3 mostró alta correlación entre los valores observados y teóricos de una distribución normal (Fig. 9 e). Ambos padres presentaron igual NG  $Ei^{-1}$  en los tres ambientes ( $32,1 \pm 3,1$  vs.  $33,0 \pm 2,7$  ambiente 2;  $51,1 \pm 2,6$  vs.  $54,1 \pm 1,7$  ambiente 3, y  $37,9 \pm 1,3$  vs.  $40,2 \pm 1,0$  ambiente 4).

La distribución del CFEci fue normal en todos los ambientes (Fig. 8 h-j), mostrando valores de correlaciones mayores a 0,98 (Fig. 9 f). Nuevamente se observó para esta característica una alta estabilidad de los padres a través de los ambientes, sugiriendo un alto impacto del germoplasma. El padre B11, presentó un mayor valor de CFEci que el padre B2002 en todos los ambientes ( $156,4 \pm 10,3$  vs.  $93,6 \pm 2,62$  ambiente 2;  $96,4 \pm 4,1$  vs.  $69,5 \pm 5,3$  ambiente 3 y  $175,35 \pm 5,5$  vs.  $98,3 \pm 4,6$  ambiente 4, Fig. 8 h-j).



**Figura 8.** Distribución de frecuencia absoluta del peso de seco de chaff en cosecha (Chaff  $Ei^{-1}$ ) (a, b, c, d), número de granos (NG  $Ei^{-1}$ ) (e, f, g, h) y Coeficiente de fertilidad de la espiga a cosecha (CEci) (i, j, k, l) para la población Baguette11xBioINTA2002, para cada ambiente. Las flechas negras marcan ambos padres (Baguette11-B11 y BioINTA2002- BIO2002). Se presentan los valores medios de la población (M), el desvío estándar (DE), el test de normalidad Shapiro-Wilks modificado (W) y su p-value (P), y el número de líneas estudiadas (N).



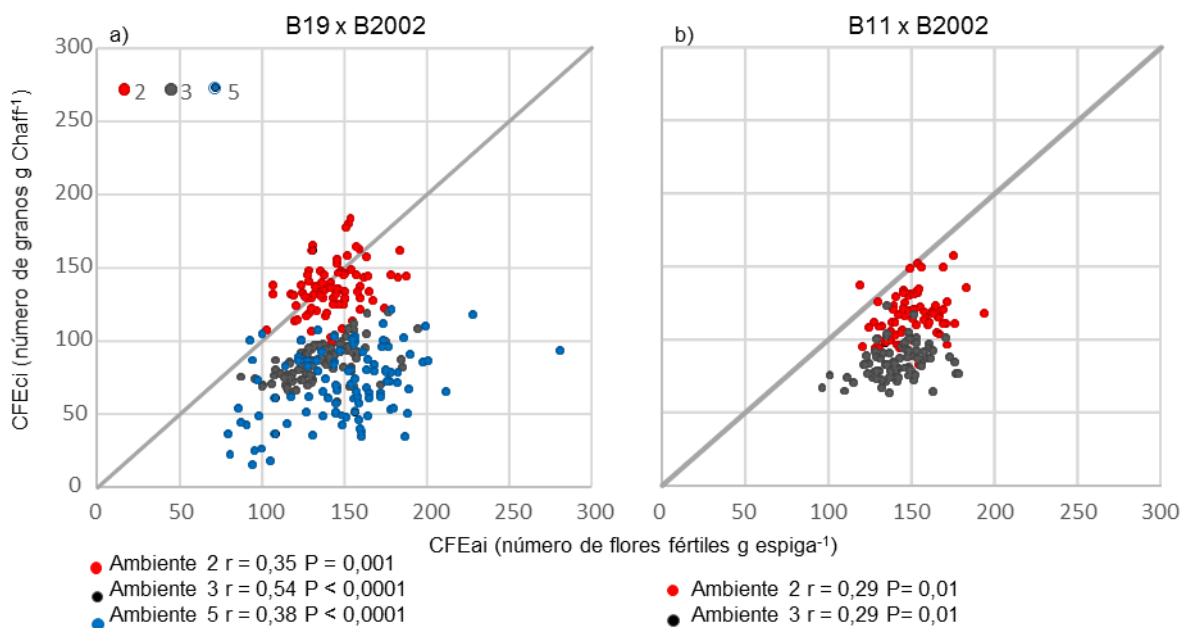
**Figura 9.** Izquierda: Distribución de los desvíos respecto a la media del ambiente para la población Baguette11 x BioINTA2002 del peso seco del chaff en cosecha (Chaff  $Ei^{-1}$ ) (a), número granos por espiga (NG  $Ei^{-1}$ ) (b) y, coeficiente de fertilidad de la espiga a cosecha (CFEci) (c). Derecha: Q-Q plot de valores observados vs teóricos de una distribución normal para las tres características, en la misma población y ambientes el panel izquierdo. La línea representa la relación 1:1.

Las curvas de normalidad de los desvíos respecto a la media de cada ambiente (Fig. 9 a-c) presentaron diferente amplitud de acuerdo a los ambientes. El ambiente 2, igual que en anécdotas, se caracterizó por poseer los menores desvíos, ya sea para Chaff  $Ei^{-1}$  como para NG  $Ei^{-1}$ , mientras que el ambiente 3, presentó los mayores para los mismos caracteres. Las curvas obtenidas para el CFEci fueron más similares entre los diferentes ambientes (Fig. 9 c).

5.2. Coeficiente de fertilidad de la espiga: relación en antesis y cosecha, el impacto del aborto de flores fecundadas.

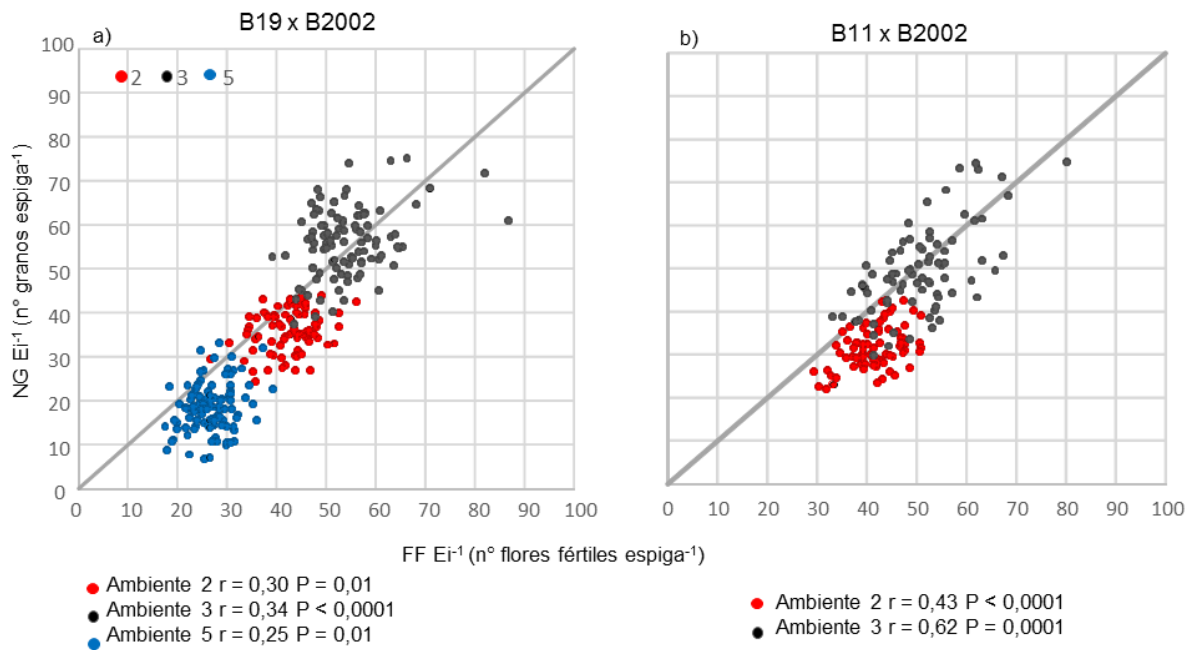
La correlación de las variables CFEai y CFEci en la población B19 x B2002 fue positiva y significativa para todos los ambientes estudiados. Los valores del coeficiente r variaron de 0,35 (P=0,001, ambiente 2) a 0,54 (P>0,0001, ambiente 3) (Fig. 10 a). En el caso de B11 x B2002, también se observó una correlación positiva entre ambos caracteres con un valor de r= 0,29 (P=0,01) (Fig. 10 b).

De acuerdo a lo esperado, en general el CFEai fue mayor que el CFEci, alejándose de la relación 1:1 (Fig. 10 a y b), excepto en el ambiente 2 en B19 x B2002, donde la mayoría de las líneas cayeron en la relación 1:1 (Fig. 10 a).



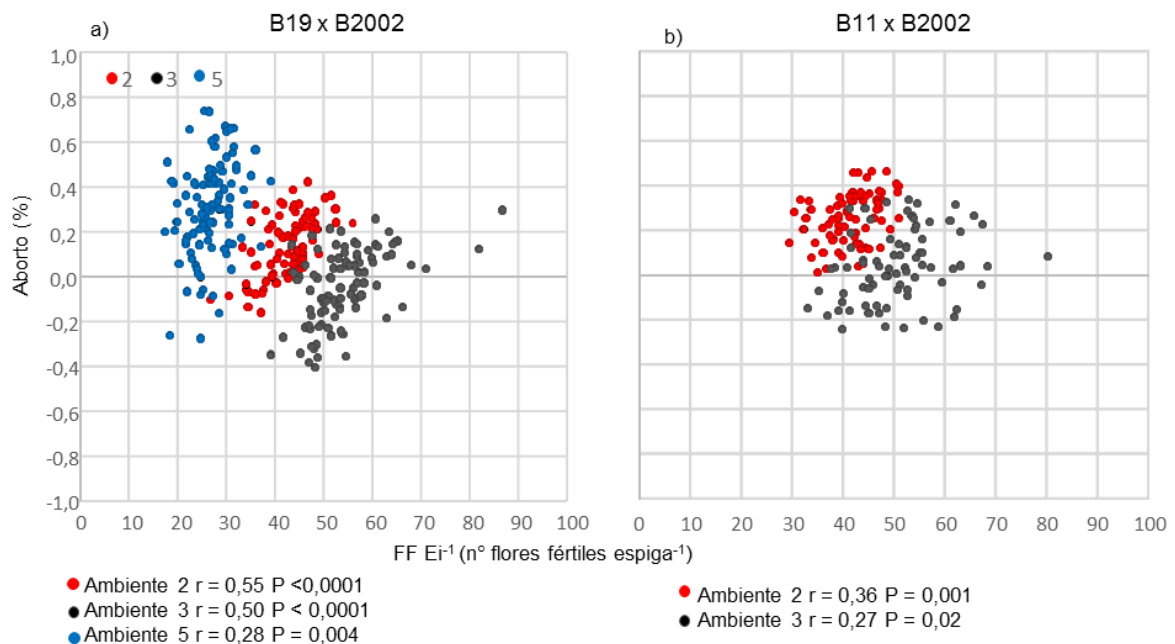
**Figura 10.** Relación entre el CFEai y CFEci para las poblaciones Baguette19 x BioINTA2002 (a) y Baguette 11 x BioINTA2002 (b), para cada ambiente. Debajo se presentan los valores de las correlaciones y su p-value. La línea representa la relación 1:1.

El número de granos por espiga ( $NG\ E_i^{-1}$ ) estuvo positivamente correlacionado con el número de flores fértiles espiga<sup>-1</sup> ( $FF\ E_i^{-1}$ ), en ambas poblaciones y todos los ambientes (Fig. 11). El mayor valor de r se observó en el ambiente 3 ( $r=0,34$  para B19 x B2002 y  $r=0,62$  para B11 x B2002) y el menor en el ambiente 5 ( $r=0,25$ ) (Fig. 11 a). A su vez, la población B11 x B2002 presentó una mayor correlación que B19 X B2002. En general, el número de granos espiga<sup>-1</sup> se ubicó por debajo de la relación 1:1, salvo en el ambiente 3, donde se encontraron valores sobre la relación 1:1 y por debajo de la misma (los valores por encima representan error experimental).



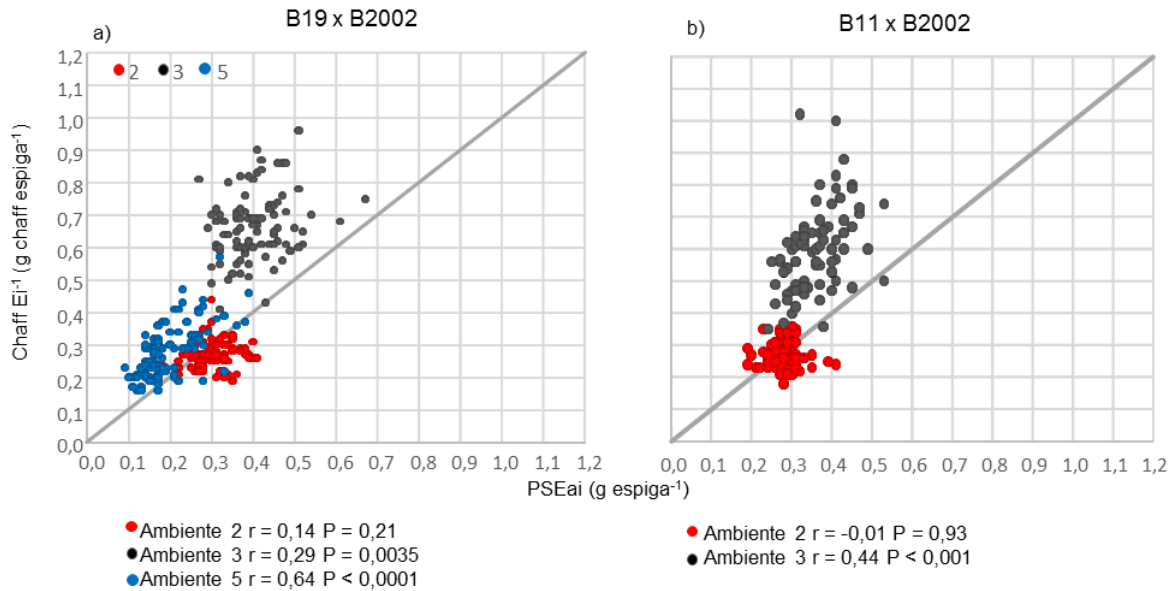
**Figura 11.** Relación entre el  $NG\ E_i^{-1}$  ( $n^\circ$  granos espiga $^{-1}$ ) y  $FF\ E_i^{-1}$  ( $n^\circ$  flores fértiles espiga $^{-1}$ ) para las poblaciones Baguette19 x BioINTA2002 (a) y Baguette11 x BioINTA2002 (b), para cada ambiente. Debajo se muestran los valores de correlación y su p-value. La línea representa la relación 1:1

El porcentaje de flores abortadas estuvo positivamente correlacionado con el número de flores fértiles espiga $^{-1}$  dentro de cada ambiente y en las dos poblaciones (Fig. 12). Para B19 x B2002, los valores de correlación variaron entre 0,28 y 0,55 (Fig. 12 a), mientras que fue un poco más baja en B11 x B2002 oscilando entre 0,27 y 0,36 (Fig. 12 b). El porcentaje de aborto fue mayor a lo esperado y varió considerablemente con el ambiente, siendo muy alto en el 5 (contra-estación), intermedio en el 2 y muy bajo en el 3 (Fig. 12).



**Figura 12.** Aborto de flores fértiles en función del  $FF\ E_i^{-1}$  (número de flores fértiles espiga $^{-1}$ ), para las poblaciones Baguette 19 x BioINTA2002 (a) y Baguette11 x BioINTA2002 (b), para cada ambiente. Debajo se muestran los valores de correlación y su p-value.

La correlación entre el peso de chaff espiga<sup>-1</sup> en cosecha y el peso seco de la espiga en antesis fue muy variable, de acuerdo al ambiente (Fig. 13). En el ambiente 3 y 5 las dos poblaciones mostraron correlación positiva, mientras que no hubo relación en el ambiente 2 para ninguna de las dos poblaciones. En los ambientes donde se observó correlación, el peso de chaff a cosecha fue superior al peso de la espiga en antesis, mientras que en el ambiente 2 la relación cae sobre la relación 1:1.



**Figura 13.** Peso de chaff espiga<sup>-1</sup> (Chaff Ei<sup>-1</sup>) en cosecha vs. peso seco de la espiga en antesis (PSEai) para las poblaciones Baguette19 x BioINTA2002 (a) y Baguette11 x BioINTA2002 (b), para cada ambiente. Debajo se muestran los valores de correlación y su p-value. La línea representa la relación 1:1.

Entonces en el ambiente 5, el CFEai fue superior al CFEci principalmente por el alto aborto de flores fértiles, mientras que el incremento del peso de chaff a cosecha tuvo un impacto menor. En el ambiente 3, el menor CFEci se explicaría principalmente por mayor crecimiento de chaff en cosecha ya que el porcentaje de aborto fue bajo. Finalmente, la poca diferencia del CFEci con relación al CFEai en el ambiente 2 estaría más asociada con el aborto ya que el peso de chaff mostró una relación casi 1:1 con el PSEai y con un rango de valores explorados muy estrecho.

### 5.3 Partición de suma de cuadrado (SC) y heredabilidad

El ambiente tuvo un efecto significativo en el CFEai y CFEci en ambas poblaciones, explicando la mayor proporción de la variación total (ca. 80 a 60%), excepto en B11 x B2002 en el CFEci donde sólo explicó un 27% de la variación (Tabla 6). Si solo se consideran los ambientes agronómicos (ie. se quita la contra-estación), el porcentaje de explicación del ambiente máximo baja a 63%. Las líneas también difirieron entre sí en forma significativa en todos los ambientes para ambas poblaciones, explicando entre 6 y 28% de la variación total observada (Tabla 6). Si la contra-estación no es considerada, el impacto de las líneas sube 15 y 4 puntos porcentuales para el CFEai y el CFEci, respectivamente (ver B19 x B2002 en Tabla 6). La interacción ambiente x línea no siempre fue significativa. Cuando se tiene en cuenta el ambiente 5 (contra-estación) en la población B19 x B2002, esta interacción fue altamente significativa para los dos caracteres, CFEai y CFEci (Tabla 6), pero si dicho ambiente no es tenido en cuenta, pasa a ser no significativa, evidenciando sólo una tendencia a interacción en el CFEai (Tabla 6). En la población de B11 x B2002, la interacción fue no significativa para el CFEai transformándose a significativa cuando la medición se realizó en cosecha, CFEci (Tabla 6).

**Tabla 6.** Cuadro de ANOVA para las poblaciones Baguette19 x BIOINTA2002 y Baguette11 x BIOINTA2002, en donde se observa la SC (% del total) y los p-value para el carácter CFEai y CFEci según los ambientes.

Ambientes	B19 x B2002		B19 x B2002		B11 x B2002		B11 x B2002					
	1, 2, 3 y 5	2, 3, 4 y 5	1, 2 y 3	2, 3, y 4	1, 2 y 3	2, 3 y 4						
Carácter	CFEai		CFEci		CFEai		CFEci					
F.V.	SC (%)	p-value	SC (%)	p-value	SC (%)	p-value	SC (%)	p-value				
Ambiente	79,9	<0,0001	59,3	<0,0001	58,1	<0,0001	62,8	<0,0001	63,1	<0,0001	27,0	<0,0001
Línea	5,6	<0,0001	15,7	<0,0001	20,8	<0,0001	19,3	<0,0001	13,3	<0,0001	28,3	<0,0001
Ambiente*Línea	8,0	<0,0001	13,8	0,0004	10,1	0,0519	7,9	0,4302	10,3	0,2096	22,0	0,044

En general, los dos caracteres en las dos poblaciones y en todas las combinaciones de ambientes mostraron valores de heredabilidad en sentido estricto altas (Tabla 7). El carácter CFEai presentó para la población B19 x B2002 una heredabilidad en sentido estricto inferior al CFEci, incluso cuando se realizó la evaluación en el ambiente 5 (contra-estación) (Tabla 7). Al excluir el ambiente no agronómico (la contra-estación, ambiente 5), la heredabilidad aumentó ca 0,10 puntos para ambos caracteres. En la población B11 x B2002, la heredabilidad fue menor que en la población B19 x B2002, siendo más similares los valores para el CFEai y el CFEci (Tabla 7).

**Tabla 7.** Análisis de la heredabilidad en sentido estricto ( $h^2$ ) de las variables CFEai y CFeci para ambas poblaciones.

Ambiente	B19 x B2002		B11 x B2002	
	CFEai	CFeci	CFEai	CFeci
1, 2, 3 y 5	0,52			
2, 3, 4 y 5		0,63		
1, 2 y 3	0,67		0,58	
2, 3 y 4		0,78		0,56

## 6. Discusión

El objetivo general de este proyecto fue determinar la heredabilidad en sentido estricto del coeficiente de fertilidad de espiga en trigo, estudiándolo en antesis (CFEai) y en cosecha (CFEci) de forma de estimar su posible uso como carácter de selección en mejoramiento genético analítico. También se planteó profundizar el entendimiento de las bases fisiológicas del CFEC, estudiando su relación con el CFEai y el impacto del aborto de flores fértiles en dicha relación. Para ello se llevaron a cabo distintos experimentos explorando entre 5 y 3 ambientes (agronómicos y contra-estación) con dos poblaciones de haploides duplicados (B19 x B2002 y B11 x B2002) adaptados al norte de Buenos Aires.

Todos los caracteres estudiados presentaron una distribución normal en ambas poblaciones y su media fue modificada por el ambiente de crecimiento. El ranking de los padres para CFEci se mantuvo en todos los ambientes. Estos resultados coinciden con González *et al.* (2011b) y Terrile *et al.* (2017) quienes, estudiando el comportamiento de los padres de estas poblaciones (B11, B19 y B2002) en un amplio rango de condiciones de crecimiento y en diferentes años, observaron que el ranking de los cultivares no era modificado. En las dos poblaciones y todos los ambientes testeados, el CFEci mostró una segregación transgresiva, por encima y por debajo de los padres, coincidiendo con reportes previos (García *et al.*, 2014; Mirabella *et al.*, 2015; Martino *et al.*, 2016). Por primera vez se pudo constatar que la distribución poblacional del CFEai tuvo un comportamiento similar al CFEci. El resto de las características ecofisiológicas estudiadas mostraron también segregación transgresiva. García *et al.* (2014) también observaron segregación transgresiva por encima y por debajo de los padres en otras características asociadas al rendimiento, como tasa de crecimiento del cultivo o partición de biomasa a espiga. De acuerdo a nuestro leal saber este es el primer reporte de este tipo de segregación en el CFEai, PSEai, FF Ei<sup>-1</sup>, NG Ei<sup>-1</sup>, Chaff Ei<sup>-1</sup>. La segregación transgresiva positiva en estas características es importante puesto que indicaría teóricamente la posibilidad de mejorar las líneas en dichos atributos a partir de padres con menores valores (exceptuado al Chaff Ei<sup>-1</sup>, que se buscaría disminuirlo a través de la segregación negativa).

De acuerdo a lo esperado, el número de granos por espiga en cosecha estuvo positivamente correlacionado con el número de flores fértiles por espiga en antesis (Fischer, 1984), aunque dependiendo del ambiente la relación se mantuvo más cerca o más lejos de la línea 1:1. En la contra-estación casi todas las líneas estuvieron por debajo de la relación 1:1, evidenciando valores de aborto de flores fecundadas mayores a los reportados generalmente en germoplasma moderno (Siddique *et al.*, 1989a, b; González *et al.*, 2003). La baja radiación experimentada durante el período de antesis (entre 2 y 8 MJ m<sup>-2</sup>·dia<sup>-1</sup>) disminuyó las probabilidades de éxito de dichas fecundaciones. De acuerdo a lo esperado,

dentro de cada ambiente, las líneas con mayor número de flores fértiles en antesis tendieron a presentar mayor aborto, reforzando los resultados reportados previamente con un número mucho menor de genotipos (Siddique *et al.*, 1989a, b; González *et al.*, 2003). En algunas líneas se observaron valores de números de granos a cosecha mayores que el recuento del número de flores fértiles, los cuales pueden asociarse con error experimental. Sin embargo, la proporción de líneas en dicha condición en el ambiente 3 es muy grande, pudiendo ser consecuencia de un artefacto del sistema de muestro. En todos los casos, se trabajó con espigas de vástago principal claramente identificadas, sin embargo, en este ambiente particular no se separaron las espigas de vástago principal y de macollos, sino que las espigas se ordenaron de mayor a menor y se utilizaron para muestrear aquellas del centro de esta distribución. Esto pudo resultar en el muestreo de algunas espigas de macollo (primer), que pueden diferir levemente de aquellas de los vástagos principales y variar entre los muestreos de antesis y cosecha, debido a leves variaciones en la proporción de macollos. Este factor de variación refuerza aún más los resultados observados le imprime robustez al cálculo de heredabilidad al agregar un factor más de variación fenotípica.

El CFEci estuvo positivamente correlacionado con el CFEai en las dos poblaciones y en todos los ambientes, de acuerdo a lo sugerido en las hipótesis de esta tesis. Sin embargo, dependiendo del ambiente, el aborto tuvo mayor o menor impacto en dicha relación. En el peor ambiente para el crecimiento, i.e. contra-estación (ambiente 5), se produjeron pocas flores fértiles y muchas abortaron, alejando de la relación 1:1 al CFEci y CFEai. En el ambiente 2 el impacto del aborto fue menor pero significativo, principalmente en B11 x B2002, explicando los menores valores de CFEci respecto a los CFEai. Contrariamente, en el ambiente 3, el aborto tuvo escaso impacto en la relación siendo la diferencia en el crecimiento de la espiga post-antesis el factor determinante. En dicho ambiente, el crecimiento pos-antesis de las espigas fue muy notorio en gran parte de las líneas, resultando en valores de Chaff espiga<sup>-1</sup> mayores que de PSEai. Este incremento del chaff redujo el valor del CFEci, puesto que se utiliza como divisor en el cálculo. En el ambiente 5 también fue notorio el incremento del chaff, no por su magnitud, sino porque ocurrió en la mayoría de las líneas. Este crecimiento pos-antesis de la espiga ha sido reportado previamente por Slafer *et al.* (2015), y explicaría la falta de correlación que puede ocurrir entre las mediciones del coeficiente de fertilidad de espiga de Fischer (1984), i.e. número de granos g espiga<sup>-1</sup> en antesis, y el coeficiente de fertilidad de espiga estimado en cosecha, i.e. número de granos g chaff espiga<sup>-1</sup>. A nuestro leal saber y entender, este trabajo es el primero en reportar la correlación entre el CFEai y el CFEci y cómo el aborto y el crecimiento del chaff pueden modificar dicha relación.

Dependiendo de la población y grupo de ambientes explorados, la interacción ambiente x línea fue o no significativa para el coeficiente de fertilidad de la espiga. El CFEci

mostró en general baja interacción ambiente x línea, explicando entre el 8 y 22% de la variación total observada, coincidiendo con reportes previos (González *et al.*, 2011b; Mirabella *et al.*, 2015). En forma similar, la respuesta del CFEai a la interacción fue variable dependiendo del ambiente y la población, explicando menor proporción de la variación observada (entre 8 y 14%) que en el caso del CFEci. De acuerdo a la esperado, el ambiente tuvo un impacto alto y significativo en la variación del CFEci, mientras que las líneas explicaron menor proporción de la variación, pero la diferencia entre las mismas fue altamente significativa (González *et al.*, 2011b; Mirabella *et al.*, 2015, Terrile *et al.*, 2017). La heredabilidad en sentido estricto para el CFEci fue alta en las dos poblaciones y en todas las combinaciones de ambientes explorados. Trabajos recientes reportaron valores similares (0,63, Mirabella *et al.*, 2015) o inferiores (0,43-0,28 Martino *et al.*, 2015) utilizando otro germoplasma y explorando ambientes de mayor latitud. La heredabilidad del CFEai fue muy alta, superando los valores moderados que se habían observado previamente en nuestro laboratorio, utilizando menor número de ambientes (los ambientes 1 y 2) (Terrile y González, 2014). El presente trabajo muestra por primera vez (i) que la respuesta del CFEai es muy similar a la del CFEci, independientemente del aborto de flores y/o crecimiento de la espiga post-antesis, y (ii) que la heredabilidad del CFEai es similar a la del CFEci. Estos dos puntos permiten sugerir que la eficiencia reproductiva de la espiga se establece tempranamente en antesis. La búsqueda de las bases genéticas de la eficiencia reproductiva podría entonces realizarse también en antesis y no sólo en cosecha, esperando encontrar bases más simples puesto que el CFEai es una característica menos compleja que el CFEC ya que no es afectada por el crecimiento pos-antesis de la espiga ni el aborto de flores fecundadas.

## 7. Conclusión

Todas las características testeadas ( $FF E_i^{-1}$ ,  $PSE_{E_i}$ ,  $NG E_i^{-1}$ ,  $Chaff E_i^{-1}$ ,  $CFE_{E_i}$ ,  $CFE_{C_i}$ ) mostraron distribución normal y segregación transgresiva por encima y debajo de los padres. El  $CFE_{E_i}$  estuvo positivamente correlacionado con  $CFE_{C_i}$ , aunque dependiendo del ambiente explorado, que modificó el aborto de flores fecundadas y/o el crecimiento pos-antesis de la espiga, la relación se alejó en mayor o menor medida de la relación 1:1. Esta tesis muestra por primera vez esta relación entre  $CFE_{C_i}$  y  $CFE_{E_i}$ , permitiendo concluir que a pesar del aborto y del crecimiento pos-antesis de la espiga la eficiencia reproductiva está determinada en gran medida en el momento de la antesis.

Si bien el ambiente tuvo un impacto importante en el valor de ambos coeficientes ( $CFE_{E_i}$  y  $CFE_{C_i}$ ) y se pudo observar en algunas condiciones interacción ambiente x línea, la heredabilidad en sentido estricto fue muy alta en las dos poblaciones, variando entre 0,57 y 0,67 para el  $CFE_{E_i}$ , y entre 0,56 y 0,78 para el  $CFE_{C_i}$ . Considerando estos valores de heredabilidad y la segregación transgresiva positiva se puede concluir que estos dos atributos son promisorios para realizar selección indirecta en mejoramiento analítico de trigo. La identificación y validación de QTLs asociados a dichos caracteres facilitaría el uso efectivo de estos atributos en programas de mejoramiento.

## 8. Bibliografía

- Abbate PE, Andrade FH, Eulot JP, Bindraban PS. 1997. Grain yield in wheat: Effects of radiation during spike growth period. *Field Crops Res.* 54: 245- 257
- Abbate PE, Andrade FH, Lazaro L, Bariffi JH, Berardocco HG, Inza VH, Marturano F. 1998. Grain yield increase in recent Argentine wheat cultivars. *Crop Sci.* 38: 1203-1209.
- Acreche MM, Slafer GA. 2006. Grain weight response to increases in number of grains in wheat in a Mediterranean area. *Field Crops Res.* 86: 52-59.
- Andrade FH. 2011. La tecnología y la producción agrícola. El pasado y los actuales desafíos. INTA Balcarce-Facultad de Ciencias Agrarias, UNMP. (INTA eds.).
- Aramburu Merlos F, Monzon JP, Mercauc J, Taboada M, Andrade FH, Hall A, Jobbagy E, Cassman K, Grassini P. 2015. Potential for Crop Production Increase in Argentina through Closure of Existing Yield Gaps. *Field Crops Res.* 184: 145-154
- Araus JL, Slafer GA, Royo C, Serret MD. 2008. Breeding for Yield Potential and Stress Adaptation in Cereals Critical. *Reviews in Plant Science*, 27:377–412.
- Austin RB, Bingham J, Blackwell, RD, Evans LT, Ford MA, Morgan CL, Taylor M. 1980a. Genetic improvement in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes. *J. Agric. Sci.*, 94: 675-689.
- Borrás L, Slafer GA, Otegui ME. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Res.* 86: 131- 146.
- Borlaug N. 2007. Sixty-two years of fighting hunger: personal recollections. *Euphytica* 157: 287- 297
- Brisson N, Gate P, Gouache D, Charmet G, Oury FX, Huard F. 2010. Why are wheat yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France. *Field Crops Res.* 119: 201- 212.
- Calderini DF, Dreccer MF, Slafer GA. 1995. Genetic improvement in wheat yield and associated traits. A re-examination of previous results and the latest trends. *Plant Breed.* 114:108- 112.

- Calderini DF, Slafer GA. 1998. Changes in yield and yield stability in wheat during the 20th century. *Field Crops Res.* 57: 335- 347.
- Chand R. 2009. Challenges to ensuring food security through wheat. *CAB Reviews: Perspectives in agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources* No. 065.
- Demotes-Mainard S, Jeuffroy MH, Robin S. 1999. Spike dry matter and nitrogen accumulation before anthesis in wheat as affected by nitrogen fertilizer: relationship to kernels per spike. *Field Crops Res.* 64, 249- 259.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. InfoStat versión 2017. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Falconer DS, Mackay TFC. 1996. *Introducción a la genética cuantitativa.* Acribia, 370 Zaragoza, Spain. 469 p.
- Falconer DS, Mackay TFC. 1996. *Introducción a la genética cuantitativa.* Acribia, 370 Zaragoza, Spain. 163 p.
- FAO (Food and Agriculture Organization). 2016. *Food and Agriculture Organization of the United Nations,* Rome
- Fischer RA. 1975. Yield potential of dwarf spring wheat and the effect of shading. *Crop Sci.* 15: 607- 613.
- Fischer RA. 1984. Wheat. In: Smith WH, Banta, SJ (Eds.) *Symposium on potential productivity of field crops under different environments,* IRRI, Los Baños, Philippines, pp129-153.
- Fischer RA. 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *J. Agric. Sci.* 105 (2): 447- 446.
- Fischer RA. 2007. Understanding the physiological basis of yield potential in wheat. *J. Agric. Sci.* 145: 99-113.
- Fischer RA, Edmeades GO. 2010. *Breeding and Cereal Yield Progress.* *Crop Science* 50: 85-98.
- Fischer RA, Byerlee D, Edmeades GO. 2014. *Crop Yields and Global Food Security: Will Yield Increase Continue to Feed the World?* Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra

- Fischer RA, Stockman YM. 1980. Kernel number–per spike in wheat (*Triticum aestivum* L.). Responses to preanthesis shading. *Aust. J. of Plant Physiology* 7, 169–180.
- Foulkes MJ, Slafer GA, Davies WJ, Berry PM, Sylvester-Bradley R, Martre P. 2011. Raising yield potential of wheat. III. Optimizing partitioning to grain while maintaining lodging resistance. *J. Exp. Bot.* 62: 469–486.
- Gaju O, Reynolds MP, Sparkes DL, Foulkes MJ. 2009. Relationships between Large-Spike Phenotype, Grain Number, and Yield Potential in Spring Wheat. *Crop Science* 49: 961-973.
- Garcia GA, Serrago R, González FG, Slafer GA, Reynolds MP, Miralles DJ. 2014. Wheat grain number: Identification of favourable physiological traits in an elite doubled-haploid population. *Field Crops Res.* 168: 126-134.
- González FG, Slafer GA, Miralles DJ. 2003. Grain and floret number in response to photoperiod during stem elongation in fully and slightly vernalized wheats. *Field Crop Res.* 81: 17-27.
- González FG, Miralles DJ, Slafer GA. 2011a. Wheat floret survival as related to pre anthesis spike growth. *J. Exp. Bot.*, 62: 4889-4901.
- González FG, Terrile, II, Falcon MO. 2011b. Spike fertility and duration of stem elongation as promising traits to improve potential grain number (and yield): variation in modern Argentinean wheats. *Crop Science*, 51:4, 1693-1702.
- González FG, Aldabe ML, Terrile I, Rondanini DP. 2014. Grain weight response to different post-flowering source-sink ratios in modern high-yielding Argentinean wheats differing in spike fruiting efficiency. *Crop Science* 54, 284-296.
- Hall AJ, Richards RA. 2012. Prognosis for genetic improvement of yield potential and water- limited yield of major grain crops. *Field Crop Res.* 143: 18-33.
- Joshi AK, Mishra B, Chatrath R, Ferrara GO, Singh RP. 2007. Wheat improvement in India: present status: emerging challenges and future prospects. *Euphytica*, 157: 431-446.
- Kirby EJM. 1988. Analysis of leaf, stem and ear growth in wheat from terminal spikelet stage to anthesis. *Field Crops Res.* 18: 127-140.
- Langer RHM, Hanif M. 1973. Study of floret development in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Annals of Botany* 37: 743-751.

- Mahibbur RM, Govindarajulu Z. 1997. A modification of the test of Shapiro and Wilks for normality. *J. Applied Statistics* 24: 219-235.
- Martino DL, Abbate PE, Cendoya ME, Gutheim F, Mirabella NE, Pontaroli AC. 2016. Wheat spike fertility: inheritance and relationship with spike yield components in early generations. *Plant Breed.* 134: 264-270.
- Miralles DJ, Slafer GA. 1995. Individual grain weight responses to genetic reduction in culm length in wheat as affected by source-sink manipulations. *Field Crops Res.* 43: 55-66.
- Peltonen-Sainio P, Jauhiainen L, Laurila IP. 2009. Cereal yield trends in northern European conditions: changes in yield potential and its realisation. *Field Crops Res.* 110: 85-90.
- Reynolds M, Ortiz Monasterio J, McNab A, 2001: Application of Physiology in Wheat Breeding. CIMMYT, Mexico, D.F.
- Reynolds M, Foulkes MJ, Slafer GA, Berry P, Parry MAJ, Snape JW, Angus WJ. 2009. Raising yield potential in wheat. *J. Exp. Bot.* 60 (7): 1899-1918.
- Reynolds M, Foulkes J, Furbank R, Griffiths S, King J, Murchie E, Parry M, Slafer G. 2012. Achieving yield gains in wheat. *Plant Cell Environ.* 35: 1799-1823.
- Sadras VO, Lawson C. 2011. Genetic gain in yield and associated changes in phenotype, trait plasticity and competitive ability of South Australian wheat varieties released between 1958 and 2007. *Crop Past. Sci.* 62: 533-549.
- Sayre KD, Rajaram S, Fischer RA. 1997. Yield potential progress in short bread wheats in northwest Mexico. *Crops Sci.* 37: 36-42.
- Savin R, Slafer GA, 1991. Shading effects on the yield of an Argentinian wheat cultivar. *J. Agric. Sci.* 116: Issue 1,1-7
- Shearman VJ, Sylvester-Bradley R, Scott RK, Foulkes MJ. 2005. Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK. *Crop Sci.* 45: 175-185.
- Sibony M, Pinthus MJ. 1988. Floret initiation and development in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Ann. Bot.*, 61: 473-479.
- Siddique KHM, Kirby EJM, Perry MW. 1989a. Ear stem ratio in old and modern wheat- varieties – relationship with improvement in number of grains per ear and yield. *Field Crop Res.* 21: 59- 78.

- Siddique KHM, Belford RK, Perry MW, Tennant D. 1989b. Growth, development and light interception of old and modern wheat cultivars in a Mediterranean- type environment. *Aust. J. Agric. Res.* 40: 473- 487.
- Snape JW, Moore G. 2007. Reflections and Opportunities: Gene discovery in the complex wheat genome. En: *Wheat production in stressed environments. Proceedings of the 7th International wheat conference, 27 November-2 December 2005, Mar del Plata, Argentina* (Buck HT, Nisi JE, Salomon N Eds.) Springer, Dordrecht, The Netherlands, page: 677-684.
- Slafer GA, Andrade FH. 1991. Changes in physiological attributes of the dry- matter economy of bread wheat (*triticum- aestivum*) through genetic improvement of grain- yield potential at different regions of the world. *Euphytica* 58: 37- 49.
- Slafer GA, Andrade FH, Satorre EH. 1990. Genetic-improvement effects on preanthesis physiological attributes related to wheat grain-yield. *Field Crops Res.* 23: 255-263.
- Slafer GA, Satorre EH, Andrade FH. 1994. Increases in grain yield in bread wheat from breeding and associated physiological changes. En: Slafer, GA. (Ed.) *Genetic improvement of field crops*. Marcel Dekker, Inc. New York, USA. pp 1-68.
- Slafer GA. 2003. Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective. *Ann. Appl. Biol.* 142: 117- 128.
- Slafer GA, JL Araus. 2007. Physiological traits for improving wheat yield under a wide range of conditions. En: Spiertz JHJ, Struik PC, van Laar, HH. (Eds) *Scale and complexity in plant systems research: gene-plant-crop relations*, Springer, The Netherlands, pp. 147-156.
- Slafer GA, Elia M, Savin R, García G, Terrile I, Ferrante A, Miralles D, González F. 2015. Fruiting efficiency: an alternative trait to further rise wheat yield. *Food and Energy Security* 4(2): 92-109.
- Stockman YM, Fischer RA, Brittain EG. 1983. Assimilate supply and floret development within the wheat spike. *Aust. J. of Plant Physiol.* 10, 585- 594.
- Terrile II, González FG. 2014. Variabilidad del coeficiente de fertilidad de la espiga de trigo (*Triticum aestivum* L) en dos poblaciones de mapeo. XV Congreso Latinoamericano XXX Reunión Argentina de Fisiología Vegetal. p70.

- Terrile II, Miralles DJ, González FG. 2017. Fruiting efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.): trait response to different growing conditions and its relation to spike dry weight at anthesis and grain weight at harvest. *Field Crops Res.* 201: 86-96
- Thorne GN, Wood DW.1987. Effects of radiation and temperature on tiller survival, grain number and grain yield in winter wheat. *Ann. Bot.* 59, Issue 4, 413- 426.
- Xu HC, Cai T, Wang Z, He M. 2015 Physiological basis for the differences of productive capacity among tillers in winter wheat. *J. Int. Agric.* 14(10):1958-1970.
- Youssefian S, Kirby E, Gale M. 1992: Pleiotropic effects of the GA-insensitive Rht dwarfing genes in wheat. 2. Effects on leaf, stem, ear and floret growth. *Field. Crop. Res.* 28: 191- 210
- [www.agroindustria.gob.ar](http://www.agroindustria.gob.ar)